



EDICIÓN ESPAÑOLA
A CARGO DE
FERNANDO PARDOS

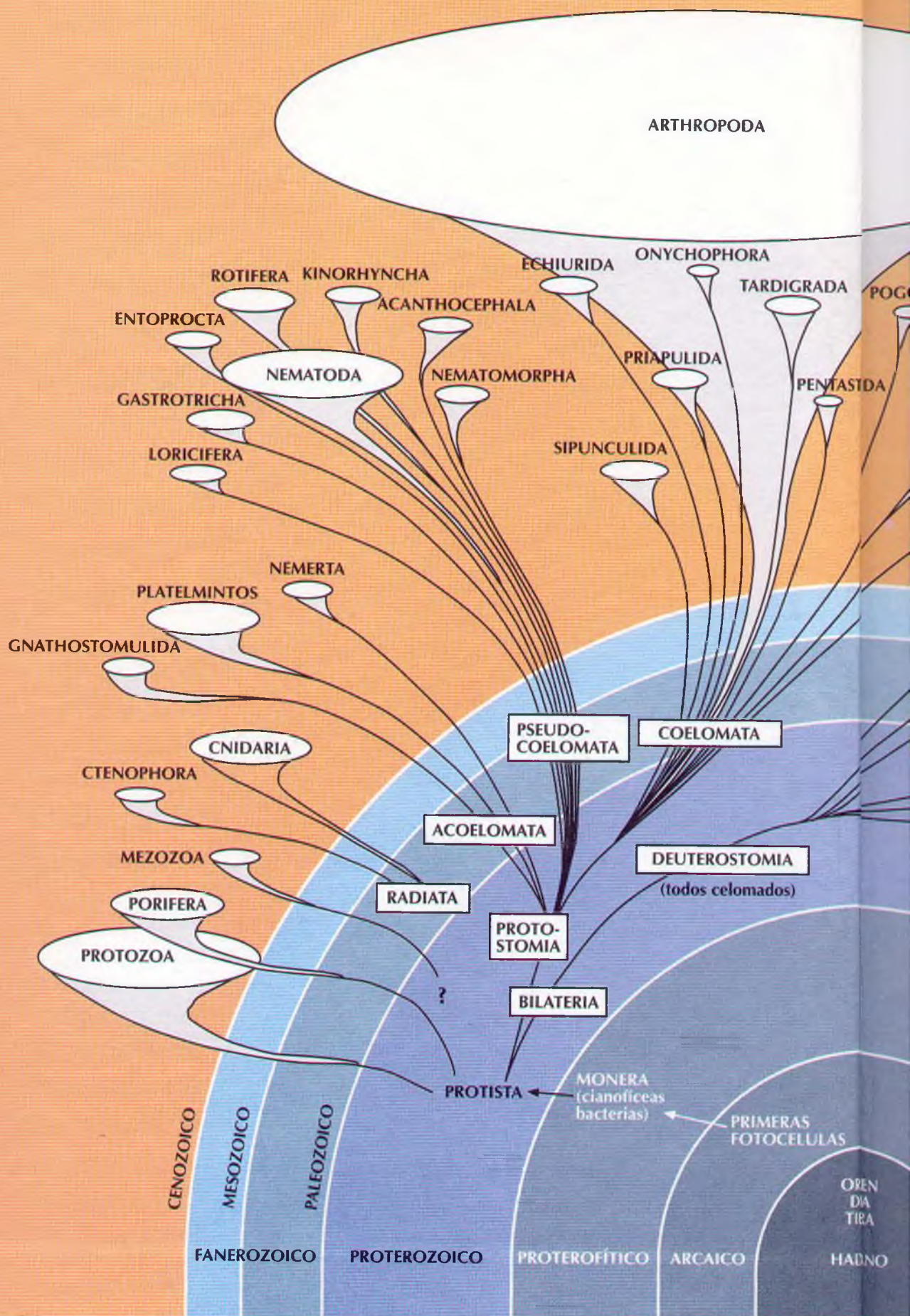
PRINCIPIOS INTEGRALES DE

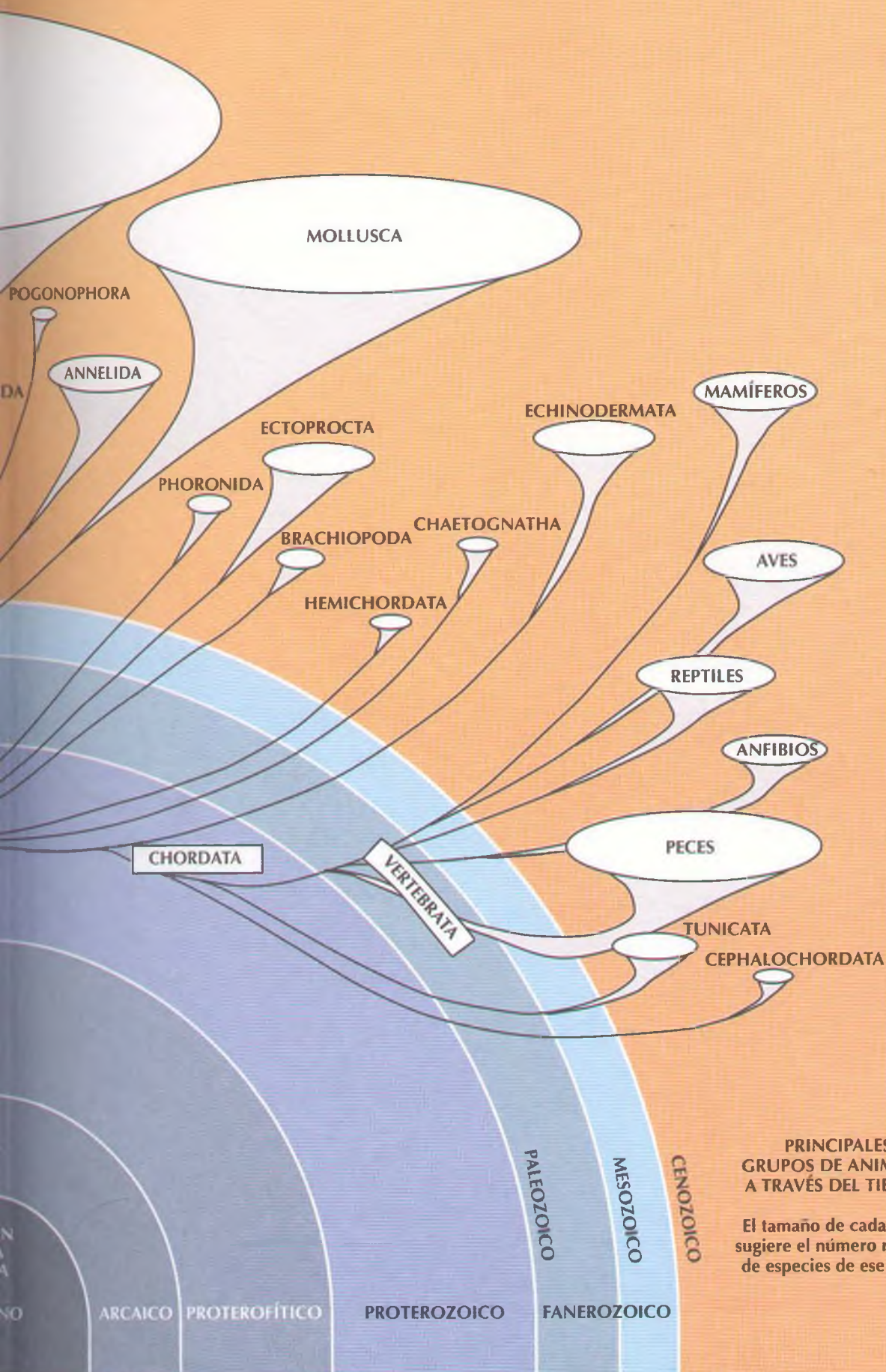
ZOOLOGÍA

Hickman • Roberts • Larson



McGRAW-HILL • INTERAMERICANA





PRINCIPALES
GRUPOS DE ANIMALES
A TRAVÉS DEL TIEMPO

El tamaño de cada óvalo
sugiere el número relativo
de especies de ese grupo

PRÓLOGO A LA EDICIÓN ESPAÑOLA

PRINCIPIOS INTEGRALES *de*

ZOOLOGÍA

Cleveland P. Hickman, Jr.
Washington and Lee University

Larry S. Roberts
University of Miami

Allan Parson
Washington University

Original Artwork by
William C. Ober and Claire Garrison



McGRAW-HILL • INTERAMERICANA

MADRID • BUENOS AIRES • CARACAS • GUATEMALA • LISBOA • MÉXICO
NUEVA YORK • PANAMÁ • SAN JUAN • SANTAFE DE BOGOTÁ • SANTIAGO • SÃO PAULO
AUCKLAND • HAMBURGO • LONDRES • MILÁN • MONTREAL • NUEVA DELHI • PARIS
SAN FRANCISCO • SYDNEY • SINGAPUR • ST. LOUIS • TOKIO • TORONTO

JESÚS BENITO SALIDO
Doctor en Ciencias Biológicas

ISABEL FERNÁNDEZ BERNALDO DE QUIRÓS
Doctora en Ciencias Biológicas

JUAN BAUSTISTA JESÚS LIDÓN
Doctor en Ciencias Biológicas

FERNANDO PARDOS MARTÍNEZ
Doctor en Ciencias Biológicas

MANUELA MAYO MIRÓN
Licenciada en Ciencias Biológicas

LETICIA HERRERA ÁLVAREZ
Licenciada en Ciencias Biológicas

DOLORES GARCÍA ORDÓÑEZ
Licenciada en Ciencias Biológicas

NINA LARISSA ARROYO HAILUOTO
Licenciada en Ciencias Biológicas

ANA QUEVEDO RODRÍGUEZ
Licenciada en Ciencias Biológicas

ZOOLOGÍA-PRINCIPIOS INTEGRALES

No está permitida la reproducción total o parcial de este libro, ni su tratamiento informático, ni la transmisión de cualquier otra forma o por cualquier otro medio electrónico, mecánico, por fotocopia, por registro u otros métodos, sin el permiso previo y por escrito de los titulares del Copyright.

DERECHOS RESERVADOS © 1998, respecto a la cuarta edición en español por:
McGRAW-HILL/INTERAMERICANA DE ESPAÑA, S. A. U.

Edificio Valrealty
C/ Basauri, 17, 1.ª planta
28023 Aravaca (Madrid)

Primera edición: 1986
Segunda edición: 1990
Tercera edición: 1994
Cuarta edición: 1998
Primera reimpresión: 1999
Segunda reimpresión: 2000

ISBN: 84-486-0205-6
Depósito legal: M. 34.146-2000

Traducido de la décima edición en inglés de la obra:

INTEGRATED PRINCIPLES OF ZOOLOGY de

C. P. Hickman, L. S. Roberts y A. Larson

ISBN: 0-697-24366-4 (Edición original)

Copyright © 1997 por **Times Mirror Higher Education Group, Inc.**

Compuesto en: FER Fotocomposición, S. A. C/ Bocangel, 45. 28028 Madrid

Impreso en: Edigrados, S. A. C/ Edison, B-22. Polígono Industrial San Marcos. Getafe (Madrid)

Encuadernación: Felipe Méndez. C/ Carbón, 6-8. Polígono Industrial San José de Valderas, II. Leganés (Madrid)

PRINTED IN SPAIN - IMPRESO EN ESPAÑA

PRÓLOGO A LA EDICIÓN ESPAÑOLA

Hay dos clases de textos científicos: los que «explotan» y rápidamente desaparecen, como fuegos de artificio que se agotan en sí mismos, y los que perduran a lo largo de los años, brillando con luz propia edición tras edición. Este libro, «nuestro» Hickman, ha alcanzado la décima de las suyas de forma especialmente brillante. Quienes lo conocemos bien lo hemos visto madurar a lo largo del tiempo, sin perder vigencia y ganando en rigor y claridad de exposición. Podría decirse que la evolución, que tanta atención merece en sus páginas, también ha operado sobre el libro mismo, adaptándolo a las nuevas tendencias científicas e incorporando los descubrimientos contemporáneos en un proceso de continua actualización.

Remitimos al lector al Prefacio del libro para una relación detallada de las novedades que incorpora esta décima edición. No obstante, queremos destacar que esta nueva versión española del texto

introduce por primera vez el color en sus páginas, una novedad no solamente estética sino también didáctica, porque los esquemas, diagramas e ilustraciones son así más fácilmente asimilables por el estudiante. Las fotografías, abundantes y bien escogidas, muestran ahora los animales con sus colores reales, algo de gran importancia para el zoólogo teniendo en cuenta el papel que representa el reconocimiento de los colores en la biología animal. La Bibliografía al final de cada capítulo ha sufrido también una completa revisión y actualización, incorporando referencias contemporáneas, que inducen al estudiante a participar del continuo progreso de la Zoología. Además, los cladogramas que ilustran la filogenia de los distintos grupos animales se presentan de forma más didáctica y atractiva.

Queremos agradecer las sugerencias de diversos lectores que nos han llamado la atención sobre los errores de ante-

riores ediciones. Esperamos seguir contando con su valiosa colaboración.

Como siempre, la labor editorial, personificada en J. L. Timón, María Jesús del Sol y Marisa Álvarez, ha permitido llevar la empresa a buen término gracias a su dedicación, competencia y buen hacer.

Este es un libro para estudiantes, quienes en último término deben «digerir» su contenido, pero también para sus profesores, que pueden encontrar en él una síntesis programática para sus clases y múltiples indicaciones de fuentes adicionales de información. El equipo que ha preparado esta edición ha trabajado con ahínco y, sobre todo, con ilusión por ofrecer a los estudiantes de Biología en lengua española un texto riguroso, completo y actualizado. Nuestra mejor recompensa será ver, una vez más, a nuestros alumnos con «el Hickman» bajo el brazo.

Madrid, julio de 1998.

FERNANDO PARDOS.

CONTENIDO ABREVIADO

PARTE I

Introducción a la vida animal

- 1 La vida: los principios biológicos y la ciencia zoológica 2
- 2 La química de la vida 22
- 3 El origen de la vida 31
- 4 La célula como unidad de la vida 43
- 5 Fisiología celular 63

PARTE II

Continuidad y evolución de la vida animal

- 6 El proceso reproductor 80
- 7 Principios del desarrollo 103
- 8 Los principios de la Genética 127
- 9 Evolución orgánica 153

PARTE III

La diversidad de la vida animal

- 10 El patrón arquitectónico de los animales 184
- 11 Clasificación y filogenia de los animales 199
- 12 Los Protistas con rasgos animales 215
- 13 Mesozoos y Parazoos 241
- 14 Los animales radiados 255
- 15 Los animales acelomados 282
- 16 Los animales pseudocelomados 304
- 17 Los Moluscos 324
- 18 Los gusanos segmentados 354
- 19 Los Artrópodos 373
- 20 Los mandibulados acuáticos 387
- 21 Los mandibulados terrestres 408
- 22 Los protóstomos menores 435
- 23 Los Lofoforados 447
- 24 Los Equinodermos 454
- 25 Quetognatos y Hemicordados 476
- 26 Los Cordados 484
- 27 Los Peces 503
- 28 Los primeros Tetrápodos y los Anfibios modernos 532

- 29 Los Reptiles 553
- 30 Las Aves 574
- 31 Los Mamíferos 601

PARTE IV

Actividad vital

- 32 Soporte, protección y movimiento 634
- 33 Fluidos internos 675
- 34 Digestión y nutrición 704
- 35 Coordinación nerviosa 721
- 36 Coordinación química 746
- 37 Comportamiento animal 765
- 38 La ciencia que estudia el comportamiento de los animales 766

PARTE V

El animal y su ambiente

- 39 La biosfera y la distribución de los animales 786
- 40 Ecología animal 803

CONTENIDO

Prefacio xix



Introducción a la vida animal

CAPÍTULO 1

La vida: los principios biológicos y la ciencia zoológica 2

- Propiedades fundamentales de la vida 3
 - ¿Se puede definir la vida? 3
 - Caracteres generales de los sistemas vivos 4
 - La vida obedece las leyes físicas 9
- La Zoología como parte de la Biología 10
- Principios de la Ciencia 11
 - Naturaleza de la Ciencia 11
 - El método científico 12
 - La fisiología frente a la evolución 13
- Teorías de la evolución y la herencia 14
 - Teoría de la evolución de Darwin 14
 - Herencia mendeliana y la teoría cromosómica de la herencia 16
- Resumen 20

CAPÍTULO 2

La química de la vida 22

- El agua y la vida 23
- Moléculas orgánicas 24
 - Hidratos de carbono: las sustancias orgánicas más abundantes en la naturaleza 25
 - Lípidos: almacén de combustible y material de construcción 26
 - Aminoácidos y proteínas 27
 - Ácidos nucleicos 29
- Resumen 29

CAPÍTULO 3

El origen de la vida 31

- Perspectiva histórica 32
 - Renovación de la investigación: hipótesis de Oparin-Haldane 33
- La tierra primitiva 33
 - Origen de la atmósfera terrestre 34
- Evolución química 34
 - Fuentes de energía 34
 - Síntesis prebiótica de moléculas orgánicas pequeñas 35
 - Formación de polímeros 36
- Origen de los seres vivos 37
 - Origen del metabolismo 37
 - Aparición de la fotosíntesis y del metabolismo oxidativo 38
- La vida precámbrica 39
 - Los procariontes y la época de las cianobacterias (algas verde-azules) 39
 - Aparición de los eucariontes 40
- Resumen 41

CAPÍTULO 4

La célula como unidad de la vida 43

- El concepto de célula 44
 - ¿Cómo se estudian las células? 44
- La organización celular 46
 - Las células procariontes y eucariontes 46

Componentes de las células eucariontes y sus funciones 46

Las superficies celulares y sus especializaciones 50

La membrana: estructura y función 51

Estructura de la membrana celular 51

Función de la membrana celular 52

Mitosis y división celular 56

El ciclo celular 56

Estructura de los cromosomas 57

Fases de la mitosis 58

Citocinesis: división del citoplasma 59

Renovación celular 60

Resumen 61

CAPÍTULO 5

Fisiología celular 63

La energía y las leyes de la termodinámica 64

Energía libre 64

El papel de las enzimas 65

Las enzimas y la energía de activación 65

Naturaleza de las enzimas 65

Acción de las enzimas 65

Especificidad de las enzimas 66

Reacciones catalizadas por enzimas 67

Aporte de energía química por parte del ATP 67

Respiración celular 68

Cómo se utiliza el transporte de electrones para atrapar la energía química de enlace 68

Metabolismo aerobio frente a metabolismo anaerobio 69

Descripción general de la respiración 69

Glicólisis 70

Acetil coenzima A: un intermediario fundamental en la respiración 70

El ciclo de Krebs: oxidación de la acetil coenzima A 71

Cadena de transporte de electrones	71
Eficacia de la fosforilación oxidativa	72
Glicólisis anaerobia: producción de ATP sin oxígeno	74
Metabolismo de los lípidos	75
Metabolismo de las proteínas	75
Gestión del metabolismo	76
Resumen	77



Continuidad y evolución de la vida animal

CAPÍTULO 6

El proceso reproductor	80
Naturaleza del proceso reproductor	81
Reproducción asexual: la reproducción sin gametos	82
Reproducción sexual: la reproducción a base de gametos	82
¿Cuál es la importancia del sexo?	85
Formación de las células reproductoras	85
Origen y migración de las células germinales	86
Meiosis: división nuclear de las células germinales	87
Gametogénesis	89
Protección materna del embrión	91
Estructura de los sistemas reproductores	92

Sistemas reproductores de los invertebrados	92
Sistemas reproductores de los vertebrados	93
Hormonas de la reproducción en los vertebrados	95
El control hormonal del ritmo de los ciclos reproductores	95
Los esteroides genitales y su control	95
El ciclo menstrual	96
Hormonas de la gestación y el parto humano	96
Resumen	101

CAPÍTULO 7

Principios del desarrollo 103

Antiguos conceptos: preformación contra epigénesis	104
Fecundación	105
Maduración del oocito	105
Fecundación y activación	105
Segmentación y primeras fases del desarrollo	107
Patrones de segmentación	107
Blastulación	110
Formación del celoma	112
Mecanismo de desarrollo	113
Equivalencia nuclear	113
Localización citoplásmica: significado del córtex	114
Experimentos de trasplante nuclear	114
Inducción embrionaria	115
Expresión génica durante el desarrollo	116
Desarrollo de los vertebrados	117
La herencia común de los vertebrados	118
Amniotas y el huevo amniótico	118
La placenta y el desarrollo temprano de los mamíferos	118
Formación de órganos y sistemas	121
Derivados del ectodermo: sistema nervioso y crecimiento de los nervios	121
Derivados del endodermo: tubo digestivo y arcos branquiales	123
Estructuras derivadas del mesodermo: soporte, movimiento y corazón	124
Resumen	124

CAPÍTULO 8

Los principios de la Genética 127

Las investigaciones de Mendel	128
Leyes mendelianas de la herencia	129
Primera ley de Mendel	129
Segunda ley de Mendel	131
Alelos múltiples	134
Interacción génica	134
Determinación del sexo y herencia ligada al sexo	134
Ligamiento autosómico y sobrecruzamiento	137
Aberraciones cromosómicas	138
Teoría del gen	139
Concepto del gen	139
Almacenamiento y transmisión de la información genética	140
Ácidos nucleicos: base molecular de la herencia	140
Transcripción y papel del RNA mensajero	143
Traducción: etapa final en la transferencia de la información	144
Regulación de la expresión génica	145
Ingeniería genética	146
Fuentes de variación fenotípica	147
Mutaciones génicas	148
Genética molecular del cáncer	149
Oncogenes y genes supresores de tumor	149
Resumen	150

CAPÍTULO 9

Evolución orgánica 153

Desarrollo histórico de la idea de la evolución orgánica	154
Ideas evolutivas	154
predarwinistas	154
El gran viaje de Darwin	155
La evidencia de la teoría evolutiva de Darwin	158
Cambio perpetuo	158
El origen común	162
Multiplicación de especies	165
Gradualismo	168
Selección natural	170
Revisiones de la teoría de Darwin	172
Neodarwinismo	172
Aparición del darwinismo moderno: la teoría sintética	172
Microevolución: variación genética y cambio en las especies	172
Equilibrio genético	173

Cómo se mantiene el equilibrio genético 174
Medida de variación genética en las poblaciones 176
Variación cuantitativa 177
 Macroevolución: principales sucesos evolutivos 177
Especialización y extinción a través del tiempo geológico 178
Extinciones masivas 180
 Resumen 181



La diversidad de la vida animal

CAPÍTULO 10

El patrón arquitectónico de los animales 184

La organización jerárquica de la complejidad animal 185
Complejidad y tamaño corporal 186
 Componentes corporales extracelulares de los metazoos 185
 Tipos de tejidos 187
Tipo epitelial 187
Tejido conjuntivo 188
Tejido muscular 192
Tejido nervioso 192
 Arquetipos de los animales 193
Simetría animal 193
Cavidades internas 195
Metamería (segmentación) 197
Cefalización 197
 Resumen 198

CAPÍTULO 11

Clasificación y filogenia de los animales 199

Linneo y el desarrollo de la clasificación 200
 Caracteres taxonómicos y reconstrucción filogenética 201
Utilización de la variación en los caracteres para reconstruir la filogenia 201
Fuentes de información filogenética 203
 Teorías taxonómicas 203
Taxonomía evolutiva tradicional 204
Sistemática filogenética, cladística o cladismo 206
Estado actual de la taxonomía animal 207
 El concepto de especie 207
Criterios para el reconocimiento de especies 207
Concepto tipológico de especie 207
Concepto biológico de especie 208
Alternativas al concepto biológico de especie 208
Dinamismo de los conceptos de especie 210
 Principales divisiones de la vida 210
 Principales subdivisiones del Reino Animal 212
 Resumen 213

CAPÍTULO 12

Los Protistas con rasgos animales 215

Forma y función 217
Núcleo y citoplasma 217
Orgánulos locomotores 218
Excreción y osmorregulación 221
Nutrición 221
Reproducción 222
Enquistamiento y exquistamiento 224
 Tipos representativos 224
Filo Sarcomastigóforos 224
Filo Apicomplejos 230
Filo Cilióforos 232
 Filogenia y radiación adaptativa 237
Filogenia 237
Radiación adaptativa 237
 Resumen 239

CAPÍTULO 13

Mesozoos y Parazoos 241

El origen de los Metozoos 242
 Filo Mesozoos 242
Filogenia de los Mesozoos 244
 Filo Placozoos 244
 Filo Poríferos: esponjas 244
Forma y función 246
Clase Calcáreas (calciesponjas) 250
Clase Hexactinélidas (hialosponjas): esponjas vítreas 251
Clase Demosponjas 251
Clase Esclerosponjas 252
Filogenia y radiación adaptativa 252
 Resumen 253

CAPÍTULO 14

Los animales radiados 255

Filo Cnidarios 256
Forma y función 258
Clase Hidrozoos 260
Clase Escifozaos 265
Clase Cubozoa 268
Clase Antozoos 268
 Filo Ctenóforos 275
Clase Tentaculados 276
Otros Ctenóforos 278
 Filogenia y radiación adaptativa 278
Filogenia 278
Radiación adaptativa 279
 Resumen 280

CAPÍTULO 15

Los animales acelomados 282

Filo Platelminetos 283
 Clase Turbellarios 284
Clase Trematodos 287
Clase Monogeneos 292
Clase Cestodos 293
 Filo Nemertinos (rinoceros) 296
Forma y función 297
 Filo Gnatostomúlidos 299
 Filogenia y radiación adaptativa 300
Filogenia 300
Radiación adaptativa 300
 Resumen 302

CAPÍTULO 16

Los animales pseudocelomados 304

Los Pseudocelomados 305

Filo Rotíferos	306
<i>Forma y función</i>	306
Filo Gastrotricos	309
<i>Forma y función</i>	309
Filo Kinorincos	310
<i>Forma y función</i>	310
Filo Loricíferos	310
<i>Forma y función</i>	310
Filo Priapulidos	311
<i>Forma y función</i>	311
Filo Nematodos: gusanos redondos	311
<i>Forma y función</i>	312
Algunos nematodos	
parásitos	313
Filo Nematomorfos	317
<i>Forma y función</i>	317
Filo Acantocéfalos	317
<i>Forma y función</i>	318
Filo Endoproctos	319
<i>Forma y función</i>	306
Filogenia y radiación adaptativa	320
Filogenia	320
Radiación adaptativa	320
Resumen	322

CAPÍTULO 17

Los Moluscos 324

Los Moluscos	325
Forma y función	326
Cabeza-pie	327
Masa visceral	328
Reproducción y ciclo	
biológico	329
Clases de Moluscos	329
Clase Caudofoveados	330
Clase Solenogastros	330
Clase Monoplacóforos	330
Clase Poliplacóforos:	
quitones	330
Clase Escafópodos	331
Clase Gasterópodos	331
Clase Bivalvos (pelecípodos)	337
Clase Cefalópodos	344
Filogenia y radiación adaptativa	348
Resumen	352

CAPÍTULO 18

Los gusanos segmentados 354

Modelo corporal	356
Clase Poliquetos	356
<i>Forma y función</i>	358
Gusanas: nereis	360
Otros poliquetos interesantes	360
Clase Oligoquetos	361
Lombrices de tierra	361
Oligoquetos de agua dulce	366

Clase Hirudíneos: las sanguijuelas	366
<i>Forma y función</i>	367
Significado evolutivo de la	
metamería	369
Filogenia y radiación adaptativa	370
Filogenia	370
Radiación adaptativa	371
Resumen	372

CAPÍTULO 19

Los Artrópodos 373

Filo Artrópodos	374
¿Por qué han tenido un éxito tan	
grande los Artrópodos?	375
Subfilo Trilobites	376
Subfilo Quelicerados	376
Clase Merostomados	376
Clase Picnogonidos: arañas de	
mar	377
Clase Arácnidos	378
Filogenia y radiación adaptativa	383
Filogenia	383
Radiación adaptativa	383
Resumen	385

CAPÍTULO 20

Los mandibulados acuáticos 387

Subfilo Crustáceos	388
Descripción general de un	
crustáceo	388
Forma y función	389
Breve resumen de los Crustáceos	397
Clase Remipedios	397
Clase Cefalocáridos	398
Clase Branquiópodos	398
Clase Maxilópodos	398
Clase Malacostráceos	401
Filogenia y radiación adaptativa	403
Filogenia	403
Radiación adaptativa	404
Resumen	406

CAPÍTULO 21

Los mandibulados terrestres 408

Clase Quilópodos	409
Clase Diplópodos	410
Clase Paurópodos	410
Clase Sinfilos	411
Clase Insectos	411
Distribución	411
Adaptabilidad	411
Organización externa y	
función	411
Organización interna y	
función	415

Metamorfosis y crecimiento	421
Diapausa	423
Defensa	424
Comportamiento y	
comunicación	424
Los Insectos y el bienestar humano	427
Insectos beneficiosos	427
Insectos perjudiciales	427
Control de insectos	428
Filogenia y radiación adaptativa	430
Resumen	433

CAPÍTULO 22

Los protóstomos menores 435

Los Protóstomos menores	436
Filo Sipuncúlidos	436
Filo Equiúridos	437
Filo Pogonóforos	438
Filo Pentastómidos	440
Filo Onicóforos	441
<i>Forma y función</i>	441
Filo Tardígrados	442
Filogenia	443
Resumen	445

CAPÍTULO 23

Los Lofoforados 447

Filo Lofoforados	448
Filo Foronídeos	448
Filo Ectoproctos (briozoos)	449
Filo Braquiópodos	451
Filogenia y radiación adaptativa	452
Resumen	452

CAPÍTULO 24

Los Equinodermos 454

Los Equinodermos	455
Clase Asteroídeos	457
<i>Forma y función</i>	457
Clase Ofiuroídeos	463
<i>Forma y función</i>	463
Biología	464
Clase Equinoídeos	464
<i>Forma y función</i>	465
Clase Holoturoídeos	467
<i>Forma y función</i>	467
Biología	468
Clase Crinoídeos	469
<i>Forma y función</i>	470
Clase Concentricicloídeos	470
Filogenia y radiación adaptativa	471
Filogenia	471
Radiación adaptativa	472
Resumen	474

CAPÍTULO 25

Quetognatos y Hemicordados 476

- Filo Quetognatos 477
 - Forma y función* 477
- Filo Hemicordados 478
 - Clase Enteropneustos* 478
 - Clase Pterobranquios* 480
- Filogenia y radiación adaptativa 481
 - Filogenia* 481
 - Radiación adaptativa* 481
- Resumen 483

CAPÍTULO 26

Los Cordados 484

- Los Cordados 485
 - Clasificaciones tradicional y cladista de los Cordados* 486
- Cuatro características exclusivas 489
 - Notocorda* 489
 - Cordón nervioso tubular dorsal* 489
 - Hendiduras branquiales faríngeas* 489
 - Cola postanal* 490
- Origen y evolución 490
- Subfilo Urocordados (tunicados) 491
- Subfilo Cefalocordados 493
- Subfilo Vertebrados (craneados) 494
 - Adaptaciones que han guiado la evolución de los Vertebrados* 494
 - Búsqueda del origen de los Vertebrados* 496
 - La larva ammocete de la lamprea como arquetipo primitivo de los Cordados* 497
 - Primeros Vertebrados: los Ostracodermos sin mandíbulas* 498
 - Primeros Vertebrados mandibulados* 499
 - Evolución de los Peces modernos y Tetrápodos* 501
- Resumen 501

CAPÍTULO 27

Los Peces 503

- Origen y relaciones de los principales grupos de peces 504
- Superclases Agnatos: peces sin mandíbulas 506
 - Clase Mixines* 506
 - Clase Cefalaspídomorfos (petromizontes): lampreas* 507

Clase Condrictios: peces

cartilagosos 510

Subclase Elasmobranchios:

tiburones, rayas y torpedos 511

Subclase Holocéfalos:

quimeras 515

Clase Osteictios: peces óseos 515

Origen, evolución y

diversidad 515

Peces con aletas con radios:

subclase Actinopterygios 517

Peces con aletas lobuladas:

subclase Sarcopterygios 518

Adaptaciones estructurales y

funcionales de los peces 519

Locomoción en el agua 519

Flotación neutra y la vejiga

natatoria 521

Respiración 522

Regulación osmótica 522

Comportamiento trófico 524

Migración 525

Reproducción y crecimiento 527

Resumen 530

CAPÍTULO 28

Los primeros Tetrápodos y los Anfibios modernos 532

- La invasión del medio terrestre 533
- Evolución de los primeros Vertebrados terrestres 533
 - Origen de los Tetrápodos en el Devónico* 533
 - Radiación de los Tetrápodos en el Carbonífero* 534
- Los Anfibios modernos 538
 - Cecilias: orden Gymnophiones (Ápodos)* 538
 - Salamandras: orden Caudados (Urodelos)* 539
 - Ranas y sapos: orden Anuros (Salientia)* 541
- Resumen 551

CAPÍTULO 29

Los Reptiles 553

- Origen y radiación adaptativa de los Reptiles 554
 - Cambios en la clasificación tradicional de los Reptiles* 557
- Características de los Reptiles que los distinguen de los Anfibios 557
- Características y modos de vida de los órdenes de Reptiles 559

Reptiles Anápsidos: subclase

Anápsidos 559

Reptiles Diápsidos: subclase

Diápsidos 561

Resumen 572

CAPÍTULO 30

Las Aves 574

- Origen y relaciones 575
- Forma y función 579
 - Plumas* 580
 - Esqueleto* 582
 - Sistema muscular* 582
 - Alimento, alimentación y digestión* 584
 - Sistema circulatorio* 585
 - Sistema respiratorio* 586
 - Sistema excretor* 586
 - Sistemas nervioso y sensorial* 587
 - Vuelo* 588
- Migración y navegación 590
 - Rutas migratorias* 590
 - Estímulo para la migración* 591
 - Orientación durante la migración* 591
- Comportamiento social y reproducción 592
 - Sistema reproductor* 593
 - Sistemas de apareamiento* 593
 - Cria y cuidado de los jóvenes* 594
- Poblaciones de Aves 595
- Resumen 599

CAPÍTULO 31

Los Mamíferos 601

- Origen y evolución de los Mamíferos 602
- Adaptaciones funcionales y estructurales de los Mamíferos 606
 - Tegumento y sus derivados* 606
 - Alimento y nutrición* 610
 - Migración* 613
 - Vuelo y ecolocación* 615
 - Reproducción* 616
 - Territorialidad y área de influencia* 619
 - Poblaciones de Mamíferos* 619
- El hombre y los mamíferos 612
- Evolución humana 622
 - Radiación evolutiva de los primates* 622
 - Los primeros homínidos* 623

Aparición del homo, el verdadero hombre 623
Homo sapiens: los homínidos modernos 624
La exclusiva posición del hombre 625
 Resumen 629



Actividad vital

CAPÍTULO 32

Soporte, protección y movimiento 634

El tegumento de los diversos grupos de animales 635
El tegumento de los invertebrados 635
El tegumento de los vertebrados 635
 Sistemas esqueléticos 638
Esqueletos hidrostáticos 638
Esqueletos rígidos 638
 Movimiento de los animales 644
Movimiento ameboide 644
Movimientos ciliar y flagelar 644
Movimiento muscular 645
Rendimiento muscular 651
 Resumen 652

CAPÍTULO 33

Homeostasis 654

El agua y la regulación osmótica 655

Cómo consiguen los invertebrados marinos los equilibrios salino e hídrico 655
La invasión de las aguas dulces 656
El regreso de los peces al mar 657
Cómo mantienen los animales terrestres los equilibrios salino e hídrico 658
 Estructuras excretoras de los invertebrados 659
Vacuolas pulsátiles 659
Nefridios 660
Órganos excretores de los artrópodos 660
 El riñón de los vertebrados 661
Origen y embriología 661
Función del riñón de los vertebrados 661
Filtración glomerular 662
Reabsorción tubular 663
Secreción tubular 665
Excreción de agua 665
 Regulación de la temperatura
Ectodermia y endodermia 688
Cómo dejan los animales ectotermos de depender de la temperatura ambiental 668
Regulación de la temperatura en los animales endotermos 669
Hipotermia adaptativa en las aves y mamíferos 671
 Resumen 673

CAPÍTULO 34

Fluidos internos 675

Medio interno fluido 676
Composición de los fluidos corporales 677
 Composición de la sangre 677
Hemostasis: prevención de la pérdida de sangre 678
 Mecanismos de defensa del cuerpo 679
Inmunidad innata 679
Respuesta inmunitaria adquirida en los vertebrados 680
Inflamación 685
Antígenos de los grupos sanguíneos 685
 Circulación 686
Sistemas circulatorios abiertos y cerrados 687
Estructura de los sistemas circulatorios de los vertebrados 688
Arterias 691
Capilares 692

Venas 693
Sistema linfático 694
 Respiración 694
Problemas de la respiración acuática y aérea 694
Órganos respiratorios 695
Estructura y función del sistema respiratorio de los mamíferos 697
 Resumen 701

CAPÍTULO 35

Digestión y nutrición 704

Estrategias alimentarias 705
Alimentación a base de partículas 705
Alimentación a base de sólidos 706
Alimentación a base de líquidos 708
 La digestión 708
Acción de las enzimas digestivas 709
Movimientos en el tubo digestivo 709
 Organización y regionalización del tubo digestivo 710
Región de recepción 710
Región de almacenamiento y transporte 711
Región de triturado y primera digestión 711
Región de la digestión final de la absorción: el intestino 712
Región de reabsorción de agua y de concentración de los sólidos 715
 Regulación de la ingestión de alimentos 716
 Necesidades nutritivas 716
 Resumen 719

CAPÍTULO 36

Coordinación nerviosa 721

La neurona: unidad funcional del sistema nervioso 722
Naturaleza del impulso nervioso 723
Conducción rápida 724
 Sinapsis: puntos de unión entre nervios 725
 La evolución del sistema nervioso 727
Invertebrados: el desarrollo del sistema nervioso central 727

Vertebrados: el proceso de encefalización 728
 Órganos de los sentidos 734
Clasificación de los receptores 734
Quimiorrecepción 734
Mecanorrecepción 736
 Resumen 744

CAPÍTULO 37

Coordinación química 746

Mecanismos de actuación de las hormonas 747
Receptores de la membrana celular y concepto de segundo mensajero 748
Receptores nucleares 748
Control de la tasa de secreción hormonal 748
 Las hormonas de los invertebrados 749
 Glándulas endocrinas y hormonas de los vertebrados 750
Hormonas de la hipófisis, el hipotálamo y la epífisis 750
Hormonas no endocrinas 754
Hormonas del metabolismo 755
Hormonas de la digestión 761
 Resumen 762

CAPÍTULO 38

Comportamiento animal 765

La ciencia que estudia el comportamiento de los animales 766
 Descripción del comportamiento: principios de la etiología clásica 767
 Control del comportamiento 768
Genética del comportamiento 769
El aprendizaje y la diversidad del comportamiento 770

Comportamiento social 772
Ventajas de la sociabilidad 773
Agresión y dominancia 774
Territorialidad 775
La comunicación en el Reino Animal 776
 Resumen 780



El animal y su ambiente

CAPÍTULO 39

La biosfera y la distribución de los animales 786

Distribución de la vida sobre la Tierra 787
Los ambientes terrestres: los biomas 788
Los ambientes acuáticos 792

La distribución de los animales (Zoogeografía) 794
Distribuciones disjuntas 795
Distribución por dispersión 796
Distribución por vicarianza 797
Teoría de la deriva continental 798
 Resumen 801

CAPÍTULO 40

Ecología animal 803

Ecología de los ecosistemas 805
La radiación solar y la fotosíntesis 805
La producción y la cadena alimentaria 806
Los niveles tróficos 808
Ciclos de los nutrientes 810
 Comunidades 812
La dominancia ecológica y las especies clave 812
Concepto de nicho ecológico 813
El concepto de gremio 814
 Poblaciones 814
Interacciones entre poblaciones 814
Crecimiento de las poblaciones 816
Cómo se limita el crecimiento de la población 818
 Resumen 819

APÉNDICE A

Desarrollo de la Zoología 821

APÉNDICE B

Estructura básica de la materia 851

Glosario 857
 Créditos 887
 Índice analítico 893

PREFACIO

Hace cuarenta y dos años, cuando el padre del mayor de los autores completó la primera edición de este texto, la Zoología ya era una disciplina bien asentada, que había surgido en el siglo XIX del enorme interés popular por el estudio de la Historia natural. Los principios que configuran hoy en día el armazón conceptual de la profesión zoológica se habían formalizado mucho antes de que apareciera la primera edición, y los zoológicos adoptaban y se beneficiaban cada vez más de los métodos y tecnologías desarrolladas por otras ramas de la Ciencia. Pero en el relativamente corto lapso entre la primera edición de este texto y la actual, la aceleración de los descubrimientos científicos ha producido dramáticos cambios conceptuales en la ciencia zoológica. Hace cuarenta y dos años, los zoológicos todavía adoptaban el sistema de clasificación de dos reinos, animal y vegetal. Las ideas sobre poblaciones eran relativamente nuevas en el pensamiento evolutivo, y la metodología cladista, introducida por Willi Hennig en 1950, permanecería ignorada aún durante dos décadas. Sólo dos años antes de que apareciera la primera edición de este libro, James Watson y Francis Crick publicaron la famosa estructura química del DNA. La genética molecular estaba en pañales, y la ingeniería genética, con sus enormes beneficios para la Humanidad, no era siquiera una promesa. Faltaban 26 años para el primer caso registrado de SIDA. Los principios de la Etología eran desconocidos en los Estados Unidos, y todavía quedaban seis años para que Jane Goodall comenzara sus estudios sobre la vida social de los chimpancés. La población mundial hace 42 años era la mitad de la actual, pero ya empezaban a preocupar los problemas ambientales serios. Hasta ocho años después no publicaría Rachel Carson su famosa y polémica *Silent Spring*, que documentó la amplia destrucción de aves canoras y otros ani-

males salvajes por el uso indiscriminado de DDT.

En respuesta al incremento de los descubrimientos zoológicos, *Integrated Principles of Zoology* evolucionó gradualmente conforme los autores de cada edición se esforzaban en reflejar los conocimientos de su tiempo. Al igual que otros textos científicos modernos, con profusas ilustraciones y abundantes accesorios pedagógicos, esta décima edición guarda poca semejanza con la primera. A pesar de ello, ciertas características que distinguieron a la primera edición, y que eran únicas entre los libros de zoología de la época, permanecen en la presente edición. El establecimiento y la integración de los principios evolutivos y el énfasis en la investigación zoológica como método para resolver interrogantes han caracterizado a todas las ediciones. Otros rasgos que aparecieron ya en la primera edición son un ensayo introductorio a cada capítulo, que explica la posición del grupo en el Reino Animal y las características que lo distinguen; un apéndice histórico que recoge descubrimientos clave y publicaciones que han tenido gran influencia en el desarrollo de la Zoología; los comentarios a las referencias bibliográficas y el origen de los términos técnicos.

NOVEDADES DE LA DÉCIMA EDICIÓN

Aunque esta edición de *Zoología, principios integrales*, con su formato a tres columnas y sus numerosas ilustraciones nuevas en color, tiene un aspecto diferente a la edición anterior, la organización de los capítulos permanece fundamentalmente inalterada. Además de las numerosas actualizaciones y cambios en los distintos capítulos, hemos hecho los cladogramas de los capítulos sistemáticos

más asequibles al añadir iconos en color que representan grupos animales específicos. Se han añadido ensayos introductorios sobre «Posición en el Reino Animal» y «Aportaciones biológicas» a todos los capítulos de los Cordados. Hemos intensificado en esta edición la atención sobre temas ambientales. Actualmente, el interés acerca del mundo animal presenta nuevas urgencias, ya que nos vemos forzados a reconsiderar nuestra posición en la naturaleza, y a decidir qué queremos hacer de este mundo y de las criaturas con las que lo compartimos.

Las principales revisiones que se han llevado a cabo en cada una de las cinco partes del texto se explican a continuación. Hemos revisado todos los capítulos para actualizar el texto, y a la vez eliminar detalles excesivos y hacer mayor énfasis en conceptos básicos y en el papel de la experimentación y los estudios comparados en Zoología. Hemos mantenido y reforzado aspectos pedagógicos introducidos en ediciones anteriores. Algunas de ellas son los prólogos que abren cada capítulo, que tratan algún tema relacionado con su contenido; los resúmenes de los capítulos y el cuestionario de repaso, que ayudan al alumno a comprender y estudiar; el origen, incluido en el texto, de los nombres genéricos de los animales; las notas en recuadros coloreados, previamente notas al margen, que refuerzan y completan el material del texto; y un extenso glosario con la etimología y la definición de términos zoológicos.

PARTE PRIMERA: INTRODUCCIÓN A LA VIDA ANIMAL

Los cinco capítulos de esta unidad explican las características generales de los sistemas vivos, la química y el origen de la vida y la estructura y función de las células animales. El Capítulo 1, completa-

mente revisado en la novena edición, introduce al lector en la evolución, la genética y el deductivismo hipotético, y los principios que subyacen al estudio zoológico. El Capítulo 2, sobre la química de la vida, está diseñado para ayudar a estudiantes con limitados conocimientos básicos de Química. En el Apéndice B se proporciona información adicional sobre la estructura básica de la materia. En el Capítulo 3, sobre el origen de la vida, hemos incorporado nueva información sobre la atmósfera primitiva de la Tierra, la idea de que el metano y el amoníaco podrían haberse originado de planetesimales o afloramientos hidrotermales, y la hipótesis de Knoll para explicar la explosión cámbrica. Entre las novedades de los dos últimos capítulos de esta unidad se encuentra el concepto de potocitosis, el sorprendente comportamiento de las fibras del huso acromático, que «tantean» los cinetocoros en la mitosis, y una explicación completamente revisada y reilustrada sobre la hipótesis quimiosmótica de generación de ATP. También hemos rehecho el tratamiento de la glucólisis y revisado varias ilustraciones ya existentes.

PARTE SEGUNDA: CONTINUIDAD Y EVOLUCIÓN DE LA VIDA ANIMAL

Los cuatro capítulos de la Parte II se dedican a las propiedades que comparten los sistemas vivos: reproducción, desarrollo, posesión de un programa genético y de una historia evolutiva. Hemos revisado y reorganizado el Capítulo 6 sobre la reproducción, para lograr una visión más completa desde un punto de vista comparado. Hemos extendido la explicación sobre los beneficios de la reproducción sexual, hemos rehecho la sección sobre la formación de las células reproductoras para incluir el concepto de línea germinal, hemos explicado la determinación no genética del sexo, e incluido una nueva sección sobre sistemas reproductores de los invertebrados. En el Capítulo 7 hemos reescrito y aumentado la sección sobre la expresión génica para incluir los recientes y prometedores trabajos acerca de las homologías de los genes homeobox, que codifican la información posicional durante el desarrollo

de los metazoos. Dado que la mayoría de los estudiantes entran en contacto con la genética en otras asignaturas, se han condensado los Capítulos 8 y 9 de la edición anterior en un nuevo Capítulo 8, que se ha titulado «Los principios de la Genética». Se ha redactado de nuevo la sección sobre genética del cáncer, introduciéndose las proteínas Ras y p53 como productos de oncogenes y genes de supresión tumoral, respectivamente. El Capítulo 9, sobre evolución orgánica, se inicia con una exposición sobre la vida de Darwin y desarrolla los cinco componentes fundamentales de su teoría evolutiva, un enfoque introducido con éxito ya en la novena edición del libro.

PARTE TERCERA: LA DIVERSIDAD DE LA VIDA ANIMAL

Los 22 capítulos de esta unidad forman el núcleo de la mayoría de los cursos de Zoología. Los 20 capítulos que repasan los filos animales y los protistas con rasgos animales (protozoos) están precedidos por dos capítulos introductorios. El primero de ellos es un corto pero importante capítulo sobre la arquitectura animal, que describe los componentes del cuerpo de los metazoos y define la organización de los arquetipos corporales. El segundo capítulo de esta unidad explica los principios de la taxonomía animal y cómo son aplicados por las distintas escuelas de la taxonomía evolutiva y el cladismo. El material de ambos capítulos prepara al estudiante para la estructura organizativa del resto del libro.

De los muchos cambios hechos en los 14 capítulos que tratan de los invertebrados (Capítulos 12 a 25), mencionaremos sólo unos cuantos: una discusión puesta al día sobre el movimiento ameboide, nuevo material sobre los ammonoideos, un tratamiento más extenso de los poliquetos, un mayor énfasis de las garrapatas como vectores, la inclusión de una tabla con la clasificación de los crustáceos, y una discusión de la evolución de las alas de los insectos. Entre los varios cambios recientes en la clasificación que se han incorporado se encuentran las pruebas moleculares que nos permiten situar a los Ctenóforos filogenéticamente fuera del grupo que comprende a los

Cnidarios y los Placozoos. Los Turbellarios se consideran hoy parafiléticos, y su nombre se mantiene solamente por su familiaridad entre los zoólogos. La sorprendente subversión de la expresión génica del hospedador por parte de *Trichinella* spp. recibe una mayor atención, y se subraya que actualmente se reconocen cinco especies en este género. Al reorganizar las discusiones sobre la filogenia de los protóstomos, hacemos notar que las evidencias apuntan a la existencia de dos grupos de protóstomos menores, uno con afinidades hacia los anélidos y otro hacia los artrópodos. La sección acerca de la filogenia de los equinodermos se ha extendido para incluir a los carpoideos y los helicopla-coideos, y se menciona que las pruebas moleculares plantean serias dudas sobre si los quetognatos son deuteróstomos, grupo al que tradicionalmente se han asignado.

Entre los numerosos cambios de los seis capítulos dedicados a los cordados (Capítulos 26 a 31) se encuentran nuevas secciones con las implicaciones de la investigación sobre los genes homeobox del anfibio, el descubrimiento de los animales conodontos, la evolución de las extremidades de los tetrápodos y una sección especial acerca de la evolución de los dinosaurios. También hemos revisado y puesto al día la clasificación de las aves y de los mamíferos. El aspecto y la utilidad de estos capítulos se ha mejorado con la introducción de varias ilustraciones nuevas. El tratamiento de la evolución humana, que en ediciones previas se encontraba en el capítulo sobre la evolución orgánica, se ha trasladado al final del capítulo de los mamíferos (Capítulo 31). Muchos profesores abordan conjuntamente en sus clases la evolución humana y de los mamíferos, y nosotros creemos que la historia evolutiva del hombre ilustra mejor las adaptaciones de los mamíferos que los principios evolutivos generales.

PARTE CUARTA: ACTIVIDAD VITAL

Esta sección consta de seis capítulos con un enfoque comparado de los sistemas funcionales de los animales, y un capítulo final sobre comportamiento animal.

Para esta edición hemos añadido una nueva sección sobre el control de la contracción muscular (Capítulo 32), se ha reformado por completo el tratamiento de la función del riñón de los vertebrados (Capítulo 33) y se ha revisado y puesto al día el Capítulo 37, sobre el sistema endocrino. Al igual que en ediciones anteriores, los rápidos avances en el campo de la inmunología nos han obligado a reescribir esta sección por completo. Debido a la investigación sobre las citoquinas de los años 80, que virtualmente revolucionaron la inmunología, hemos mencionado las más importantes y sus funciones respectivas. El enfoque evolutivo del último capítulo, sobre el comportamiento animal, con numerosos ejemplos de conducta instintiva y social, refuerza ante los estudiantes la «filosofía» evolutiva que impregna toda la obra.

PARTE QUINTA: EL ANIMAL Y SU AMBIENTE

Muchos profesores utilizan el capítulo sobre la biosfera y la distribución animal (Capítulo 39) como una introducción al Capítulo 40, que trata de los principios de la Ecología. Para esta edición hemos incrementado el tratamiento del gran intercambio americano del Capítulo 39, con una nueva ilustración. Se ha suprimido una sección titulada «Principales regiones faunísticas» porque este concepto está actualmente considerado como de poca importancia por muchos biogeógrafos. Las regiones faunísticas se definieron principalmente sobre la base de la distribución de los mamíferos, que se explica más adecuadamente en la sección final de la teoría de la deriva continental. El Capítulo 40 (Ecología animal) examina algunos de los conceptos fundamentales de la ecología. Entre los cambios para esta edición se encuentra una explicación, acompañada de una nueva ilustración, sobre el concepto de gremio, ejemplificado con el clásico estudio de Robert MacArthur.

AUXILIARES PEDAGÓGICOS

Para ayudar a los estudiantes en el **desarrollo del vocabulario**, hemos impreso

en letra negrita las palabras clave, e indicamos la etimología de los términos técnicos y zoológicos y de los nombres genéricos de los animales cuando aparecen por primera vez en el texto. De esta forma, los alumnos se familiarizan gradualmente con las raíces más comunes de muchos términos técnicos. Un extenso glosario de más de 1100 términos presenta etimologías y definiciones de cada uno de ellos. Más de 160 nuevos términos se han incluido o redefinido para esta edición. Una característica distintiva de este texto son los **prólogos** de cada capítulo, que desarrollan un tema relacionado con el contenido del capítulo respectivo. Algunos exponen principios biológicos, particularmente evolutivos; otros (especialmente en los capítulos sobre grupos animales) resaltan rasgos distintivos del grupo a que se dedica el capítulo. Todos ellos intentan presentar un concepto importante extraído del capítulo de una forma atractiva, de fácil lectura para el estudiante, que despierte su interés y pique su curiosidad.

Las **notas**, distribuidas por todo el libro, aumentan el material del texto, con información adicional sin interrumpir su discurso. Hemos preparado muchas nuevas notas para esta edición, y reformado muchas de las ya existentes.

Para ayudar al estudiante a repasar los capítulos, cada uno de ellos termina con un **resumen**, una lista de preguntas, o **cuestionario**, y una **bibliografía** comentada. Las preguntas del cuestionario permiten al estudiante comprobar su comprensión y retentiva del material del capítulo.

El **apéndice histórico**, exclusivo de este libro, enumera descubrimientos clave en Zoología, y aparte, presenta libros y publicaciones que han influido en gran manera sobre el desarrollo de esta ciencia. Muchos lectores han encontrado en este apéndice una fuente de información valiosísima, que se consulta mucho después de haber terminado los estudios oficiales.

De nuevo, William C. Ober y Claire W. Garrison han **perfeccionado la parte gráfica** de la obra con muchas ilustraciones nuevas en color, que sustituyen a otras antiguas o acompañan a nuevo material. Las facultades artísticas de Bill, su conocimiento de la Biología y su experiencia

adquirida en la práctica de la Medicina, han enriquecido este libro a través de seis de sus ediciones. Claire trabajó como enfermera de pediatría y obstetricia antes de dedicarse por completo a la ilustración científica. Los libros ilustrados por Bill y Claire han recibido el reconocimiento nacional y ganado premios de la Association of Medical Illustrators, del American Institute of Graphic Arts, del Chicago Book Clinic, Printing Industries of America, y Bookbuilders West. También han sido merecedores del Art Directors Award.

SUPLEMENTOS

El siguiente material didáctico tan sólo está disponible en su versión inglesa.

- **Instructor's Manual and Test Item File.**
- **Laboratory Manual**, by Cleveland P. Hickman, Jr., Frances M. Hickman y Lee Kats.
- **Instructor's Manual and Test File** (also available as a **Computerized Test Bank**).
- **A set of 150 full color transparency acetates.**
- **A set of 150 Animal Diversity Slides** (by the authors and Bill Ober).
- **Life Science Animations Video Series** (tapes 3, 4 and 5).
- **Life Sciences Living Lexicon** (interactive CD-ROM).
- **Invertebrate Zoology Videodisc.**

AGRADECIMIENTOS

Queremos expresar nuestro agradecimiento a los siguientes revisores, que sugirieron numerosas mejoras, y cuyas opiniones supusieron una gran ayuda a la hora de emprender esta edición. Su experiencia con estudiantes de diferentes entornos, así como su interés y sus conocimientos de Zoología, contribuyeron a dar la forma final a esta obra.

Los siguientes revisores se encargaron de capítulos concretos o secciones

enteras del manuscrito de la décima edición:

Barbara J. Abraham, Hampton University
 Sylvester Allred, Northern Arizona University
 Helen T'Anson, Washington and Lee University
 Dean C. T. Bratis, Delaware Community College
 D. Charles Dailey, Sierra College
 Larry Hurd, Washington and Lee University
 Bretton W. Kent, University of Maryland-College Park
 Josef Kren, University of Nebraska-Lincoln
 Catherine O'Brien, San Jacinto College North
 Donna Bruns Stockrahm, Moorhead State University
 Kathy Thompson, Louisiana State University
 Scott Turner, SUNY College of Environmental Science and Forestry
 C. David Vanicek, California State University-Sacramento
 John J. Weilgus, Washington and Lee University
 A. Quinton White, Jacksonville University
 Samuel Zeveloff, Weber State University

Los siguientes colaboradores contribuyeron valiosamente, respondiendo a un cuestionario sobre sus experiencias y opiniones tras utilizar la novena edición en sus clases.

Sylvester Allred, Northern Arizona University
 Carol Armstrong, Iowa Central Community College
 Edmond J. Bacon, University of Arkansas at Monticello
 Linda Barham, Meridian Community College
 Francis F. Belcik, East Carolina University
 Latsy Best, Palm Beach Community College
 Allen D. Bidol, Oakland Community College-Orchard Ridge
 Carol Bixler, Louisburg College

Howard D. Booth, Eastern Michigan University
 Marian Borgmann-Ingwersen, Wayne State College
 Kimberly R. Brown, Jackson County Community College
 Willis A. Brown, Jr., Mount Olive College
 John M. Chapin, St. Petersburg Junior College
 Suzette F. Chopin, Texas A & M University-Corpus Christi
 Mariette Cole, Concordia College St. Paul
 Melinda F. Davis, Fort Valley State College
 Kathryn Dickson, California State University-Fullerton
 Walter J. Diehl, Mississippi State University
 J. Roger Eagen, Adirondack Community College
 David A. Easterla, Northwest Missouri State University
 Peter Elliott, Okanagan University College
 Joseph G. Engemann, Western Michigan University
 Robert E. Espinoza, Colorado State University
 Edward J. Greeding, Jr., Del Mar College
 Peggy Green, Broward Community College
 Thomas F. Grittinger, University of Wisconsin Center-Sheboygan
 Richard J. Haeusler, Bay College
 Leon E. Hallacher, University of Hawaii at Hilo
 Mary F. Haskins, Rockhurst College
 Ben Hawkins, College of the Redwoods
 Kenneth L. Heacock, Oklahoma State University
 Scott J. Herrmann, University of Southern Colorado
 Galen R. Hunsicker, Southern California College
 Edward C. Hurlbut, Mesa State College
 Jude Johnson, College of New Caledonia
 Charles C. Jones, Miles College
 Frank Jordan, Jacksonville University
 Eunice R. Knouse, Spartanburg Methodist College
 Martin Kopenski, Northern Michigan University
 Gene Kritsky, College of Mount St. Joseph

Lorraine Larison, Pasadena City College
 Kevin Lyon, Jones County Junior College
 Christine R. Maher, Montana State University-Billings
 Wendy H. McCullen, Columbus State Community College
 Alison M. Mostrom, Philadelphia College of Pharmacy and Science
 Thomas A. Nelson, Eastern Illinois University
 Lloyd M. Pederson, San Joaquin Delta College
 Dan F. Penney, San Jacinto College District
 Susan E. Peters, University of North Carolina at Charlotte
 Gary S. Phillips, Iowa Lakes Community College
 Terry L. Phipps, Cedarville College
 William H. Pritchett, Fairmont State College
 M. E. Pryor, Morehead State University
 James A. Raines, North Harris College
 Donald C. Rizzo, Marygrove College
 Vaughn M. Rundquist, Montana State University
 Dennis J. Russell, University of Alaska Southeast
 Thomas J. Saleska, Concordia University of Wisconsin
 Judith Salley, South Carolina State
 Donald O. Santana, Gavilan College
 A. Jewell Schock, Wayne State College
 Sherry Schmidt, Mt. San Antonio College
 Barbara A. Shields, Eastern Michigan University
 Amy Sheldon, Faulkner State Community College
 David L. Smith, Valencia Community College
 Richard L. Stoffer, Ashland University
 Ed Story, Maysville Community College
 Robert M. Sullivan, Texas A & M University-Kingsville
 Sarah H. Swain, Middle Tennessee State University
 LeLeng To, Goucher College
 Eddie Trevino, Marymount College

Mario A. Vecchiarelli, Housatonic
Community Technical College
Steven H. Vee, Rock Valley College
Gary O. Wallace, Milligan College
Judith K. Weyer, Iowa Wesleyan College
Eugene A. Young, Southwestern
College

Los autores quieren agradecer al competente personal de William C. Brown Publishers, que hizo posible este proyecto. Especial agradecimiento a

la Acquisitions Editor, Marge Kemp, y a la Developmental Editor, Kathy Loewenberg, que dirigieron la producción de esta obra de principio a fin. A Jane Matthews, Production Editor, que coordinó autores, texto y programas de producción, dentro de la planificación. También desempeñaron papeles fundamentales, y por ello extendemos a ellos nuestro agradecimiento, Cathy DiPascuale Conroy, que corrigió el manuscrito original; John Leland y Jodi Banowetz,

que supervisaron el extenso material fotográfico y gráfico, respectivamente; y Karen Dorman, que se encargó de la obtención de los permisos. La obra fue diseñada por Wayne Harms. Nos sentimos en deuda con ellos por su capacidad y dedicación. Ha sido un placer trabajar con todos ellos.

Cleveland P. Hickman, Jr.
Larry S. Roberts
Allan Larson



I

Introducción a la vida animal

1

**La vida: Los principios biológicos
y la ciencia zoológica**

2

La química de la vida

3

El origen de la vida

4

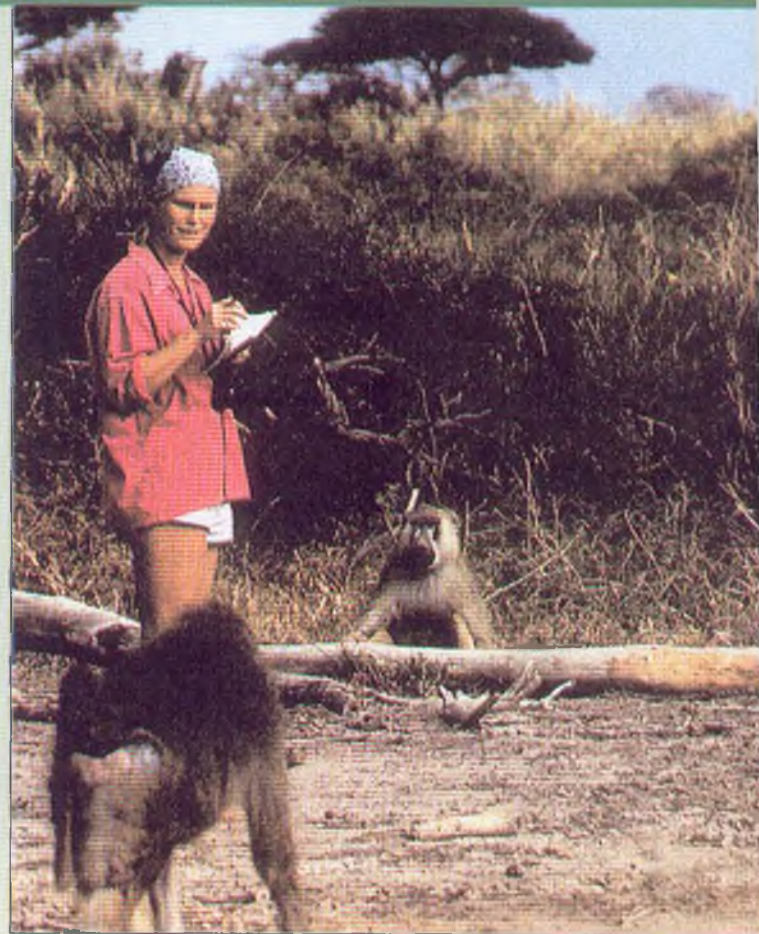
La célula como unidad de vida

5

Fisiología celular

1

La vida: Los principios biológicos y la ciencia zoológica



Los principios básicos

Nuestro conocimiento del mundo animal aumenta no de manera pasiva o por azar, sino debido a la aplicación activa de una serie de principios fundamentales que guían nuestras investigaciones. De la misma forma que la investigación espacial está tanto dirigida como limitada por la tecnología disponible, la exploración del mundo animal depende en gran manera de nuestros interrogantes, métodos y principios. El área de conocimiento que llamamos Zoología sólo tiene sentido si los principios que utilizamos en su construcción son claros.

Los principios de la Zoología moderna tienen muy diversas fuentes y una larga historia. Algunos derivan de las leyes de la física y la química, que se cumplen en todos los sistemas vivos. Otros derivan del método científico, que nos dice que nuestras hipótesis sobre el mundo animal son inútiles a menos que nos dirijan a obtener datos que las confirmen. Muchos principios importantes derivan de estudios previos sobre el

mundo vivo, del que los animales son sólo una parte. Los principios de la herencia, la variación y la evolución orgánica conducen el estudio de la vida desde sus formas unicelulares más simples hasta los animales, hongos y plantas más complejos. Ya que todas las formas de vida comparten una historia evolutiva común, los principios derivados del estudio de un grupo a menudo se aplican a otro. Al rastrear los orígenes de nuestros principios operativos vemos que los zoólogos no están aislados en sí mismos, sino que son parte integrante de la comunidad científica.

Comenzaremos nuestro estudio de la zoología no restringiendo nuestro enfoque al mundo animal, sino con una búsqueda mucho más amplia de nuestros principios más básicos y sus diversas fuentes. Estos principios dirigen nuestros estudios sobre los animales y simultáneamente los integran en el contexto, más amplio, del conocimiento humano. ■

La Zoología, el estudio científico de la vida animal, se erige sobre siglos de interrogantes que el hombre se ha planteado sobre el mundo animal. La mitología de casi cualquier cultura puede ilustrar sus intentos de resolver los misterios de la vida animal y su origen. Hoy en día los zoólogos se enfrentan a los mismos misterios con los más avanzados métodos y tecnologías, desarrollados por todas las ramas de la ciencia. Comencemos por registrar la diversidad de la vida animal y organizarla de forma sistemática. Este proceso complicado y excitante se apoya en las contribuciones individuales de cientos de zoólogos que trabajan en todas las dimensiones de la biosfera (Figura 1-1). A través de este

trabajo intentamos comprender cómo se originó la diversidad animal y cómo los animales llevan a cabo los procesos vitales básicos que les permiten adaptarse y sobrevivir en tantos ambientes diferentes.

Este capítulo expone las propiedades fundamentales de la vida animal, los principios metodológicos en que se basa su estudio, y dos importantes teorías que guían nuestra investigación: (1) la teoría de la evolución, principio organizador central de la biología, y (2) la teoría cromosómica de la herencia, que conduce nuestro estudio sobre la herencia y la variación en los animales. Estas teorías unifican nuestro conocimiento del mundo animal.

PROPIEDADES FUNDAMENTALES DE LA VIDA

¿SE PUEDE DEFINIR LA VIDA?

Nuestra discusión comienza con una pregunta difícil: ¿qué es la vida? Aunque se han hecho durante años muchos intentos de definir la vida, actualmente parece claro que las definiciones simples están condenadas al fracaso. Al tratar de definir la vida de una manera sencilla, estamos asumiendo que la vida ha mantenido ciertas propiedades inmutables a lo largo de su historia. Sin embargo, las propiedades que la vida presenta hoy (pp. 4-9) son muy diferentes a las que



A



B



C



D

Figura 1-1

Algunas de las muchas dimensiones de la investigación zoológica: **A**, Observación de morenas en Maui, Hawaii; **B**, Trabajando con osos polares sedados; **C**, Anillando ánades reales; **D**, Observando una *Daphnia pulex* (x150) con el microscopio.

D, SIU/Visuals Unlimited, detalle, T. E. Adams/Visuals Unlimited.

tenía en su origen. Más que mostrar propiedades fijas, la historia de la vida muestra un cambio perpetuo, lo que llamamos *evolución*. Conforme la genealogía de la vida progresaba y se ramificaba a partir de su forma más primitiva hasta los millones de especies actuales, fueron apareciendo nuevas propiedades que evolucionaron y pasaron de generación en generación. A través de este proceso, los sistemas vivos han producido muchos rasgos extraños y espectaculares, que no tienen contrapartida en el mundo inanimado. Estas propiedades inesperadas emergen en muchas líneas diferentes en la historia evolutiva de la vida y dan lugar a la gran diversidad de organismos que podemos observar en la actualidad.

Podría tentarnos definir la vida sobre la base de sus propiedades más extendidas, que eran evidentes ya en su origen. Por ejemplo, la replicación de moléculas se puede rastrear hasta el origen de la vida y representa una de sus propiedades más universales. Sin embargo, un intento de definir la vida basado en las propiedades presentes en su origen da lugar a un gran problema. Estas características son probablemente las mismas que los seres vivos comparten con algunas formas no vivas. Para estudiar el origen de la vida debemos preguntarnos cómo las moléculas orgánicas adquirieron la capacidad de replicarse de forma precisa, pero ¿dónde trazaremos la frontera entre aquellos procesos replicativos que definen la vida, y aquellos otros que no son sino propiedades químicas generales de la materia de la que surgió? La replicación de estructuras cristalinas complejas en formas químicas no vivas puede confundirse, por ejemplo, con las propiedades de replicación molecular que asociamos con la vida. Por otro lado, podríamos intentar definir la vida utilizando solamente las propiedades más avanzadas que caracterizan a los sistemas vivos altamente evolucionados que conocemos hoy en día. El mundo inanimado no entorpecería esta definición, pero estaríamos eliminando aquellas formas de vida muy tempranas, antecesoras de todas las restantes y que confieren a la vida su unidad histórica. En conclusión, nuestra definición se debe basar en la historia común de la vida en la Tierra que le proporciona una identidad propia y la distingue del mundo no vivo. Podemos

seguir esta historia común hacia atrás en el tiempo, desde las diversas formas que observamos hoy y en el registro fósil hasta su antecesor común que apareció en la atmósfera de la primitiva Tierra (Capítulo 3). Todos los organismos que forman parte de esta larga historia de descendencia hereditaria desde la forma de vida ancestral común quedan incluidos en nuestro concepto de vida, aunque no sobrevivan en la actualidad.

Aunque no intentemos limitar la vida a una definición simple, sí podemos identificar al mundo vivo y separarlo del inanimado. Muchas propiedades importantes han surgido a lo largo de la historia vital y se presentan en los seres vivos en diversas combinaciones. Estas propiedades identifican inequívocamente a sus poseedores como pertenecientes a la entidad histórica unitaria que llamamos vida. Tales caracteres están presentes en las formas de vida más evolucionadas, como las que componen el mundo animal, y consideramos muy improbable que se pierdan durante la futura evolución de la vida, ya que son esenciales para el mantenimiento y funcionamiento de las formas de vida que las poseen. Aunque no escojamos definir la vida sobre la base de estas propiedades, ello no significa que excluyamos esta posibilidad.

CARACTERES GENERALES DE LOS SISTEMAS VIVOS

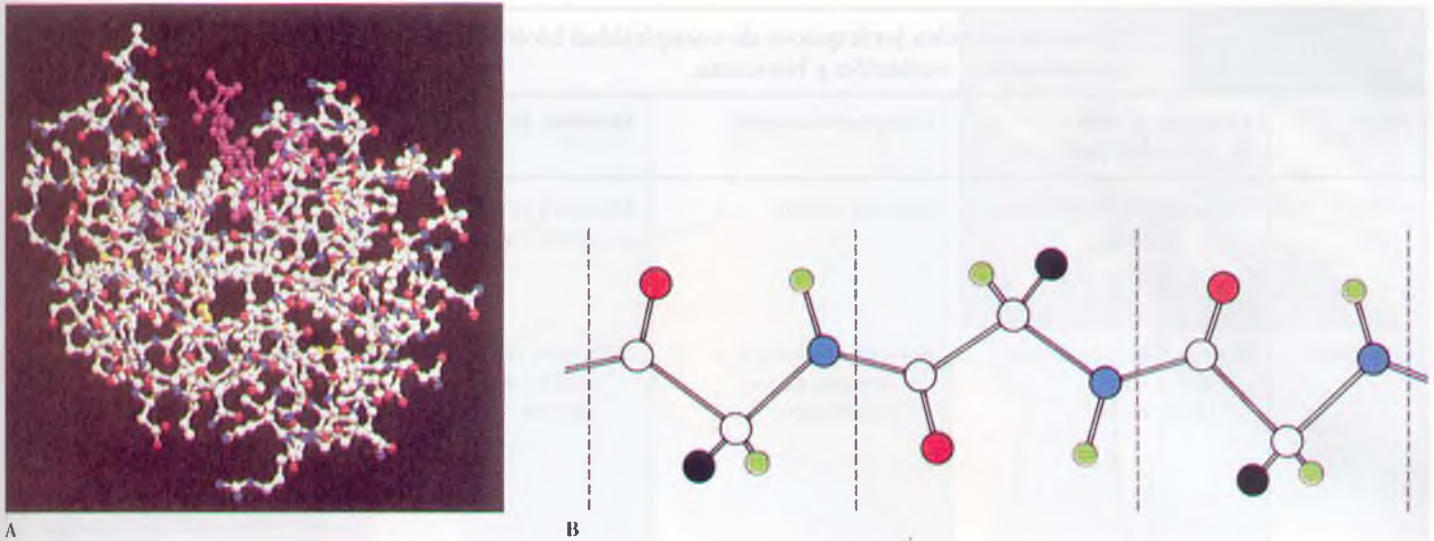
Durante la historia de la vida, los caracteres generales más importantes que han aparecido son: la exclusividad química, la complejidad y la organización jerárquica, la reproducción (herencia y variación), la posesión de un programa genético, el metabolismo, el desarrollo y la interacción ambiental.

1. Exclusividad química. *Los sistemas vivos muestran una organización molecular exclusiva y compleja.* La historia de la vida se ha caracterizado por un conjunto de grandes moléculas, conocidas como macromoléculas, que son mucho más complejas que las de pequeño tamaño que constituyen la materia no viva. Estas macromoléculas están compuestas por los mismos tipos de átomos y de enlaces químicos que aparecen en la materia inerte y obedecen todas las leyes fundamentales de la química (Apéndice B); lo que las hace únicas es

solamente su organización estructural compleja. Distinguimos cuatro categorías principales de macromoléculas biológicas: ácidos nucleicos, proteínas, hidratos de carbono y lípidos. Estas categorías difieren en la estructura de sus partes, en los enlaces químicos que mantienen juntas sus subunidades y en sus funciones en el sistema vivo.

Las estructuras generales de estas macromoléculas evolucionaron y se estabilizaron muy pronto en la historia de la vida. Con algunas modificaciones, las mismas estructuras generales se encuentran en todas las formas de vida que observamos actualmente. Las proteínas, por ejemplo, contienen unas 20 clases específicas de subunidades aminoácidas, unidas por enlaces peptídicos en una secuencia lineal (Figura 1-2). Hay otros enlaces adicionales entre aminoácidos no adyacentes en la cadena de la proteína, que confieren a ésta una estructura tridimensional compleja (Figuras 1-2 y 2-14). Una proteína típica contiene varios cientos de aminoácidos. A pesar de la estabilidad de esta estructura proteica básica, la ordenación de los distintos aminoácidos en la molécula de proteína está sujeta a una enorme variación. Esta variación es en último término responsable de gran parte de la diversidad que observamos entre las diferentes formas de vida. De forma semejante, los ácidos nucleicos, los hidratos de carbono y los lípidos contienen enlaces característicos que unen subunidades variables. Esto proporciona a los sistemas vivos tanto una uniformidad bioquímica como una gran diversidad potencial.

2. Complejidad y organización jerárquica. *Los seres vivos muestran una organización jerárquica exclusiva y compleja.* La materia inerte está organizada al menos en átomos y moléculas y a menudo con un mayor grado de organización. Sin embargo, en el mundo vivo, los átomos y las moléculas se combinan según patrones que no existen en el mundo inerte. En los sistemas vivos encontramos una jerarquía de niveles que incluye, en orden de complejidad ascendente, macromoléculas, células, organismos, poblaciones y especies (Figura 1-3). Cada nivel se organiza sobre el inmediatamente inferior y tiene su propia estructura interna, que a menudo es también jerárquica. En una célula, por ejemplo, las macromolé-


Figura 1-2

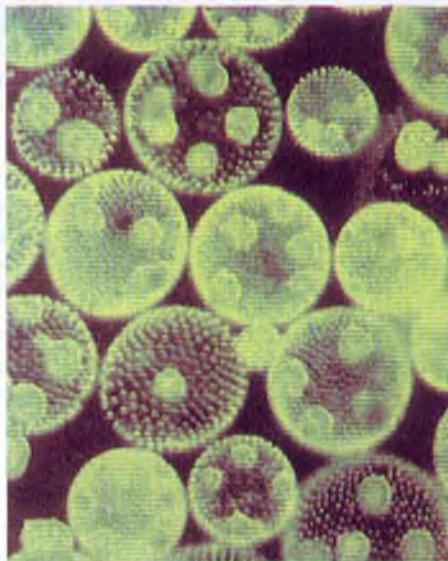
Simulación por ordenador de la estructura tridimensional de la proteína lisozima (A), Utilizada por los animales para destruir bacterias. La proteína es un cordón lineal de subunidades denominadas aminoácidos, unidas como se muestra en B, que se pliega según un patrón tridimensional para formar la proteína activa. Las esferas blancas corresponden a los átomos de carbono, las rojas al oxígeno, las azules al nitrógeno, las amarillas al azufre y las verdes al hidrógeno, mientras que las negras (B) representan grupos moleculares constituidos por diversas combinaciones de carbono, oxígeno, nitrógeno, hidrógeno y azufre, que difieren en los distintos aminoácidos. En A no se muestran los átomos de hidrógeno. La estructura molecular púrpura que aparece en A es parte de la pared de la bacteria que ha roto la lisozima.

A, Cortesía del Centro Científico de IBM en el Reino Unido.

culas se organizan como ribosomas, cromosomas y membranas, y éstas a su vez se combinan de diversas formas para constituir estructuras subcelulares más complejas llamadas orgánulos, como las mitocondrias (Capítulos 4 y 5). El nivel de organismo tiene también una subestructura jerárquica: las células forman tejidos, que se combinan en órganos, y éstos a su vez lo hacen en sistemas (Capítulo 10).

La célula (Figura 1-4) es la unidad semiautomática más pequeña de la jerarquía biológica en su capacidad para llevar a cabo sus funciones básicas, incluida la reproducción. La replicación de las moléculas y los componentes subcelulares se produce únicamente en el contexto celular, nunca de forma independiente. La célula es por tanto considerada como la unidad básica de los sistemas vivos (Capítulo 4). Podemos aislar células de un organismo y hacer que crezcan y se multipliquen bajo condiciones de laboratorio y en presencia únicamente de nutrientes. Esto no es posible con moléculas individuales o componentes subcelulares, que necesitan otros constituyentes celulares adicionales para reproducirse.

Cada nivel sucesivamente más alto de la jerarquía biológica está compuesto por unidades del nivel inferior precedente.


Figura 1-3

Volvox globator (p. 226) es un fitoflagelado pluricelular que muestra tres niveles distintos de jerarquía biológica: el celular, el del organismo y el poblacional. Cada esfera es un organismo independiente cuyas células están incluidas en una matriz gelatinosa. Las células mayores tienen función reproductora, y las más pequeñas llevan a cabo las funciones metabólicas generales del organismo. Estas esferas juntas forman una población.

Una característica importante de esta jerarquización es que las propiedades de cualquier nivel dado no pueden obte-


Figura 1-4

Micrografía electrónica de células epiteliales ciliadas y células secretoras de mucus (pp. 50 y 189-190). La célula es la pieza básica de los seres vivos.

nerse ni siquiera con el conocimiento más completo de las propiedades de sus partes componentes. Un carácter fisiológico, como la presión sanguínea, es una propiedad del nivel de organismo; es imposible predecir la presión sanguínea de alguien a partir del conocimiento de las características físicas de las células indi-

Tabla 1-1

Diferentes niveles jerárquicos de complejidad biológica en los que se encuentra reproducción, variación y herencia.

Nivel	Escala temporal de reproducción	Campos de estudio	Métodos de estudio	Algunas propiedades emergentes
Célula	Horas (célula de mamífero = ~16 horas)	Biología celular	Microscopio (luminico, electrónico), bioquímica	Replicación cromosómica (meiosis, mitosis), síntesis de macromoléculas (DNA, RNA, proteínas, lípidos, polisacáridos)
Organismo	Horas a días (unicelular); días a años (pluricelular)	Anatomía, fisiología y genética de los organismos	Disección, entrecruzamientos genéticos, estudios clínicos	Estructura, funciones y coordinación de tejidos, órganos y sistemas orgánicos (tensión arterial, temperatura corporal, percepción sensorial, alimentación)
Población	Hasta miles de años	Biología de las poblaciones, genética de las poblaciones, ecología	Análisis estadístico de la variación, abundancia y distribución geográfica	Estructuras sociales, sistemas de emparejamiento, distribución de los organismos por edades, niveles de variación, acción de la selección natural
Especies	Miles a millones de años	Biología sistemática y evolutiva, ecología comunitaria	Estudio de las barreras reproductoras, filogenia, paleontología, interacciones ecológicas	Método de reproducción, barreras reproductoras

viduales del cuerpo. De igual forma, los sistemas de interacción social, como los observados en las abejas, aparecen en el nivel poblacional; no es posible deducir las propiedades de este sistema social a partir del mero conocimiento de las abejas individuales.

La aparición de nuevas características en un nivel de organización determinado se conoce como **emergencia** y tales características se denominan **propiedades emergentes**. Estas propiedades surgen de las interacciones que se producen entre las partes componentes del sistema. Por esta razón, debemos estudiar todos los niveles de forma directa y las subdivisiones de la biología (biología molecular, biología celular, anatomía, fisiología y genética, biología de las poblaciones) reflejan este hecho (Tabla 1-1). Nos encontramos con que las propiedades emergentes expresadas en un nivel determinado de la jerarquía biológica están ciertamente influidas y restringidas por las propiedades de los componentes de un nivel inferior. Por ejemplo, sería imposible que una población de organismos carentes del sentido

del oído pudieran desarrollar un lenguaje hablado. En todo caso, las propiedades de las partes de un sistema vivo no determinan de forma rígida las propiedades del conjunto. En la cultura humana han aparecido muchos lenguajes hablados diferentes a partir de las mismas estructuras anatómicas básicas que permiten el oído y el habla. La libertad de las partes para interactuar de distintas maneras hace posible la gran diversidad de propiedades emergentes potenciales en cada nivel de la jerarquía biológica.

Los diferentes niveles de la jerarquía biológica y sus propiedades emergentes particulares son producto de la evolución. Antes de que evolucionaran los organismos pluricelulares no existía distinción entre los niveles celular y del organismo, lo que todavía se mantiene para los organismos unicelulares (Capítulo 12). La diversidad de las propiedades emergentes que aparecen en todos los niveles de la jerarquía biológica contribuye a dificultar la definición o la descripción de la vida de una forma sencilla.

3. Reproducción. *Los sistemas vivos pueden autorreproducirse.* La vida no

surge espontáneamente, sino que sólo puede proceder de vida anterior a través de un proceso de reproducción. Aunque es cierto que la vida se originó a partir de materia inerte al menos una vez (Capítulo 3), esto requirió períodos enormemente largos y condiciones muy distintas a las de la biosfera moderna. En cada nivel de la jerarquía biológica, las formas de vida se reproducen para generar otras semejantes a ellas (Figura 1-5). Los genes se replican para producir nuevos genes. Las células se dividen para dar lugar a nuevas células. Los organismos se reproducen, sexual o asexualmente, y el resultado son nuevos organismos (Capítulo 6). Las poblaciones pueden fragmentarse y dar lugar a nuevas poblaciones y las especies pueden producir nuevas especies mediante un proceso conocido como especiación. La reproducción, a cualquier nivel de la jerarquía, normalmente implica un aumento de número. Individualmente, los genes, las células, los organismos, las poblaciones o las especies, pueden, en un determinado caso, no reproducirse, pero la reproducción es, a pesar de todo,

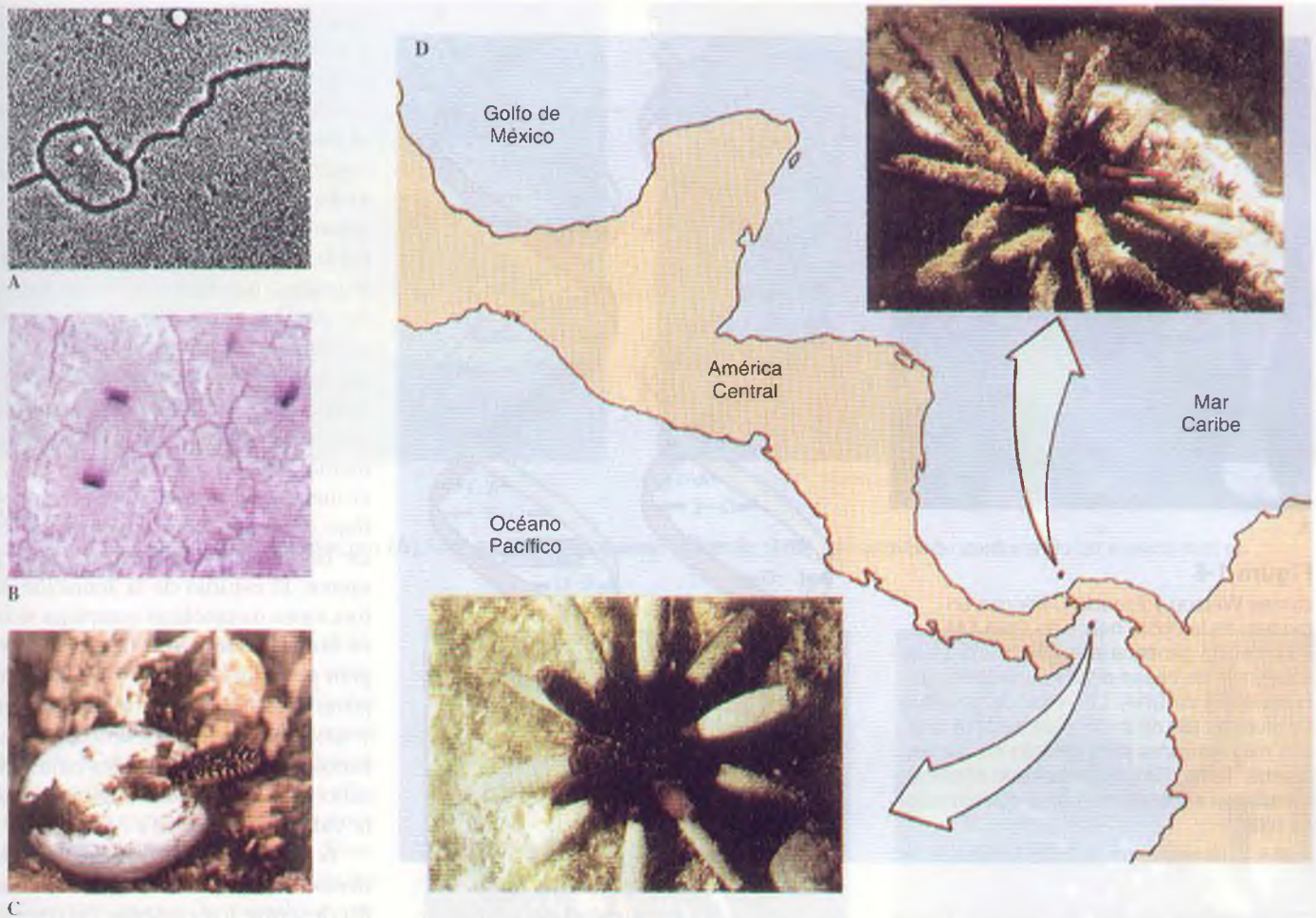


Figura 1-5

Procesos reproductores en cuatro niveles diferentes de complejidad biológica: **A**, Nivel molecular, micrografía electrónica de una molécula de DNA en replicación; **B**, Nivel celular, micrografía de una división celular en la etapa mitótica de telofase; **C**, Nivel de organismo, unas serpientes saliendo de sus huevos; **D**, Nivel de especie, aparición de nuevas especies del erizo de mar (*Eucidaris*) tras la separación geográfica de sus poblaciones en el Caribe (*E. tribuloides*) y en el Pacífico (*E. thouarsi*) por la formación del istmo de Panamá.

una propiedad potencial de tales individualidades.

En cada uno de dichos niveles, la reproducción lleva consigo los fenómenos complementarios, pero aparentemente contradictorios, de la **herencia** y la **variación**. La herencia es la transmisión de propiedades de padres a hijos, normalmente (aunque no necesariamente) en el nivel de organismo. La variación es la aparición de *diferencias* entre las características de distintos individuos. En el proceso reproductor, las propiedades de los descendientes se asemejan a las de sus progenitores en distintos grados, pero generalmente no son idénticas a las de éstos. La replicación del ácido desoxirribonucleico (DNA) se produce con gran fidelidad, pero también hay errores relativamente frecuentes. La división celular es un proceso excepcionalmente pre-

ciso, especialmente en lo que respecta al material nuclear, pero no obstante se producen cambios cromosómicos con frecuencias apreciables. La reproducción de los organismos también presenta herencia y variación, siendo esta última especialmente evidente en las formas de reproducción sexual. La producción de nuevas poblaciones y especies también lleva consigo la conservación de ciertas propiedades y cambios en otras. Dos especies de ranas estrechamente emparentadas pueden tener llamadas de reclamo sexual muy semejantes, pero que difieren en el ritmo de repetición de los sonidos.

Veremos más adelante en el libro que la interacción entre herencia y variación en el proceso reproductor es la base de la evolución orgánica (Capítulo 9). Si la herencia fuese perfecta, los sistemas vivos

no cambiarían nunca; si la variación no estuviese controlada por el proceso hereditario, los sistemas biológicos carecerían de la estabilidad que les permite persistir a través del tiempo.

4. Posesión de un programa genético. Un programa genético garantiza la *fidelidad de la herencia* (Figura 1-6). La estructura de las moléculas de proteína necesarias para el desarrollo y funcionamiento del organismo están codificadas en los ácidos nucleicos (Capítulo 8). En los animales, y en la mayor parte de los restantes organismos, la información genética está contenida en el DNA. El DNA es una cadena, lineal y muy larga, de subunidades denominadas nucleótidos, cada uno de los cuales contiene fosfato, un azúcar (la desoxirribosa) y una de cuatro bases nitrogenadas (adenina, citosina, guanina o timina, abreviadas res-

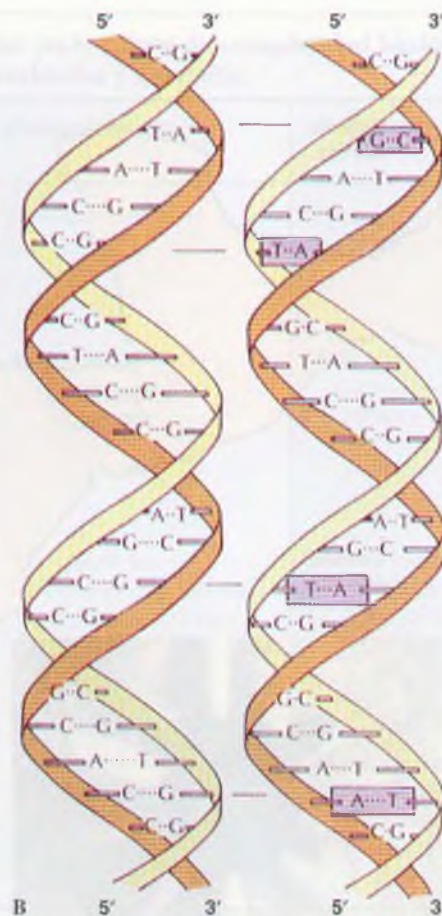


A

Figura 1-6

James Watson y Francis Crick con un modelo de la doble hélice de DNA (A). La información genética está codificada en la secuencia de bases de los nucleótidos de la molécula de DNA. La variación genética se muestra (B) en moléculas de DNA que son muy similares pero difieren en cuatro puntos. Tales diferencias pueden codificar caracteres alternativos, como distinto color de ojos.

A. © A. C. Barrington Brown/Photo Researchers, Inc.



B

pectivamente como A, C, G y T). La secuencia de las bases de los nucleótidos representa un código para el orden de los aminoácidos en la proteína especificada por la molécula de DNA. La correspondencia entre la secuencia de bases del DNA y la secuencia de aminoácidos en la proteína se conoce como el código genético.

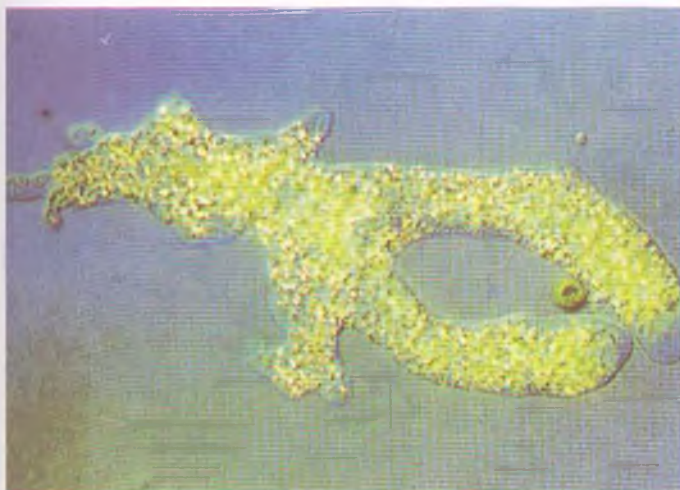
El código genético fue establecido muy al principio de la historia evolutiva de la vida, de forma que el mismo código está presente en las bacterias y en los genomas nucleares de casi todos los animales y plantas. La constancia casi total de este código entre los seres vivos es una importante prueba a favor de un origen único de la vida. El código genético ha sufrido muy pocos cambios evolutivos desde su origen, ya que cualquier alteración cambiaría por completo la estructura de casi todas las proteínas, lo que a su vez alteraría gravemente funciones celulares que requieren estructuras proteicas muy específicas. Solamente en el raro caso de que las estructuras proteicas alteradas fueran todavía compatibles con sus funciones celulares, el cam-

bio tendría la oportunidad de sobrevivir y reproducirse. Así ha ocurrido en el caso del DNA contenido en las mitocondrias de los animales, los orgánulos que regulan la energía celular. El código genético del DNA mitocondrial animal es ligeramente diferente del código estándar del DNA nuclear y bacteriano. Como el DNA mitocondrial codifica muchísimas menos proteínas que el DNA nuclear, la probabilidad de que se produzca un cambio en el código que no destruya funciones celulares es mayor aquí que en el núcleo.

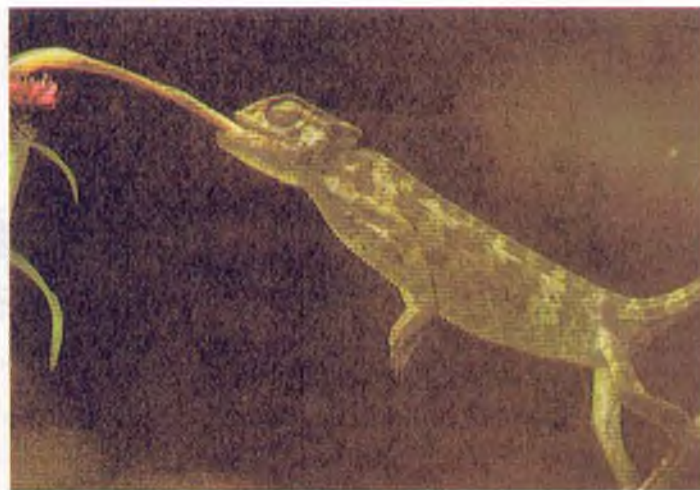
5. Metabolismo. *Los organismos vivos se automantienen obteniendo nutrientes de su entorno* (Figura 1-7). Los nutrientes se degradan para obtener energía química y componentes moleculares que se utilizarán en la construcción y mantenimiento del sistema vivo (Capítulo 5). Estos procesos químicos esenciales reciben el nombre de **metabolismo** e incluyen la digestión, la producción de energía (respiración) y la síntesis de moléculas y estructuras. El metabolismo se considera a menudo como la interacción de reacciones destructivas (catabólicas) y constructivas (anabólicas). Los procesos

químicos más fundamentales, anabólicos y catabólicos, surgieron muy pronto en la historia evolutiva de la vida y son comunes a todos los seres vivos. Este es el caso de la síntesis de carbohidratos, lípidos, ácidos nucleicos y proteínas, junto con sus partes constituyentes y la rotura de enlaces químicos para recuperar la energía contenida en ellos. En los animales, muchas reacciones metabólicas fundamentales se producen a nivel celular, a menudo en orgánulos específicos que están presentes en todo el reino animal. La respiración celular, por ejemplo, tiene lugar en las mitocondrias. Las membranas celulares y nucleares regulan el metabolismo mediante el control del flujo de moléculas a través de los límites de la célula y del núcleo, respectivamente. El estudio de la actuación de las funciones metabólicas complejas se conoce como **Fisiología**. Dedicaremos una gran parte de este libro a describir y comparar los diversos tejidos, órganos y sistemas que han desarrollado los distintos grupos de animales para llevar a cabo las funciones fisiológicas básicas de la vida (Capítulos 12 a 31).

6. Desarrollo. *Todos los organismos tienen un ciclo característico.* El desarrollo describe los cambios característicos que sufre un organismo desde su origen (generalmente la fecundación del óvulo por el espermatozoide) hasta su forma adulta final (Capítulo 7). El desarrollo normalmente implica cambios de tamaño y forma y la diferenciación de estructuras internas del organismo. Incluso los organismos unicelulares más simples aumentan de tamaño y replican sus partes componentes antes de dividirse en dos o más células. Los organismos pluricelulares sufren cambios más drásticos a lo largo de sus vidas. En muchas formas pluricelulares las distintas etapas del ciclo vital son tan distintas que difícilmente se pueden reconocer como partes de la misma especie. Los embriones son claramente diferentes de las formas juveniles y adultas a que dan lugar, e incluso el desarrollo postembrionario de algunos organismos tiene etapas que son drásticamente diferentes entre sí. La transformación que se produce de un estado a otro se denomina **metamorfosis**. Por ejemplo, hay muy poco parecido entre el huevo y las etapas de larva, pupa y adulto en los insectos metamórficos (Figura 1-8). Entre



A



B

Figura 1-7

Mecanismos de alimentación, ilustrados por (A), Una ameba englobando alimento, y (B), Un camaleón capturando un insecto con su lengua extensible.

los animales, las primeras etapas del desarrollo son a menudo más similares entre organismos de especies emparentadas que las etapas más tardías. En nuestra revisión de la diversidad animal, describimos todas las etapas de los ciclos vitales observados, pero nos concentramos en los estados adultos, en los que la diversidad tiende a ser más pronunciada, tanto entre diferentes grupos de animales como en cada uno de ellos.

7. Interacción ambiental. *Todos los animales interactúan con su entorno.* El estudio de las interacciones de los organismos con el ambiente se denomina **Ecología**. Son de especial interés los factores que determinan la distribución geográfica y la abundancia de los animales (Capítulos 39 y 40). La ciencia de la ecología nos permite comprender cómo un organismo puede percibir los estímulos del ambiente y responder a ellos en consecuencia, adecuando su metabolismo y su fisiología (Figura 1-9). Todos los organismos reaccionan ante estímulos de su ambiente, propiedad que se denomina **irritabilidad**. El estímulo y la respuesta pueden ser simples, como es el caso de los organismos unicelulares que se mueven hacia, o se alejan de, una fuente de luz o huyen de una sustancia nociva, o pueden ser bastante complejos, como ocurre con las aves que responden a una complicada serie de señales en un ritual de cortejo. La vida y su entorno son inseparables. No podemos aislar la historia evolutiva de una estirpe de orga-



A



B

Figura 1-8

Estados de pupa y adulto del ciclo vital de un insecto: A, Mariposa monarca adulta emergiendo de la pupa; B, Mariposa monarca adulta completamente formada.

nismos de los distintos ambientes en los que se han desarrollado.

LA VIDA OBEDECE LAS LEYES FÍSICAS

Para un observador poco experto, puede parecer que estas siete propiedades violan las leyes básicas de la física. El vitalismo, la idea de que la vida lleva aso-

ciada una fuerza vital mística que no sigue las leyes físicas o químicas, tuvo amplia aceptación durante un tiempo. La investigación biológica ha rechazado el vitalismo de forma consistente, demostrando a su vez que todos los sistemas vivos operan y evolucionan dentro de los límites de las leyes básicas de la física y la química. Las leyes que gobiernan la energía y sus transformaciones (termodi-

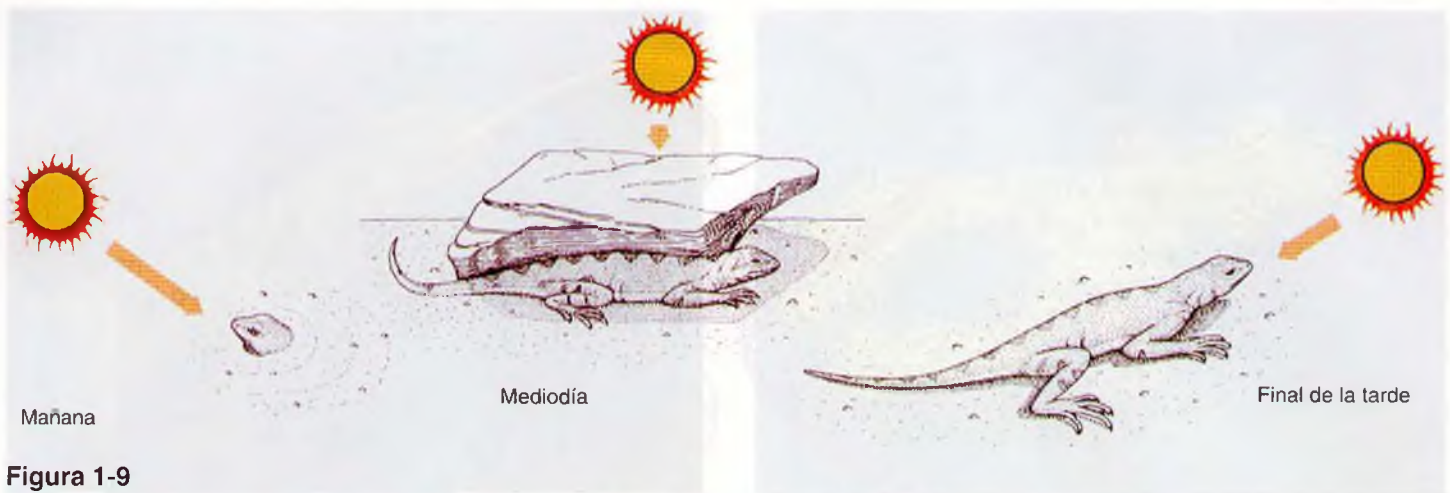


Figura 1-9

Un lagarto regula su temperatura corporal escogiendo diferentes lugares (microhábitat) en los distintos momentos del día.

námica) son particularmente importantes para comprender la vida (Capítulo 5). La **primera ley de la termodinámica** es la ley de la conservación de la energía. La energía ni se crea ni se destruye, sino que puede transformarse de una forma en otra. Todos los aspectos de la vida requieren energía y su transformación. La energía que mantiene la vida en la Tierra procede de las reacciones de fusión en nuestro Sol, y llega a la Tierra en forma de luz y calor. La luz solar es captada por las plantas verdes y las cianobacterias y transformada en enlaces químicos mediante el proceso de fotosíntesis. La energía de estos enlaces es una forma de energía potencial que se puede liberar cuando el enlace se rompe, y es entonces utilizada para llevar a cabo diversas funciones celulares. La energía transformada y almacenada en las plantas la emplean los animales que se alimentan de ellas y éstos pueden a su vez proporcionar energía a otros animales que los coman.

La **segunda ley de la termodinámica** establece que los sistemas físicos tienden hacia un estado de desorden creciente, o **entropía**. La energía obtenida y almacenada por las plantas se libera subsecuentemente por diversos mecanismos y finalmente se disipa en forma de calor. El alto grado de organización molecular de las células vivas se alcanza y mantiene solamente mientras haya aporte de energía. El destino último de los materiales en las células es la degradación y disipación de la energía de sus enlaces químicos como calor. El proceso evolutivo, en el que la complejidad de

los organismos puede aumentar con el tiempo, puede parecer, en principio, que viola la segunda ley de la termodinámica, pero no es así. La complejidad de los organismos se alcanza y mantiene solamente por la utilización constante y la disipación de la energía que fluye en la biosfera procedente del Sol. La supervivencia, el crecimiento y la reproducción de los animales requieren energía que procede de la rotura de complejas moléculas de alimento en simples productos orgánicos de desecho. Los procesos por los cuales los animales adquieren energía a través de la nutrición y la respiración reciben la atención de las diversas ciencias fisiológicas.

LA ZOOLOGÍA COMO PARTE DE LA BIOLOGÍA

Los animales forman una rama bien patente en el árbol evolutivo de la vida (Figura 1-10). Es una rama grande y antigua que se originó en los mares de la era Precámbrica hace unos 600 millones de años. Los animales forman parte de un tronco aún mayor, conocido como los **eucariontes**, organismos cuyas células contienen un núcleo limitado por una membrana. Este gran tronco incluye también a las plantas y a los hongos. Quizás la característica más distintiva de los animales como grupo resida en su modo de nutrición, que consiste en comer otros organismos. Este rasgo vital básico ha conducido a la evolución de muy diversos sistemas de locomoción, captura y procesamiento de una amplia variedad de alimentos.

Los animales también se pueden distinguir por la ausencia de propiedades que han evolucionado en otros eucariontes. Las plantas, por ejemplo, han desarrollado la capacidad de utilizar la energía de la luz para producir compuestos orgánicos (fotosíntesis) y han producido paredes celulares rígidas que rodean a sus membranas celulares; la fotosíntesis y las paredes celulares no aparecen en los animales. Los hongos han desarrollado la capacidad de nutrirse por absorción de pequeñas moléculas orgánicas del ambiente y presentan un modelo corporal que consiste en filamentos tubulares llamados *hifas*; este tipo de estructuras están ausentes en el Reino Animal.

Algunos organismos combinan las propiedades de animales y plantas. Por ejemplo, *Euglena* (Figura 1-11) es un organismo unicelular móvil que se asemeja a las plantas en que es fotosintético, pero se parece a los animales por su capacidad para ingerir partículas de alimento. *Euglena* es parte de una rama separada de eucariontes que divergieron de las plantas y los animales en una etapa temprana de la historia evolutiva de los eucariontes. *Euglena* y otros eucariontes unicelulares algunas veces se agrupan en el reino Protista, aunque este reino puede consistir en un agrupamiento arbitrario de grupos no emparentados, en cuyo caso violaría los principios taxonómicos (Capítulo 11).

Las características fundamentales, estructurales y del desarrollo, que han evolucionado en el Reino Animal se tratan con detalle en los Capítulos 7 y 10.

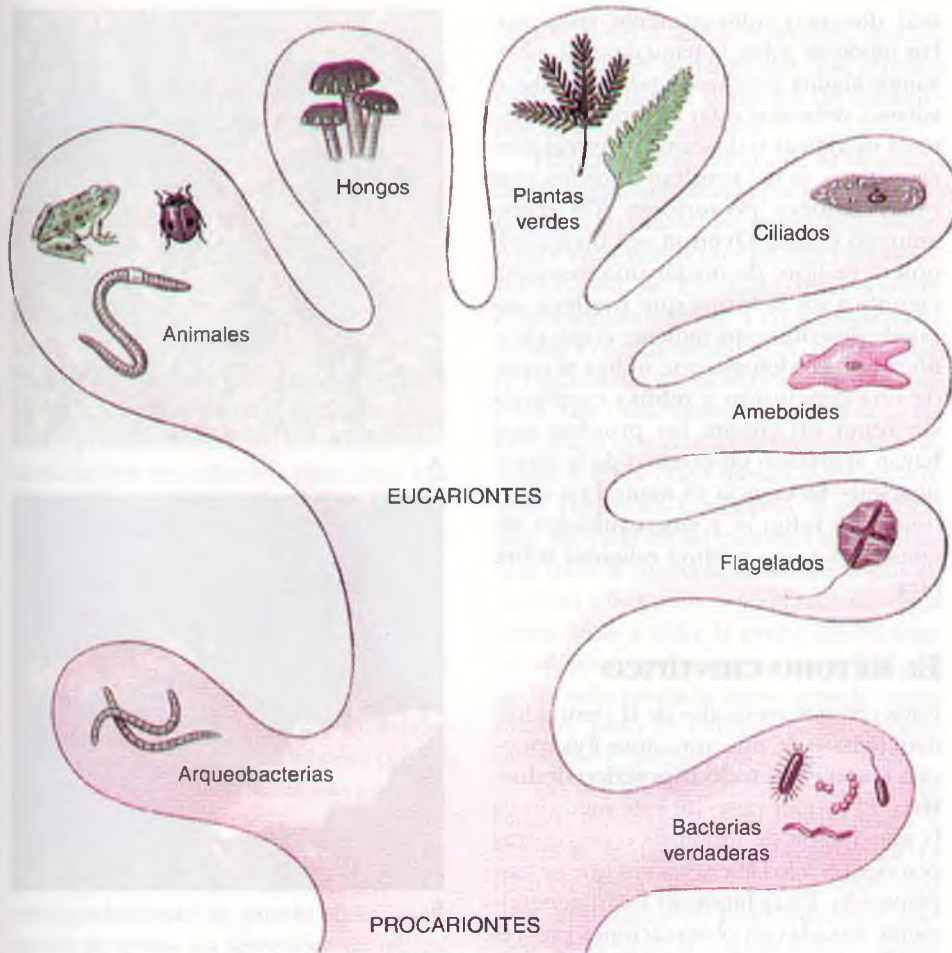


Figura 1-10
Árbol evolutivo de la vida abreviado, que muestra la posición evolutiva de los animales celulares con respecto a otros grupos principales (Capítulo 11 para mayor detalle).

PRINCIPIOS DE LA CIENCIA

NATURALEZA DE LA CIENCIA

Ya establecimos en la primera frase de este capítulo que la Zoología es el estudio científico de los animales. Para una aproximación correcta a la Zoología es, por tanto, necesaria la comprensión de lo que es ciencia, lo que no es y cómo se obtienen conocimientos mediante la utilización del método científico.

La ciencia es una forma de hacerse preguntas sobre el mundo natural y obtener respuestas precisas. Aunque la ciencia, en su sentido moderno, es de aparición reciente en la historia de la Humanidad (en realidad, sólo en los últimos 200 años, aproximadamente), la tradición de preguntarse sobre la naturaleza es muy antigua. En esta sección se examina la metodología que la Zoología comparte con la ciencia en general. Estas características distinguen a las ciencias de otras actividades no científicas, como el arte o la religión.

A pesar del enorme impacto que la ciencia ha tenido en nuestras vidas, mucha gente desconoce casi por completo su naturaleza real. Por ejemplo, el 19 de marzo de 1981, el gobernador de Arkansas firmó y promulgó la «Ley de Tratamiento Igualitario para la Ciencia Creacionista y la Ciencia Evolutiva» (Ley 590 de 1981). Esta ley presentó, incorrectamente, la «ciencia creacionista» como un empeño científico válido. La «ciencia creacionista» es en realidad una postura religiosa defendida por una minoría de la comunidad religiosa americana, lo que no la califica como ciencia. La promulgación de esta ley condujo a un proceso histórico que tuvo lugar en diciembre de 1981 en el Tribunal del juez William R. Overton, Tribunal Estatal de los Estados Unidos, distrito este de Arkansas. El litigio se planteó por la presentación de una demanda por la Unión Americana para las Libertades Civiles (American Civil Liberties Union) en nombre de 23 demandantes, entre los que figuraban varios

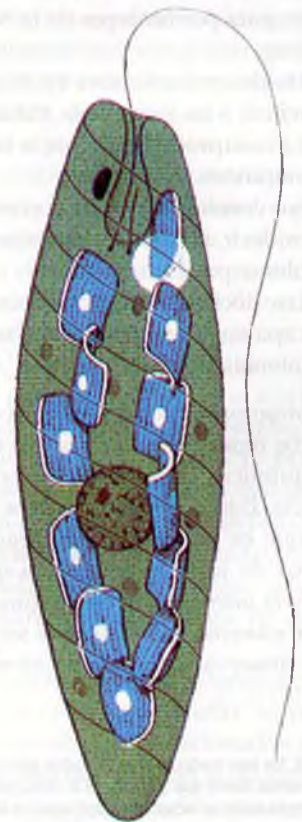


Figura 1-11
Algunos organismos, como el flagelado *Euglena* (que se muestra aquí) y *Volvox* (Figura 1-3), combinan propiedades que se asocian normalmente con los animales (motilidad) y las plantas (capacidad fotosintética).

líderes religiosos, grupos con diversas denominaciones, padres de familia a título personal y asociaciones educativas. Los demandantes aducían que la ley era una violación de la Primera Enmienda de la Constitución de los Estados Unidos, que prohíbe «el establecimiento de una religión por parte del gobierno». Esta prohibición también impide aprobar una ley que ayude o favorezca una religión sobre otra. El 5 de enero de 1982, el juez Overton vetó permanentemente la puesta en vigor de la Ley 590 en el estado de Arkansas.

Gran parte de los testimonios durante el juicio trataron sobre la naturaleza de la ciencia. Algunos testigos definieron la ciencia de forma simple, si no meramente informativa, como «lo que es aceptado por la comunidad científica» o «lo que hacen los científicos». Sin embargo, basándose en otros testimonios de hombres de ciencia, el juez Overton estableció explícitamente las siguientes características esenciales de la ciencia:

1. Se guía por las leyes de la Naturaleza.
2. Ha de ser explicativa en lo que se refiere a las leyes de la Naturaleza.
3. Es comprobable frente a hechos empíricos.
4. Sus conclusiones son provisionales, es decir, no son necesariamente la última palabra.
5. Los hechos científicos deben ser capaces de superar pruebas que intentan refutarlos*.

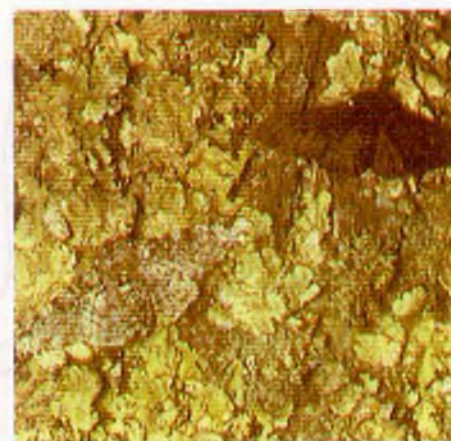
El progreso del conocimiento científico debe tener como guía las leyes físicas y químicas que rigen el estado de existencia. Este conocimiento debe explicar lo que es observado, refiriéndolo a las leyes de la Naturaleza, sin que se requiera la intervención de ninguna fuerza o ser sobrenatural. Debemos ser capaces de observar sucesos en el mundo

real, directa o indirectamente, para probar hipótesis sobre la naturaleza. Si esbozamos alguna conclusión relativa a algún suceso, debemos estar siempre dispuestos a modificar o descartar nuestras afirmaciones, si no resultan acordes con observaciones posteriores. Tal como anunció el juez Overton: «Si bien cualquiera es libre de iniciar una pesquisa científica en la forma que prefiera, no puede describir estrictamente como científica la metodología que utiliza si parte de una conclusión y rehúsa cambiarla sin tener en cuenta las pruebas que hayan aparecido en el curso de la investigación». La ciencia es neutral en cuestiones de religión y sus resultados no favorecen a una postura religiosa sobre otra.

EL MÉTODO CIENTÍFICO

Estos criterios esenciales de la ciencia forman la base de una aproximación conocida como el **método hipotético-deductivo**. El primer paso de este método es la generación de hipótesis o respuestas potenciales a los interrogantes que se han planteado. Estas hipótesis están generalmente basadas en observaciones previas de la naturaleza, o bien se derivan de teorías fundamentadas en dichas observaciones. Las hipótesis científicas son a menudo afirmaciones generales sobre la naturaleza que pueden explicar un gran número de observaciones diversas. La hipótesis de Darwin sobre la selección natural, por ejemplo, explica las observaciones referidas a cómo muchas especies diferentes tienen propiedades que las adaptan a sus ambientes respectivos. Basado en la hipótesis, el científico deberá hacer una predicción referente a futuras observaciones. El hombre de ciencia debe decirse: «si mi hipótesis es una explicación válida sobre observaciones pasadas, entonces las observaciones futuras deben tener determinadas características». Las mejores hipótesis son aquellas que hacen muchas predicciones que, si se demuestra que son erróneas, conducirán al rechazo o refutación de la hipótesis.

La hipótesis de la selección natural se ha invocado para explicar la variación observada en las poblaciones de ciertas polillas británicas (Figura 1-12). En áreas industriales inglesas, fuertemente polu-



A



B



C

Figura 1-12

Formas clara y oscura (melánica) de la polilla moteada, *Biston betularia*, sobre: A, Un árbol cubierto de líquenes en un área no polucionada, y B, Un árbol cubierto de hollín cerca de la ciudad industrial de Birmingham, en Inglaterra. Estas variantes de color tienen una base genética simple. C, Tendencia decreciente en la frecuencia de la forma oscura (melánica) de la polilla moteada con la disminución progresiva de la polución en el aire de las zonas industriales en Inglaterra. La frecuencia de la forma melánica superaba el 90% en 1960, cuando todavía las emisiones de humos y dióxido de azufre eran altas. Más tarde, a la vez que disminuían las emisiones, empezaron a crecer de nuevo sobre el tronco de los árboles líquenes de color claro y las formas oscuras pasaron a ser más conspicuas para los depredadores. Ya en 1986 sólo el 50% de las polillas eran de forma oscura, y el resto de la forma clara.

* N. del T. Se han traducido los párrafos anteriores de manera menos literal que el resto de la obra para adaptar su comprensión al lector científico, que no tiene que ser necesariamente un experto en el lenguaje jurídico y menos en las leyes y procedimientos legales de los Estados Unidos. En particular, las cinco conclusiones a las que llegó Overton y muy especialmente la última, «it is falsifiable», se han aclarado, ya que el concepto «to falsify» (jurídicamente, comprobar un testimonio) es, en el lenguaje introducido en la lógica de la ciencia por Popper, algo que equivale a la posibilidad de refutación del principio científico.

cionadas, muchas poblaciones de polillas contienen fundamentalmente individuos de pigmentación oscura (melánica), mientras que las poblaciones que habitan los bosques limpios tienen una frecuencia mucho mayor de individuos de pigmentación clara. La hipótesis sugiere que las polillas pueden sobrevivir mejor si se confunden con su entorno, lo que las hace invisibles para los pájaros que se alimentan de ellas. Los estudios experimentales han demostrado que, de acuerdo con esta hipótesis, los pájaros son capaces de localizar, y por lo tanto comer, las polillas que destacan en su entorno, pero que los pájaros del mismo área encuentran difícil descubrir las polillas que se confunden con su ambiente. Otra predicción comprobable con la hipótesis de la selección natural es que si las zonas polucionadas se limpian, las poblaciones de polillas mostrarán un incremento en la frecuencia de individuos de pigmentación clara. Las observaciones sobre tales poblaciones confirmaron el resultado previsto por la selección natural.

Si una hipótesis es muy potente, ya que explica una amplia variedad de fenómenos relacionados, puede alcanzar el estatus de teoría. La selección natural es un buen ejemplo. Nuestro caso del uso de la selección natural para explicar las observaciones de los patrones de pigmentación en las poblaciones de polillas es solamente uno de los muchos fenómenos a los que se puede aplicar. La selección natural proporciona posibles explicaciones para la existencia de muchos rasgos o caracteres distribuidos virtualmente en todas las especies de animales. Cada uno de tales casos constituye una hipótesis específica generada a partir de la teoría de la selección natural. Sin embargo, hay que tener en cuenta que la invalidez de una hipótesis específica no tiene por qué conducir necesariamente al rechazo del conjunto total de la teoría. Aunque, por ejemplo, la selección natural no puede explicar los orígenes de la conducta humana, sí proporciona una justificación excelente para muchas modificaciones estructurales de la extremidad pentadáctila (de cinco dedos) de los vertebrados para llevar a cabo distintas funciones. Los científicos comprueban muchas hipótesis subsidiarias de las teorías principales para saber hasta qué punto estas teorías son de apli-

cación general. Evidentemente, las teorías más útiles son aquellas que pueden explicar el mayor conjunto de fenómenos naturales diferentes.

Hay que hacer notar que el significado de la palabra «teoría», cuando es usado por los científicos, no equivale a «especulación», según ocurre en el sentido idiomático común. En controversias sobre evolucionismo frente a creacionismo ha resultado fundamental el no haber puesto claramente de manifiesto esta distinción. Los creacionistas han hablado de evolución como «solamente una teoría», como si fuera poco menos que una fantasía. De hecho, la teoría de la evolución está apoyada en tal cantidad de pruebas que para la mayoría de los biólogos su rechazo vale tanto como el rechazo de la razón. Pese a todo, la evolución biológica, al igual que otras teorías científicas, no ha sido probada en su sentido matemático, pero es comprobable, experimentable y también refutable.

Las teorías poderosas, en las que se basan investigaciones importantes y extensas, se denominan **paradigmas**. La historia de la ciencia ha mostrado que incluso paradigmas fundamentales pueden ser refutados y sustituidos cuando no pueden explicar o justificar nuestras observaciones de la naturaleza. En tal caso, se reemplazan por nuevos paradigmas en un proceso conocido como **revolución científica**. Por ejemplo, antes del siglo XIX, las especies animales se estudiaban como entidades creadas ex profeso, cuyas propiedades esenciales permanecían inmutables con el paso del tiempo. Las teorías de Darwin condujeron a una revolución científica que sustituyó estas creencias por el paradigma de la evolución. Este paradigma ha guiado la investigación biológica durante más de 130 años y, hasta la fecha, no hay evidencia científica que lo refute; continúa conduciendo la actividad investigadora sobre la naturaleza y se acepta generalmente como la piedra angular de la Biología.

LA FISIOLÓGIA FRENTE A LA EVOLUCIÓN

Los muchos interrogantes que el hombre se ha planteado sobre el mundo animal desde los tiempos de Aristóteles se pueden agrupar en dos categorías principa-

les*. La primera de ellas está relacionada con las **causas próximas** o **inmediatas** que subyacen bajo el funcionamiento de los sistemas biológicos en un momento determinado. Esto incluye los problemas de explicar cómo los animales llevan a cabo sus funciones metabólicas, fisiológicas y de conducta a los niveles molecular, celular, del organismo e incluso poblacional. Por ejemplo, ¿cómo se expresa la información genética para conducir la síntesis de proteínas?, ¿qué provoca que las células se dividan para dar lugar a nuevas células?, ¿cómo afecta la densidad de una población a la fisiología y al comportamiento de los organismos?

Las ciencias biológicas que tratan de las causas inmediatas se conocen como **ciencias fisiológicas**, que proceden utilizando el método experimental. Este método consiste en tres pasos: (1) predecir cómo un sistema en estudio puede responder a un estímulo, (2) producir dicho estímulo, y (3) comparar los resultados observados con los esperados. Las condiciones experimentales se repiten para eliminar sucesos al azar que pudieran producir conclusiones erróneas. Los **controles**, o repeticiones del procedimiento experimental pero sin el estímulo, se establecen como protección contra factores que pudieran pasar desapercibidos y alterar el resultado. Los procesos por los cuales los animales mantienen su temperatura corporal bajo distintas condiciones ambientales, digieren su alimento, migran a nuevos hábitat, o almacenan energía son ejemplos adicionales de fenómenos fisiológicos estudiados por experimentación (Capítulos 32-38). Otros campos subordinados de la biología, que forman parte de las ciencias fisiológicas, incluyen la biología molecular, la biología celular, la endocrinología, la biología del desarrollo y la ecología de comunidades.

En contraste con las cuestiones acerca de las causas inmediatas, se encuentran los problemas relacionados con las **causas últimas** que han producido estos sistemas y sus características a través del tiempo de evolución. Por ejemplo, ¿qué factores evolutivos han provocado que ciertas aves tengan unos complejos patrones de migración estacional entre Amé-

* Mayr, E. 1982. *The Growth of Biological Thought*. Cambridge, Harvard University Press, pp. 67-71.

rica del Norte y del Sur?, ¿por qué diferentes especies de animales tienen distinto número de cromosomas en sus células?, ¿por qué muchas especies de animales mantienen sistemas sociales complejos mientras que otras son esencialmente solitarias?

Las ciencias biológicas que intentan responder a este tipo de cuestiones se conocen como **ciencias evolutivas**, que utilizan principalmente el **método comparativo**, más que la experimentación. Se trata de comparar entre especies relacionadas las distintas características de la biología molecular, la biología celular, la estructura del organismo, el desarrollo y la ecología para identificar los patrones de variación. Con estos patrones de semejanzas y diferencias se comprueban las hipótesis de parentesco para reconstruir los árboles evolutivos que relacionan a las especies estudiadas. El árbol evolutivo se utiliza, por tanto, para examinar las hipótesis sobre los orígenes evolutivos de las diversas propiedades moleculares, celulares, del organismo y de las poblaciones que se han observado en el mundo animal. Está claro que las ciencias evolutivas se apoyan en los resultados de las ciencias fisiológicas, que toman como punto de partida. Las ciencias evolutivas incluyen la bioquímica comparada, la evolución molecular, la biología celular comparada, la anatomía comparada, la fisiología comparada y la sistemática filogenética.

TEORÍAS DE LA EVOLUCIÓN Y LA HERENCIA

Pasemos ahora a la consideración específica de los dos principales paradigmas que guían la investigación zoológica actual: la teoría de la evolución de Darwin y la teoría cromosómica de la herencia.

TEORÍA DE LA EVOLUCIÓN DE DARWIN

Esta teoría tiene hoy más de 130 años de antigüedad (Capítulo 9). Darwin configuró su teoría de forma completa con la publicación de su famosa obra *Sobre el origen de las especies por medio de la selección natural* en Inglaterra en 1859 (Figura 1-13). Hoy día se pregunta con frecuencia a los biólogos: «¿qué es el darwinismo?» y «¿aceptan los biólogos la teoría de Darwin de la evolución?». Estas pre-



Figura 1-13

La teoría moderna de la evolución se identifica estrechamente con Charles Robert Darwin, quien, junto con Alfred Russel Wallace, proporcionó la primera explicación plausible de la evolución. Esta fotografía de Darwin fue tomada en 1854, cuando tenía 45 años de edad. Su libro más famoso, *Sobre el origen de las especies*, apareció cinco años más tarde.

Cortesía del American Museum of Natural History. Neg. #326668.

guntas no pueden tener una respuesta simple, ya que el darwinismo comprende varias teorías diferentes, aunque mutuamente compatibles. El profesor Ernst Mayr, de la Universidad de Harvard, considera que el darwinismo debe contemplarse como cinco teorías principales*. Estas cinco teorías tienen, por así decirlo, orígenes y destinos diferentes, y no se pueden discutir con precisión como si se tratase de un solo razonamiento. Las teorías son: (1) el cambio perpetuo, (2) el origen común, (3) la multiplicación de las especies, (4) el gradualismo, y (5) la selección natural. Generalmente se acepta que las tres primeras teorías tienen una aplicación universal en el mundo vivo. Sin embargo, existen controversias entre los evolucionistas sobre el gradualismo y la selección natural, aunque ambas son fuertemente defendidas por una gran proporción de la comunidad científica evolucionista y son importantes componentes del paradigma evolutivo de Darwin. El gradualismo y la selección natural for-

man claramente parte del proceso evolutivo, pero su poder explicativo puede no ser tan amplio como creyó Darwin. Las legítimas controversias sobre el gradualismo y la selección natural son muchas veces presentadas incorrectamente por los creacionistas como cambios de las primeras tres teorías, aunque la validez de éstas está sólidamente apoyada en hechos relevantes.

1. Cambio perpetuo. Esta es la teoría fundamental de la evolución, sobre la que se basan las demás. Establece que el mundo vivo no es ni constante ni sigue un ciclo perpetuo, sino que está en cambio permanente. Las propiedades de los organismos sufren transformaciones a través del tiempo y las generaciones. Esta teoría se originó en la antigüedad, pero no tuvo una amplia aceptación hasta que Darwin la defendió en el contexto de sus otras cuatro teorías. El «cambio perpetuo» está documentado por el registro fósil, que rechaza claramente el origen reciente de todas las formas de vida defendido por los creacionistas. Al haber resistido repetidas comprobaciones y estar apoyado por un inmenso número de observaciones, actualmente se considera al «cambio perpetuo» como un hecho científico.

2. Origen común. La segunda teoría darwiniana, el «origen común», establece que todas las formas de vida descienden de un antecesor común a través de la ramificación o diversificación de las estirpes (Figura 1-14). El argumento opuesto, que las diferentes formas de vida surgen independientemente y se suceden hasta el presente en líneas genealógicas sin ramificar, se ha refutado con estudios comparados de la forma de los organismos, de la estructura celular y de las estructuras macromoleculares (incluidas las del material genético, el DNA). Todos estos estudios confirman la teoría de que la historia de la vida tiene la estructura de un árbol evolutivo, ramificado y conocido como **filogenia**. Las especies que comparten un antecesor común relativamente reciente también comparten más caracteres a todos los niveles de lo que lo hacen las especies cuyo antecesor común es más remoto. La mayor parte de la investigación actual se basa en la teoría de Darwin del origen común para reconstruir la filogenia mediante los patrones de semejanzas y diferencias observados entre las especies. La filogenia resul-

*Mayr, E. 1985. Capítulo 25 en D. Kohn, ed. *The Darwinian Heritage*. Princeton, Princeton University Press.

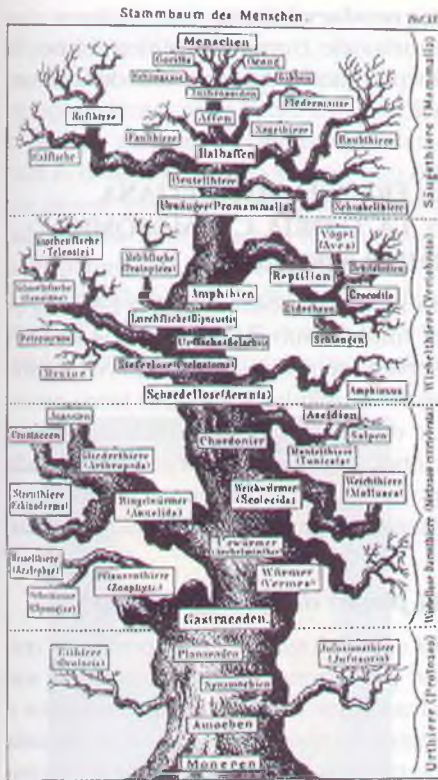


Figura 1-14

Uno de los primeros árboles evolutivos, diseñado en 1874 por el biólogo alemán Ernst Haeckel, quien estaba fuertemente influido por la teoría darwiniana del origen común. Muchas de la hipótesis filogenéticas que aparecen en este árbol, incluida la progresión unidireccional de la evolución hacia el hombre (*arriba*, Menschen) han sido ya refutadas.

tante es la base de nuestra clasificación taxonómica de los animales (Capítulo 11).

3. Multiplicación de las especies.

La tercera teoría de Darwin establece que el proceso evolutivo produce especies mediante la división y transformación de las antiguas. Actualmente, y de forma general, se consideran las especies como poblaciones de organismos reproductivamente distinguibles que, usualmente, pero no siempre, difieren unas de otras por la forma del organismo. Una vez formada completamente una especie, no se producen cruces reproductores entre miembros de especies diferentes. Los evolucionistas están generalmente de acuerdo en que la división y transformación de las estirpes produce nuevas especies, aunque hay todavía una gran controversia sobre los detalles de este proceso (Capítulo 9) y el significado exacto del término «especie» (Capítulo 11). El estudio de los procesos históricos que conducen al establecimiento de una especie nueva promueve gran cantidad de investigación científica.

4. **Gradualismo.** El gradualismo establece que las grandes diferencias en los rasgos anatómicos que caracterizan a especies distintas se originan mediante la acumulación de muchos cambios menores que se van incrementando durante larguísimos períodos de tiempo. Esta teoría es importante, porque los cambios

genéticos que producen efectos muy grandes sobre la forma corporal son generalmente perjudiciales para el organismo. Sin embargo, es posible que algunas variaciones genéticas que tienen grandes efectos sobre el organismo sean de todas formas lo suficientemente beneficiosas como para ser incorporadas por la selección natural. Por tanto, aunque se sabe que la evolución gradual existe, puede que no explique el origen de todas las diferencias estructurales que observamos entre las especies (Figura 1-15). Este problema aún se está estudiando activamente.

5. **Selección natural.** La selección natural, la teoría más famosa propuesta por Darwin, se apoya en tres proposiciones. Primero, existe variación entre los organismos (dentro de las poblaciones) en cuanto a los rasgos anatómicos, fisiológicos y de comportamiento. Segundo, la variación es, al menos parcialmente, heredable, de forma que la descendencia tiende a parecerse a sus padres. Tercero, organismos con diferentes formas variantes producen distinto número de descendientes en las siguientes generaciones. Las variantes que permiten a sus poseedores una explotación más eficaz de su entorno sobrevivirán con preferencia y serán heredadas por las generaciones futuras. A lo largo de muchas generaciones, los nuevos rasgos favora-

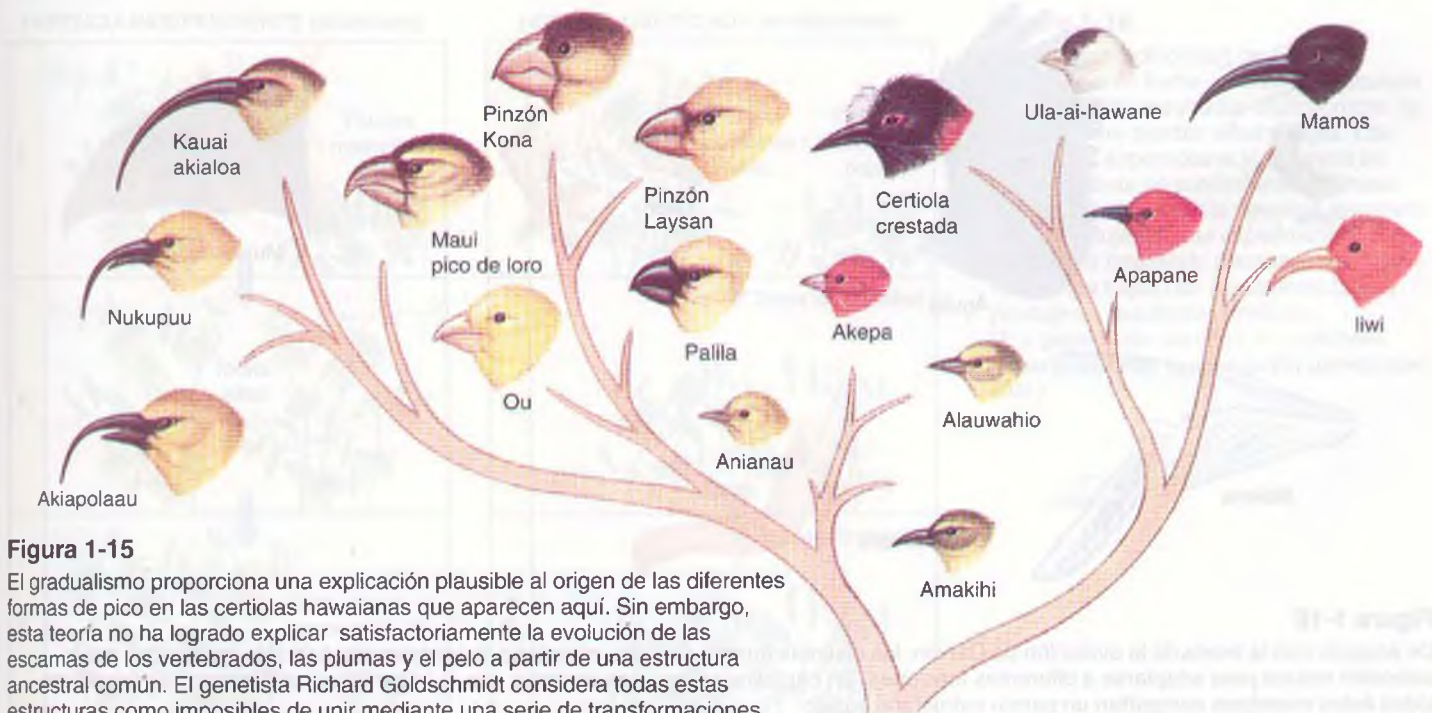


Figura 1-15

El gradualismo proporciona una explicación plausible al origen de las diferentes formas de pico en las certiolas hawaianas que aparecen aquí. Sin embargo, esta teoría no ha logrado explicar satisfactoriamente la evolución de las escamas de los vertebrados, las plumas y el pelo a partir de una estructura ancestral común. El genetista Richard Goldschmidt considera todas estas estructuras como imposibles de unir mediante una serie de transformaciones.

bles se extienden por la población, y la acumulación de tales cambios conduce, tras largos períodos de tiempo, a la aparición de caracteres nuevos en el organismo y de nuevas especies. La selección natural es por tanto un proceso creativo que produce caracteres nuevos a partir de las pequeñas variaciones individuales que aparecen entre los organismos de una población.

La selección natural explica por qué los organismos están contruidos según las demandas de su entorno, un fenómeno llamado **adaptación** (Figura 1-16). La adaptación es el resultado que cabe esperar de un proceso que acumula las variaciones más favorables en la población a través de largos períodos de tiempo evolutivo. La adaptación se había considerado previamente como una prueba concluyente en contra de la evolución, por lo que la teoría de la selección natural de Darwin resultó de importancia decisiva para convencer a la gente de que un proceso natural, susceptible de ser estudiado científicamente, podía dar lugar a una nueva especie. La demostración de que procesos naturales pueden producir adaptaciones fue importante para que eventualmente se aceptaran las cinco teorías darwinianas.

La teoría de Darwin de la selección natural se enfrentó a un obstáculo fundamental cuando se propuso por prime-

ra vez: se carecía de una teoría de la herencia. La gente suponía, incorrectamente, que la herencia era un proceso de mezcla y que, en consecuencia, cualquier nueva variante favorable que apareciera en una población se perdería. La nueva variación surge inicialmente en un único organismo, que se debe cruzar por tanto con otro que carezca del nuevo rasgo favorable. Con una herencia por mezcla, la descendencia de estos organismos presentaría únicamente una versión diluida de tal carácter; a su vez, esta descendencia se cruzaría con otros individuos que también carecerían del rasgo favorable. Con sus efectos diluidos a la mitad en cada generación, el nuevo rasgo dejaría eventualmente de existir y la selección natural sería completamente ineficaz en esta situación.

Darwin no fue nunca capaz de contraatacar con éxito ante esta crítica. A Darwin no se le ocurrió que los factores hereditarios pudieran ser discretos y no mezclarse y que, por tanto, una nueva variante genética podría permanecer inalterada de una generación a la siguiente. Este principio se conoce como **herencia independiente**. No se estableció hasta 1900, con el descubrimiento de los experimentos genéticos de Gregor Mendel, y se incorporó en su momento a lo que hoy llamamos **teoría cromosómica de la herencia**. Utilizamos el térmi-

no **neodarwinismo** para referirnos a las teorías de Darwin modificadas por la incorporación de esta teoría de la herencia.

HERENCIA MENDELIANA Y LA TEORÍA CROMOSÓMICA DE LA HERENCIA

La teoría cromosómica de la herencia es el fundamento de los estudios actuales sobre la genética y la evolución de los animales (Capítulos 8 y 9). Esta teoría procede de la consolidación de las investigaciones en el campo de la genética, fundada por el trabajo experimental de Gregor Mendel (Figura 1-17) y la biología celular.

El punto de vista genético

La metodología genética consiste en cruzar poblaciones de organismos que son razas puras para determinados rasgos y seguir después la transmisión hereditaria de tales caracteres a través de las sucesivas generaciones. La expresión «raza pura» se aplica a una población que mantiene durante generaciones sólo uno de los distintos estados o manifestaciones de un carácter determinado, cuando se produce de forma aislada con respecto a otras poblaciones.

Mendel estudió la transmisión de siete rasgos variables en el guisante de jardín,



Figura 1-16

De acuerdo con la teoría de la evolución de Darwin, las distintas formas de estos miembros de vertebrados han sido moldeadas por la selección natural para adaptarse a diferentes funciones. En capítulos posteriores veremos que, a pesar de estas diferencias adaptativas, todos estos miembros comparten un patrón estructural básico.

cruzando poblaciones que eran razas puras para caracteres alternativos (por ejemplo, plantas altas frente a bajas). En la primera generación (llamada generación F_1 o «filial») sólo se observó uno de los rasgos parentales alternativos; no había indicación de mezcla de los caracteres parentales. En el ejemplo, la descendencia (llamada híbridos de la F_1) formada al cruzar las plantas altas y bajas resultó alta, independientemente de si el

carácter alto se transmitió a través del progenitor masculino o del femenino. Se permitió que estos híbridos de la F_1 se autopolinizaran y en su descendencia (llamada generación F_2) aparecieron ambos rasgos parentales, aunque el carácter mostrado por los híbridos de la F_1 (plantas altas en nuestro ejemplo) era tres veces más abundante que el otro. De nuevo, no había indicación de mezcla de los caracteres parentales (Figura 1-18).

Los experimentos de Mendel mostraron que los efectos de un factor genético pueden quedar enmascarados en un individuo híbrido, pero que estos factores no se alteraban físicamente durante el proceso de transmisión. Mendel postuló que los caracteres variables están especificados por factores hereditarios pares, que hoy en día llamamos «genes». Cuando se producen células germinales (óvulos o espermatozoides), los dos

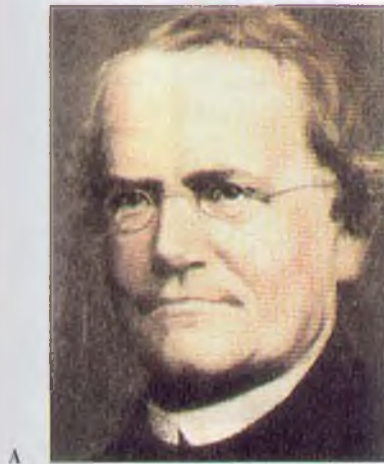


Figura 1-17
A, Gregor Johann Mendel. B, El monasterio en Brno (Brünn), República Checa, hoy un museo, donde Mendel llevó a cabo sus experimentos con los guisantes de jardín.
Cortesía del Gregor Mendel Museum, Brno, República Checa.

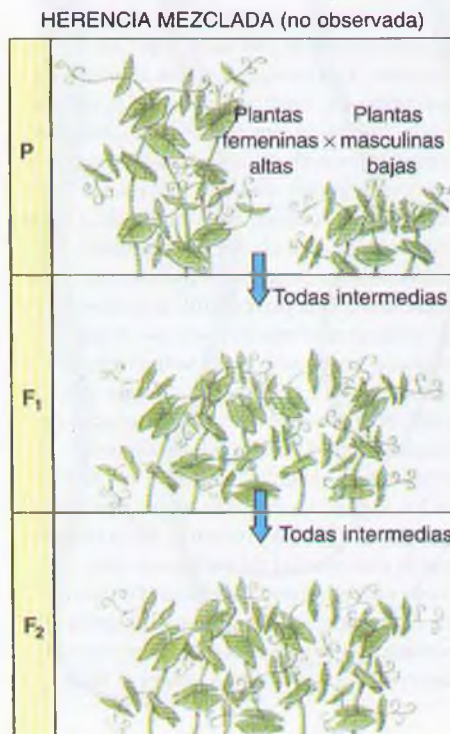
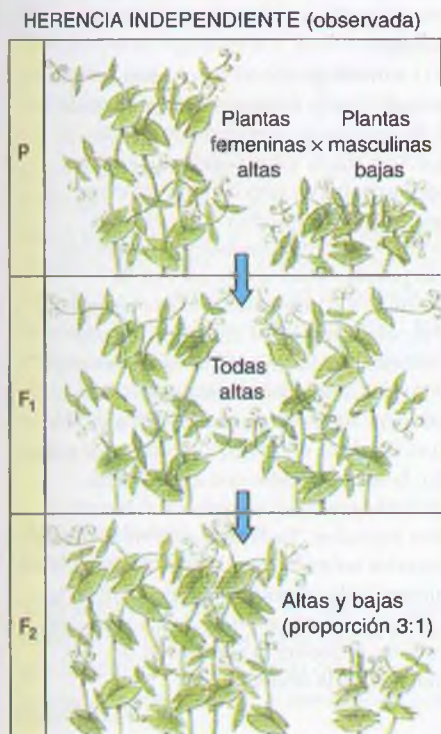


Figura 1-18
Diferentes predicciones de herencia independiente frente a herencia mezclada respecto a los resultados de los cruces de Mendel entre plantas altas y bajas. Los resultados esperados si la herencia es independiente se confirmaron, mientras que los previstos por la herencia mezclada no se produjeron. Los experimentos recíprocos (cruzando plantas progenitoras femeninas bajas con masculinas bajas) produjeron resultados similares. (P = generación parental; F_1 = primera generación filial; F_2 = segunda generación filial.)

LA CONTROVERSIAS SOBRE LOS DERECHOS DE LOS ANIMALES

En los últimos años se ha intensificado el debate alrededor de la utilización de los animales para satisfacer necesidades humanas. El aspecto más controvertido es el uso de animales en las investigaciones biomédicas y de la conducta, y en las pruebas a que se someten los productos comerciales.

Hace unos pocos años, el Congreso de los Estados Unidos aprobó una serie de enmiendas a la Ley Federal para el Bienestar Animal, un conjunto de disposiciones legales relacionado con el manejo de animales en laboratorios y otras instalaciones. Estas enmiendas se han hecho populares como las tres «R»:

Reducción del número de animales destinados a la investigación;

Refinamiento de las técnicas que pudieran producir estrés o sufrimiento, y

Reemplazo de los animales vivos por simuladores o cultivos celulares siempre que sea posible. Como resultado, el número total de animales que se utiliza cada año en la investigación y en las pruebas de los productos comerciales ha ido decreciendo. El desarrollo de la biología molecular y celular también ha contribuido a una utilización decreciente de animales en la investigación y en las pruebas. Los movimientos pro derechos de los animales, en su mayoría constituidos por activistas contra las vivisecciones, han contribuido a difundir las necesidades reales de animales para la investigación y han estimulado a los investigadores para desarrollar alternativas más baratas, más humanas y más eficaces.

Sin embargo, los ordenadores y los cultivos celulares pueden simular los efectos sobre el organismo de, por ejemplo, las drogas sólo cuando se conocen bien los principios básicos implicados. Cuando son estos principios los que se investigan y comprueban, los modelos por ordenador son insuficientes. Un informe reciente del National Research Council reconoce que, aunque continuará la búsqueda de alternativas a la utilización de animales en investigaciones y pruebas, la «probabilidad de que esas alternativas sustituyan por completo a los animales en un futuro próximo es nula». No obstante, hay objetivos inmediatos más realistas, como la reducción en el número de animales utilizados, la sustitución de mamíferos por otros vertebrados y el refinamiento de las

Thanks to animal research,
they'll be able to
protest 20.8 years longer.



Según el U.S. Department of Health and Human Services, la investigación con animales ha permitido aumentar nuestra esperanza de vida en 20,8 años.

técnicas experimentales que puedan reducir el dolor o la incomodidad de los animales de experimentación.

El progreso de la medicina o la veterinaria depende de la investigación con animales. Cada fármaco y cada vacuna que se desarrollan para mejorar la condición humana han sido probados antes en animales. La investigación con animales ha permitido a la medicina desterrar la viruela y la polio; ha proporcionado inmunización contra enfermedades antes muy comunes y a menudo graves, como la difteria, las paperas o la rubéola; ha contribuido a crear tratamientos para el cáncer, la diabetes, enfermedades cardíacas y psicosis maniaco-depresivas, y ha posibilitado el desarrollo de técnicas quirúrgicas como la cirugía cardíaca, las transfusiones sanguíneas y la extracción de cataratas. La investigación sobre el SIDA depende completamente de estudios con animales, principalmente debido a que la gran semejanza del SIDA de los simios, identificado en los macacos Rhesus, con el SIDA humano, ha permitido que la enfermedad de los monos sirva como modelo para la humana. Trabajos recientes indican que también los gatos pueden resultar ser modelos útiles para el desarrollo de una vacuna contra el SIDA.

Experimentos sobre injertos de piel llevados a cabo por primera vez en ganado vacuno y, posteriormente, en otros animales, han abierto una nueva era en la investigación inmunológica con enormes ramificaciones para el tratamiento de las enfermedades en el hombre y otros animales.

La investigación con animales también ha beneficiado a *otros animales* a través de la veterinaria. Las vacunas para la leucemia felina y los parvovirus caninos fueron probadas previamente en otros gatos y perros. Muchas otras vacunas contra serias enfermedades animales han sido puestas a punto a través de la investigación con animales; por ejemplo, la rabia, el moquillo, el ántrax, la hepatitis y el tétanos. En la investigación en general no se utilizan especies en peligro de extinción (excepto para proteger a dichas especies de la desaparición total). Por todo ello, la investigación con animales ha deparado enormes beneficios al hombre y otros animales. Todavía queda mucho que aprender sobre el tratamiento de enfermedades como el cáncer, el SIDA, la diabetes o las afecciones cardíacas, lo que sin duda requerirá la utilización de animales en la investigación.

(Continúa)

LA CONTROVERSIAS SOBRE LOS DERECHOS DE LOS ANIMALES (CONTINUACIÓN)

A pesar de los indudables beneficios producidos por la investigación con animales, los defensores de los derechos de éstos continúan presentando una imagen inexacta y emocionalmente distorsionada de la experimentación que los utiliza. El objetivo final de la mayoría de los activistas por los derechos de los animales, que se han centrado específicamente en el uso científico de éstos antes que en su tratamiento bajo todos los puntos de vista, es la abolición total de todas las formas de investigación animal. La comunidad científica está preocupada por el impacto que estos ataques puedan tener sobre la capacidad de los científicos para producir investigación de calidad, que contribuya al bienestar tanto del hombre como de los animales. Los científicos piensan que, si existe justificación para utilizar animales

como alimento y fuente de materias primas, o como animales de compañía, también está justificada su utilización en experimentación para beneficio del hombre cuando tales estudios se llevan a cabo con humanidad y ética.

BIBLIOGRAFÍA SOBRE LOS DERECHOS DE LOS ANIMALES

Commission on Life Sciences, National Research Council. 1988. Use of laboratory animals in biomedical and behavioral research, Washington D.C., National Academy Press. *Establecimiento de la política nacional sobre las líneas a seguir para la utilización de animales en la investigación biomédica. Incluye un capítulo sobre los beneficios derivados del uso de animales.*
Goldberg, A.M., and J. M. Frazier. 1989. Alternatives to animals in toxicity testing. *Sci. Am.* **261**: 24-30 (Aug). *Describe alternativas que se están desarrollando para el uso de animales, costoso y prolongado, en las pruebas de miles de sustancias químicas que cada año se deben evaluar por su toxicidad potencial para el hombre.*

Pringle, L. 1989. The animal rights controversy. San Diego, California. Harcourt Brace Jovanovich. Publishers. *Aunque nadie que escriba sobre el movimiento para los derechos de los animales puede pretender honestamente ser objetivo e imparcial sobre un tema tan cargado emocionalmente, este libro se acerca como el que más a un tratamiento equilibrado.*
Rowan, A. N. 1984. Of mice, models, and men: a critical evaluation of animal research. Albany, N.Y., State University of New York Press. *Buena revisión de estos temas. El capítulo 7 trata sobre el uso de animales en la educación y pone de manifiesto que nuestro sistema educativo proporciona poca ayuda para resolver la contradicción de enseñar el buen trato a los animales por una parte y, por otra, utilizarlos en la experimentación y en la enseñanza de la biología.*
Sperling, S. 1988. Animal liberators: research and morality. Berkeley, University of California Press. *Un estudio inteligente y cuidadosamente desarrollado sobre el movimiento para los derechos de los animales, sus raíces ideológicas y el individualismo apasionado de sus activistas.*

genes que controlan una característica determinada se separan uno del otro y cada gameto recibe solamente uno de ellos. La fecundación restablece la condición par. Si un organismo posee formas diferentes en el par de genes de un carácter, sólo se expresa y aparece uno de ellos, pero ambos se transmiten inalterados y en igual número a los gametos que forma el organismo. La transmisión de estos genes es independiente, no mezclada. Mendel observó que la herencia de un par de caracteres es independiente de la herencia de otro par. Sin embargo, hoy sabemos que no todos los pares de caracteres se heredan independientemente unos de otros. Numerosos estudios, en particular con la mosca de la fruta, *Drosophila melanogaster*, han puesto de manifiesto que los principios de la herencia descubiertos inicialmente en las plantas también se aplican a los animales.

Aportaciones de la biología celular

El perfeccionamiento de los microscopios durante el siglo XIX permitió a los citólogos investigar la formación de las células germinales mediante la observación direc-

ta de los tejidos reproductores, aunque la interpretación de estas observaciones fue difícil en un principio. Algunos eminentes

biólogos propusieron, por ejemplo, la hipótesis de que los espermatozoides eran gusanos parásitos del semen (Figura 1-19).

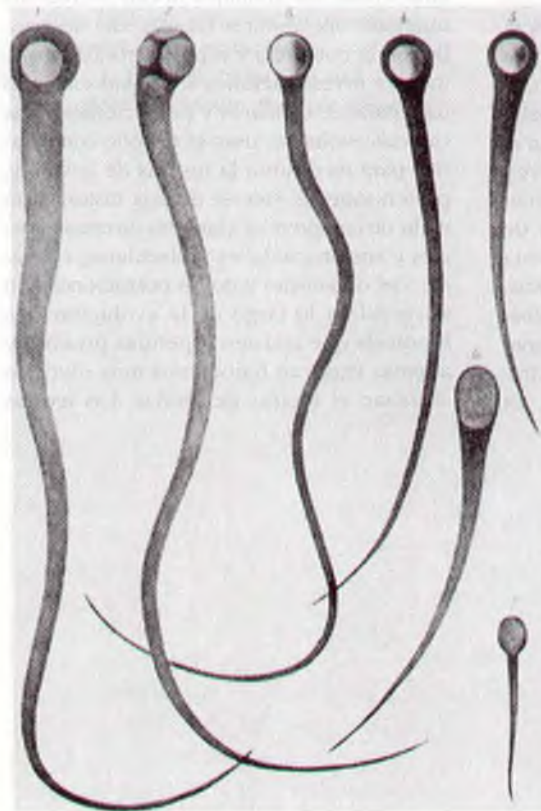


Figura 1-19

Dibujo basado en una micrografía de principios del siglo XIX de los espermatozoides de: (1) cobaya, (2) ratón de laboratorio, (3) erizo, (4) caballo, (5) gato, (6) carnero y (7) perro (Prévost and Dumas, 1821). Algunos biólogos interpretaron inicialmente los espermatozoides como gusanos parásitos del semen, pero investigadores posteriores demostraron que se trataba de las células reproductoras masculinas.

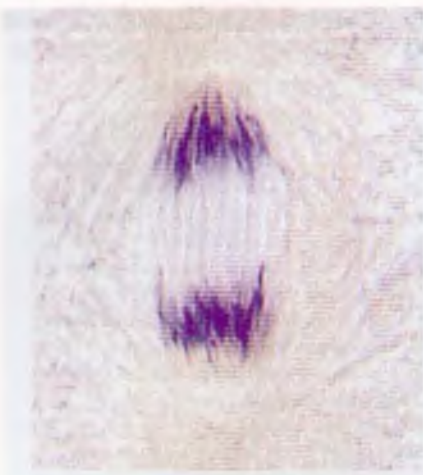


Figura 1-20

Pares de cromosomas separándose antes de la división nuclear durante el proceso de formación de las células reproductoras.

Esta hipótesis fue pronto refutada con la revelación de la verdadera naturaleza de las células germinales. Conforme los precursores de las células germinales se preparan para dividirse en los primeros estados de su formación, el material nuclear se condensa en estructuras concretas y alargadas, denominadas cromosomas. Los cromosomas aparecen en parejas, que normalmente son similares pero no idénticos en el aspecto de la información que contienen. Un miembro de cada par procede del progenitor femenino y otro del masculino. Estos dos cromosomas se emparejan físicamente y después se separan en diferentes células hijas durante la división celular previa a la formación de los gametos (Figura 1-20). Cada gameto

resultante recibe un cromosoma de cada par, y los diferentes pares de cromosomas se distribuyen en los gametos independientemente unos de otros. El comportamiento del material cromosómico durante la formación de los gametos equivale al postulado para los genes de Mendel, lo que condujo a Sutton y Boveri en 1903-1904 a enunciar la hipótesis de que los cromosomas eran los portadores físicos del material genético. Cuando se propuso por primera vez, esta hipótesis fue recibida con un gran escepticismo. Una larga serie de pruebas diseñadas para refutarla demostraron finalmente que sus predicciones eran correctas. Actualmente la teoría cromosómica de la herencia está perfectamente consolidada.

Resumen

La Zoología es el estudio científico de los animales y forma parte de la Biología, el estudio científico de la vida. Los animales y la vida, en general, son entidades constantemente cambiantes que sólo se pueden describir en términos de los atributos que han adquirido a lo largo de su larga historia evolutiva. Las propiedades más importantes de la vida son: la exclusividad química, la complejidad y la organización jerárquica, la reproducción, la posesión de un programa genético, el metabolismo, el desarrollo y la interacción con el medio. Los sistemas biológicos constituyen una jerarquía de niveles integrados (molecular, celular, del organismo, poblacional y de especie), cada uno de los cuales presenta diversas propiedades emergentes específicas.

La ciencia se caracteriza por la adquisición de conocimientos mediante la construcción y comprobación de hipótesis a través de la observación de la naturaleza. La

ciencia se guía por la ley natural y sus hipótesis son comprobables, provisionales y refutables. Las ciencias zoológicas se pueden dividir en dos categorías: las ciencias fisiológicas y las evolutivas. Las ciencias fisiológicas utilizan el método experimental para preguntarse cómo los animales llevan a cabo sus funciones metabólicas básicas, del desarrollo, de la conducta y reproductoras, lo que incluye investigaciones sobre sus sistemas moleculares, celulares y poblacionales. Las ciencias evolutivas usan el método comparativo para reconstruir la historia de la vida y, posteriormente, valerse de esta historia con el fin de comprender cómo las diversas especies y sus propiedades moleculares, celulares, del organismo y de las poblaciones han aparecido a lo largo de la evolución. Las hipótesis que resisten repetidas pruebas y además explican fenómenos muy diversos alcanzan el estatus de teorías. Las teorías

poderosas que son guía de investigaciones extensas se denominan «paradigmas». En Zoología, los principales paradigmas son la teoría de la evolución de Darwin y la teoría cromosómica de la herencia.

Los principios que aparecen en este capítulo ilustran la unidad de las ciencias biológicas. Todos los componentes de los sistemas biológicos están guiados y limitados por leyes naturales. Los organismos vivos proceden exclusivamente de otros organismos vivos, de la misma forma que toda célula proviene de una célula preexistente. Los procesos de reproducción están presentes en todos los niveles de la jerarquía biológica y muestran tanto herencia como variación. La interacción de la herencia y la variación en todos los niveles jerárquicos producen cambios evolutivos, y ha generado la enorme diversidad de la vida animal que queda patente a lo largo de este libro.

Cuestionario

1. ¿Por qué es difícil definir la vida?
2. ¿Cuáles son las diferencias químicas básicas entre las formas de vida y los sistemas inertes?
3. Describa la organización jerárquica de la vida. ¿Cómo conduce esta organización a la aparición de nuevas propiedades en diferentes niveles de complejidad biológica?
4. ¿Cuál es la relación entre la herencia y la variación en la reproducción de los sistemas biológicos?
5. Explique por qué la evolución de organismos complejos es compatible con la segunda ley de la termodinámica.
6. ¿Cuáles son las características esenciales de la ciencia? Describa cómo los estudios evolutivos se adaptan a estas características, mientras que el «creacionismo científico» no lo hace.
7. Utilice el ejemplo de la selección natural y las poblaciones de polillas británicas para ilustrar el método científico hipotético-deductivo.
8. ¿Qué relaciones existen entre una hipótesis, una teoría, un paradigma y un hecho científico?
9. Explique cómo distinguen los biólogos entre las ciencias fisiológicas y las evolutivas.
10. ¿Cuáles son las cinco teorías de Darwin, tal como las considera Ernst Mayr? ¿Cuáles de ellas son aceptadas y cuáles siguen planteando controversias?
11. ¿Cuál es el principal obstáculo al que se enfrentó la teoría de Darwin de la selección natural cuando se enunció por primera vez?, y ¿cómo se superó este obstáculo?
12. ¿Qué diferencia existe entre darwinismo y neodarwinismo?
13. Describa las contribuciones respectivas de la genética y la biología celular a la formulación de la teoría cromosómica de la herencia.

Bibliografía

- Futuyma, D. J. 1995. Science on trial: the case for evolution. Sunderland, Massachusetts, Sinauer Associates, Inc. *Una defensa de la biología evolutiva como único enfoque científico para estudiar la diversidad de la vida.*
- Kitcher, P. 1982. Abusing science: the case against creationism. Cambridge, Massachusetts, MIT Press. *Un tratado sobre cómo se logra el conocimiento en la ciencia y por qué el creacionismo no reúne las condiciones necesarias para ser calificado como ciencia.*
- Kuhn, T. S. 1970. The structure of scientific revolutions. ed. 2, enlarged. Chicago, University of Chicago Press. *Influente y polémico comentario sobre el proceso científico.*
- Mayr, E. 1982. The growth of biological thought: diversity, evolution and inheritance. Cambridge, Massachusetts, The Belknap Press of Harvard University Press. *Historia interpretada de la biología, con especial referencia a la genética y la evolución.*
- Medawar, P. B. 1989. Induction and intuition in scientific thought. London, Methuen & Co. *Comentarios sobre la base filosófica y la metodología de la ciencia.*
- Moore, J. A. 1993. Science as a way of knowing: the foundations of modern biology. Cambridge, Massachusetts, Harvard University Press. *Una amplia y amena recopilación sobre la historia del pensamiento biológico y de los mecanismos de la vida.*
- Perutz, M. F. 1989. Is science necessary? Essays on science and scientists. New York, E. P. Dutton. *Tratado general sobre la utilidad de la ciencia.*

2

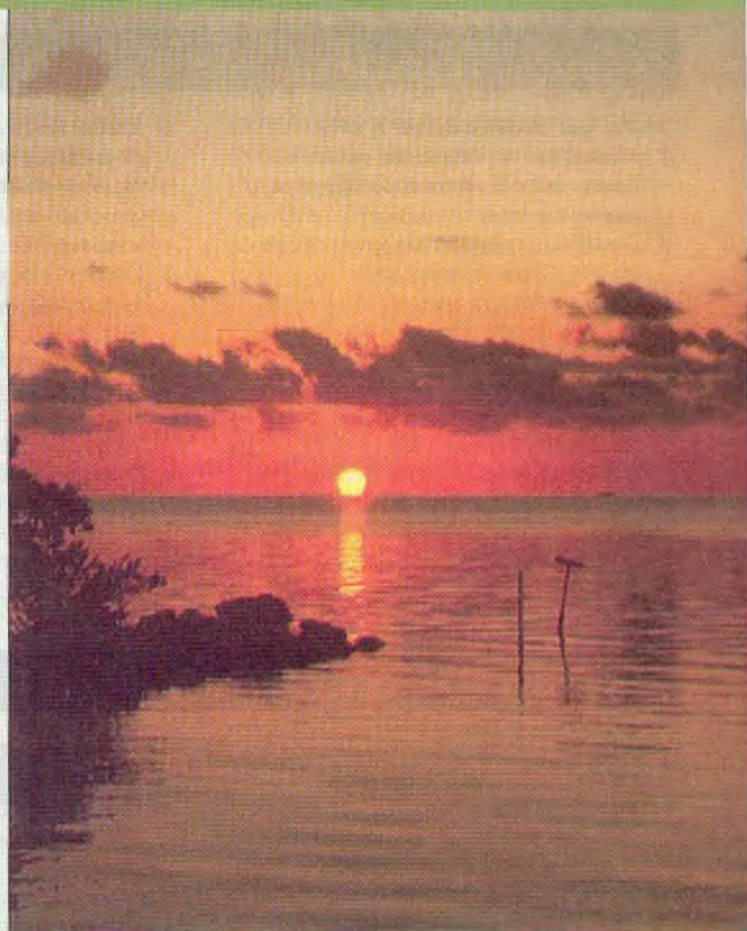
La química de la vida

Agua, agua por todas partes

Como animales terrestres que somos, la mayoría de nosotros no nos damos cuenta de que la mayor parte de la Tierra está cubierta de agua (aproximadamente un 70%). Además, estamos constituidos principalmente de agua, igual que el resto de los animales. El agua nos es tan común, que no apreciamos su importancia. Pero el agua es una sustancia extraordinaria, y no tan corriente en el Universo. La Tierra es el único planeta (al menos que sepamos) que tiene agua líquida en su superficie. El agua es la única sustancia que en la naturaleza se encuentra en sus tres estados posibles, sólida, líquida y gaseosa, dentro del rango de variación normal de la temperatura de la Tierra. El significado de esto, y de las demás propiedades del agua, se discuten en el presente capítulo.

Todas las reacciones químicas que se producen en nuestras células, para producir energía, para la reproducción y para cumplir con el resto de las funciones vitales, tienen lugar en un

medio acuoso, y en tales reacciones se consumen o se generan moléculas de agua. El agua se encuentra en el interior de nuestras células y también las baña en el interior de nuestro cuerpo. Los seguidores de las series televisivas de ciencia ficción como *Star Trek, la próxima generación*, ven en algunos de los capítulos, unos encuentros dramáticos con «formas vivas» compuestas exclusivamente por energía, por cristales o por otras sustancias fruto de la imaginación de los guionistas de la serie. Incluso Data, el androide, «vive» para poder realizar ciertas misiones fundamentales. No obstante, ninguno de estos «seres», está vivo en el sentido estricto de esta palabra, ya que la vida requiere del agua. Los seres vivos que existen en la Tierra no podrían haberse originado, ni podrían haber evolucionado si este extraordinario compuesto no existiese. El agua no se encuentra por todas partes, como decía el «Viejo Marinero», pero dondequiera que hay vida, hay agua. ■



Los sistemas vivos y sus componentes obedecen a las leyes físicas y químicas. En el interior de las células de todo organismo, la materia viva está compuesta por una multitud de sustancias «no vivas»: proteínas, ácidos nucleicos, grasas, hidratos de carbono, metabolitos de desecho, agregados cristalinos, pigmentos y otros muchos compuestos. Las interacciones físicas y químicas de tales sustancias son las responsables de la mayoría de los procesos esenciales para la vida, incluyendo la digestión y absorción de nutrientes, la liberación de energía, la eliminación de los productos de desecho, la comunicación entre las diferentes células, la conducción de los impulsos nerviosos y la transmisión de la información genética de una generación a la siguiente. Puesto que estos fenómenos se tratarán en las páginas siguientes, es necesario que exponamos aquí algunas cuestiones básicas sobre bioquímica. Los conceptos fundamentales sobre átomos, elementos y moléculas, sobre los tipos de enlaces y sobre ácidos, bases y sales, así como sobre los tampones, se tratan al final del libro en el Apéndice B.

EL AGUA Y LA VIDA

El agua es el compuesto más abundante de todas las células, formando de un 60% a un 90% de la mayor parte de los seres vivos. El mantenimiento de un medio interno acuoso y estable es la principal misión fisiológica de todos los organismos, tanto terrestres como acuáticos.

El agua tiene varias propiedades extraordinarias que la hacen especialmente adecuada para poder cumplir su papel esencial en los seres vivos. En la actualidad sabemos que las excepcionales propiedades del agua pueden explicarse, en su mayor parte, como debidas a los enlaces (puentes) de hidrógeno que se forman entre sus moléculas (Figura 2-1). Aunque los enlaces de hidrógeno son mucho más débiles que los enlaces covalentes entre las diferentes moléculas de agua, se necesita mucha energía para romperlos.

El agua tiene un **elevado calor específico**: se necesita una caloría* para ele-

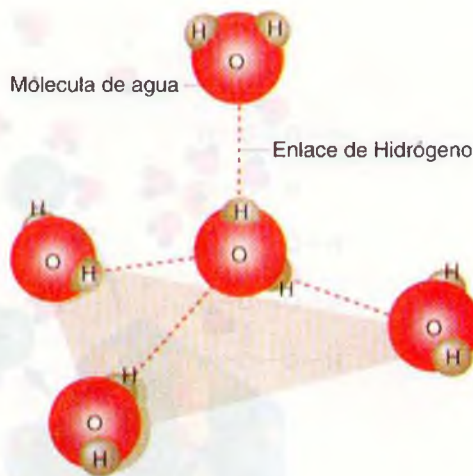


Figura 2-1

Geometría de las moléculas de agua. Cada una de ellas está unida por enlaces de hidrógeno (líneas discontinuas) a otras cuatro moléculas de agua. Si se trazan unas líneas imaginarias que unan los átomos de oxígeno, se obtiene un tetraedro.

var 1 °C la temperatura de 1 g de agua). Cualquier otro líquido, salvo el amoníaco, necesita menos calor para tener el mismo incremento de temperatura. Cuando se calienta el agua, mucha de la energía calorífica se destina a romper algunos de los enlaces de hidrógeno, quedando menos calor para aumentar la energía cinética (movimiento molecular) y, por lo tanto, la temperatura misma del agua. La elevada capacidad térmica del agua tiene un importante efecto moderador en los cambios de la temperatura ambiente y es el gran agente protector de la vida.

El agua también tiene un **elevado calor de evaporación**. Se necesitan más de 500 calorías para que 1 g de agua líquida pase a vapor de agua. Esto es así porque todos los enlaces de hidrógeno entre una molécula de agua y sus vecinas, tienen que romperse antes de que el agua pueda escapar al aire. Para los animales terrestres (y las plantas) el enfriamiento que se produce por la evaporación del agua es un importante mecanismo para desprenderse del exceso de calor.

Desde el punto de vista biológico, otra propiedad importante del agua es el **peculiar comportamiento de su densidad** durante los cambios de temperatura. La mayoría de los líquidos se hacen más densos cuando su temperatura disminuye. Sin embargo, el agua alcanza su densidad máxima a 4 °C *mientras continúa líquida*, después, a medida que

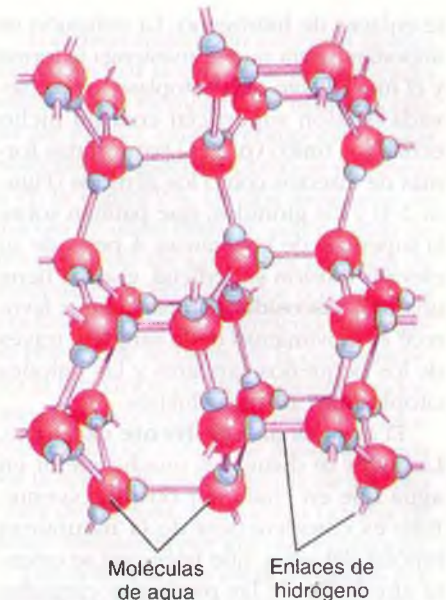


Figura 2-2

Cuando el agua se enfría a 0 °C, las cuatro cargas parciales de cada átomo de la molécula interactúan con las cargas opuestas de los átomos de otras moléculas de agua. Los enlaces de hidrógeno entre todas las moléculas hacen que se forme una estructura cristalina en enrejado, y las moléculas se separan más entre sí (y descende la densidad) que cuando algunas de las moléculas no han formado enlaces de hidrógeno a 4 °C.

sigue enfriándose, se hace menos densa. Por lo tanto, el hielo *flota* en lugar de quedarse en el fondo de los lagos y estanques. Si el agua no tuviese esta propiedad, durante el invierno se congelarían porciones de ella, solidificándose en las profundidades y, salvo en zonas de clima cálido, no todas se derretirían por completo durante el verano. Bajo estas condiciones, la vida acuática quedaría muy limitada. En el hielo, todas las moléculas del agua están unidas entre sí por enlaces de hidrógeno (Figura 2-2). Las moléculas forman una extensa red cristalina abierta, que se mantiene unida por enlaces de hidrógeno. Además, en este entramado reticular, las moléculas están bastante separadas, y por tanto son menos densas que cuando están a 4 °C, cuando aún no se han formado todos los puentes de hidrógeno.

El agua tiene una **elevada tensión superficial**, mayor que la de cualquier otro líquido salvo el mercurio. Esta propiedad es uno de los aspectos de la gran cohesión de las moléculas del agua: su tendencia a agruparse entre ellas median-

* Una caloría puede definirse como la cantidad de calor necesaria para calentar 1 g de agua desde 14,5 a 15,5 °C. Aunque la caloría es una unidad que tradicionalmente se ha empleado en numerosas publicaciones y tablas, no pertenece al sistema internacional de pesos y medidas, en el que sí que está incluido el julio (J) como unidad de energía (1 cal = 4,184 J).

te enlaces de hidrógeno. La cohesión es importante para que se mantenga la forma y el movimiento del protoplasma, y la elevada tensión superficial crea un nicho ecológico único (p. 813) para ciertas formas de insectos como los gérridos (Figura 2-3) y los girínidos, que patinan sobre la superficie de las charcas. A pesar de su elevada tensión superficial, el agua tiene una **baja viscosidad**, propiedad que favorece el movimiento de la sangre a través de los pequeños capilares y las uniones citoplasmáticas intracelulares.

El agua es un **disolvente** excelente. Las sales se disuelven mucho mejor en agua que en cualquier otro disolvente. Esto es consecuencia de la naturaleza bipolar del agua, que hace que se oriente alrededor de las partículas cargadas disueltas en ella. Por ejemplo, cuando el NaCl se disuelve en agua, los iones Na^+ y Cl^- presentes en la sal sólida, se separan rápidamente como iones independientes. Las zonas negativas de los dipolos del agua se reúnen alrededor de los iones Na^+ , mientras que las zonas positivas lo hacen en torno a los iones Cl^- (Figura 2-4). Esto mantiene a los iones separados y determina un grado de disociación elevado. Otros disolventes que no tienen, o tienen un menor carácter dipolar, son menos capaces de disponerse de manera tan efectiva alrededor de iones como éstos y, por lo tanto, tienen menos capacidad para disolver las sales. La capacidad de las moléculas proteicas para disolverse en agua puede ser esencial para que se puedan cumplir los papeles funcionales de las proteínas.



Figura 2-3

Debido a los enlaces de hidrógeno entre las moléculas de agua en la interfase agua-aire, las moléculas de agua se «enganchan» entre sí y crean una elevada tensión superficial. Por ello algunos insectos, como este gérrido, pueden literalmente caminar sobre el agua.

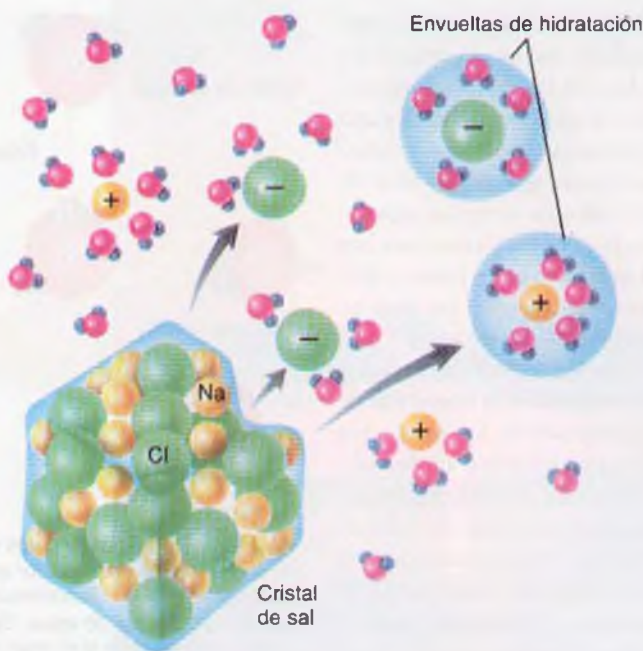
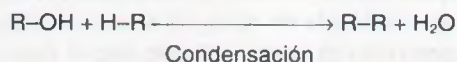
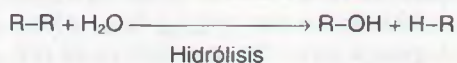


Figura 2-4

Cuando un cristal de cloruro sódico se disuelve en agua, los extremos negativos de las moléculas dipolares del agua rodean los iones Na^+ , mientras que los extremos positivos se enfrentan a los iones Cl^- . Entonces los iones quedan separados, y no reingresan en la retícula salina.

El agua interviene en muchas de las reacciones químicas que tienen lugar en el interior de los seres vivos. Muchos compuestos se rompen en unidades pequeñas cuando se les añade una molécula de agua; a este proceso es a lo que se denomina **hidrólisis**. Por el contrario, algunos compuestos de gran tamaño se sintetizan a partir de unidades más pequeñas, mediante una reacción contraria a la hidrólisis, conocida como **condensación**.



Resulta irónico que, a pesar del papel fundamental del agua para todos los seres vivos, el suministro de agua en el mundo esté en un grave peligro debido a las actividades humanas, al crecimiento de la población y a la pobreza (La Rivière, 1989). El hombre está contaminando las aguas dulces de la superficie del planeta, las aguas subterráneas y los océanos, con residuos tanto naturales como industriales. Sólo hay en curso unos pocos proyectos sobre la utilización racional del agua, y éstos se limitan a los países más

industrializados. En los países en vías de desarrollo no se hace ningún control de la contaminación, para favorecer así el desarrollo industrial, y en algunas zonas (por ejemplo, en el Este de Asia) la degradación de los recursos acuáticos puede representar el principal problema ambiental. En algunos países poco industrializados, la contaminación debida a los residuos orgánicos, responsable de muchas enfermedades del hombre, está muy extendida y no hay ningún tipo de financiación destinado a la eliminación de los desechos. La Humanidad necesita urgentemente una política de utilización del agua a escala mundial para poder evitar el desastre.

MOLÉCULAS ORGÁNICAS

El término «compuestos orgánicos» se ha aplicado antiguamente a todas las sustancias derivadas de los seres vivos, pero muchos de estos compuestos pueden sintetizarse a partir de compuestos inorgánicos. Así, el término «orgánicos» se aplica en la actualidad a todos los compuestos que contienen carbono, en combinación con hidrógeno, oxígeno, nitrógeno, azufre, fósforo, sales y otros elementos.

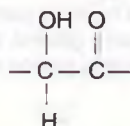
El carbono tiene una gran capacidad para unirse a otros átomos de carbono,

formando cadenas de longitud y configuración muy variables. Se han identificado más de un millón de compuestos orgánicos, y cada día se añaden otros nuevos a la lista. Las combinaciones carbono-carbono posibilitan una enorme complejidad y variedad en la estructura molecular. En las páginas siguientes encontraremos algunos ejemplos de ello.

HIDRATOS DE CARBONO: LAS SUSTANCIAS ORGÁNICAS MÁS ABUNDANTES EN LA NATURALEZA

Los hidratos de carbono son compuestos de carbono, hidrógeno y oxígeno que generalmente se presentan en la relación 1C : 2H : 1O y están agrupados en la forma H-C-OH. Ejemplos comunes de hidratos de carbono son los azúcares, el almidón y la celulosa (la sustancia estructural de los vegetales). En la Tierra la celulosa es más abundante que todos los demás compuestos orgánicos juntos. Los hidratos de carbono son sintetizados por las plantas verdes a partir de agua y de dióxido de carbono, con la ayuda de la energía solar. Este proceso se denomina **fotosíntesis**, y es la reacción de la que dependen todos los seres vivos, ya que es el punto de partida de la formación del alimento.

Generalmente, los hidratos de carbono se dividen en las tres clases siguientes: (1) **monosacáridos**, o azúcares sencillos, (2) **disacáridos**, o azúcares dobles, y (3) **polisacáridos**, o azúcares complejos. Los azúcares sencillos están formados por cadenas de carbono con 4, 5 ó 6 átomos de carbono (tetrasas, pentosas o hexosas, respectivamente). Hay otros azúcares sencillos de hasta 10 carbonos, pero no son biológicamente importantes. Los azúcares sencillos, como la glucosa, la galactosa o la fructosa, poseen un grupo azúcar libre,



en el cual el doble enlace del O puede estar unido al C terminal de una cadena o a un C no terminal. La hexosa **glucosa** (también llamada dextrosa) es el hidrato de carbono más importante de los seres vivos. En ocasiones, la glucosa se representa como una cadena recta (Figura 2-5A), pero en el agua tiende a formar

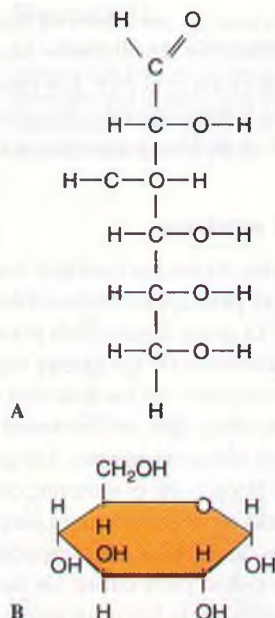


Figura 2-5

Dos formas de representar la fórmula estructural de la glucosa, un monosacárido sencillo. En A los átomos de carbono aparecen formando una cadena abierta. Cuando se disuelve en agua, la glucosa tiende a adoptar una forma de anillo, tal y como se muestra en B. En este modelo en anillo, los átomos de carbono estarían situados en cada uno de los vértices del anillo, aunque generalmente no se representan.

una molécula cíclica (Figura 2-5B). El diagrama de la glucosa en forma de «silla» (Figura 2-6) es el que mejor representa su verdadera configuración, pero debemos recordar que todas las formas de glucosa, se representan como se representan, son la misma molécula.

Otras hexosas biológicamente importantes son la galactosa y la fructosa. La estructura de sus fórmulas planas se compara con la de la glucosa en la Figura 2-7.

Los disacáridos son azúcares dobles formados por la unión de dos azúcares sencillos. Un ejemplo es la maltosa (azúcar de malta), que se compone de dos moléculas de glucosa. Como se representa en la Figura 2-8, las dos moléculas de glucosa se unen entre sí, con pérdida de una molécula de agua. Esta reacción de condensación, en la que los dos azúcares sencillos terminan compartiendo el oxígeno por el que se unen, es la que caracteriza la formación de todos los disacáridos. Otros dos disacáridos comunes son la sacarosa (azúcar de caña o de mesa) formada por la unión de una molécula de glucosa y otra de fructosa, y la lactosa (azúcar de leche) compuesta por glucosa y galactosa.

Los polisacáridos están formados por muchas moléculas de azúcares sencillos (generalmente glucosa) enlazadas entre sí para formar cadenas largas, a las que los químicos denominan polímeros. Su fórmula empírica generalmente se escribe como $(C_6H_{10}O_5)_n$ donde n representa un número variable de moléculas de monosacáridos de que se componen. El almidón es la forma normal en que los

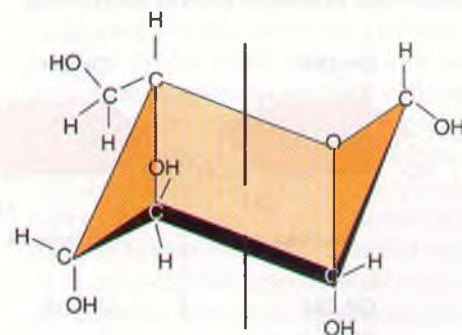


Figura 2-6

Representación de la molécula en «silla» de la glucosa.

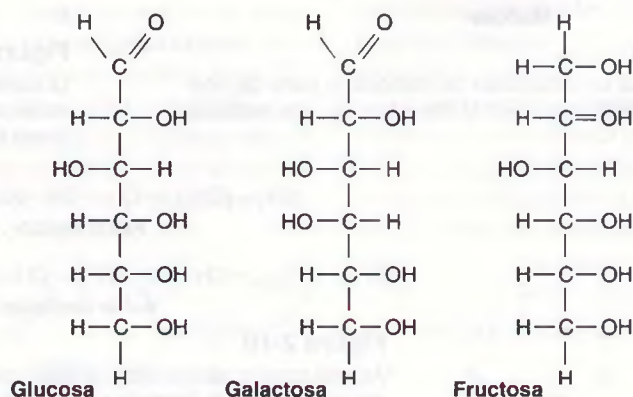


Figura 2-7

Estas tres hexosas son los monosacáridos más comunes.

azúcares se almacenan en la mayor parte de las plantas y constituye un alimento importante para los animales. El **glucógeno** es la principal reserva de azúcares en los animales. Se encuentra principalmente en las células del hígado y de los músculos de los vertebrados. Cuando es necesario, el glucógeno se convierte en glucosa, la cual es llevada por la sangre hasta todos los tejidos. Otro polímero es la **celulosa**, que es el principal hidrato de carbono estructural de las plantas.

La función fundamental de los glúcidos en el protoplasma es la de actuar como fuente de energía química. La glucosa es el más importante de esos hidratos de carbono energéticos. Algunos son componentes básicos de la estructura protoplasmática, tales como las pentosas, que forman los grupos constituyentes de los ácidos nucleicos y de los nucleótidos.

LÍPIDOS: ALMACÉN DE COMBUSTIBLE Y MATERIAL DE CONSTRUCCIÓN

Los lípidos son las grasas y sustancias similares a ellas. Están formados por moléculas de baja polaridad y, en consecuencia,

son prácticamente insolubles en agua, pero son solubles en disolventes orgánicos, como la acetona o el éter. Los principales grupos de lípidos son tres: las grasas neutras, los fosfolípidos y los esteroides.

Grasas neutras

Estas grasas llamadas también «verdaderas» son el principal combustible de los animales. La grasa almacenada puede derivar directamente de las grasas ingeridas, o indirectamente de los hidratos de carbono de la dieta, que se convierten en grasas para su almacenamiento. Las grasas se oxidan y liberan en el torrente circulatorio, cuando se necesitan para atender las demandas de los tejidos, en especial cuando se necesitan para cubrir las necesidades energéticas de los músculos.

Las grasas neutras son triglicéridos, formados por glicerina (o glicerol) y tres moléculas de ácidos grasos. Las grasas neutras son ésteres, es decir, una combinación de un alcohol (glicerol) y un ácido. Los ácidos grasos de los triglicéridos son ácidos monocarboxílicos sencillos de cadena larga; varían en longitud, pero generalmente constan de 14-24 carbonos.

La formación de una grasa típica mediante la unión de la glicerina con el ácido esteárico se muestra en la Figura 2-9A. En esta reacción se puede ver cómo las tres moléculas de ácido graso se han unido con los grupos OH del glicerol para formar estearina (una grasa neutra), liberándose tres moléculas de agua.

La mayor parte de los triglicéridos contienen dos o tres ácidos grasos diferentes unidos al glicerol, y llevan nombres tales como mirístico, esteárico, glicérico (Figura 2-9B). Los ácidos grasos en estos triglicéridos están **saturados**; es decir, cada carbono de la cadena está unido a dos átomos de hidrógeno. Las grasas saturadas, que son más comunes en los animales que en las plantas, generalmente se encuentran en estado sólido a una temperatura ambiente normal. Los ácidos grasos **insaturados**, típicos de los aceites vegetales, tienen dos o más carbonos unidos por enlaces dobles; esto es, los carbonos no están «saturados» con átomos de hidrógeno y son capaces de formar enlaces adicionales con otros átomos. Dos ácidos grasos insaturados comunes son el ácido oleico y el ácido linoleico (Figura 2-10). Las grasas vegetales, como el acei-

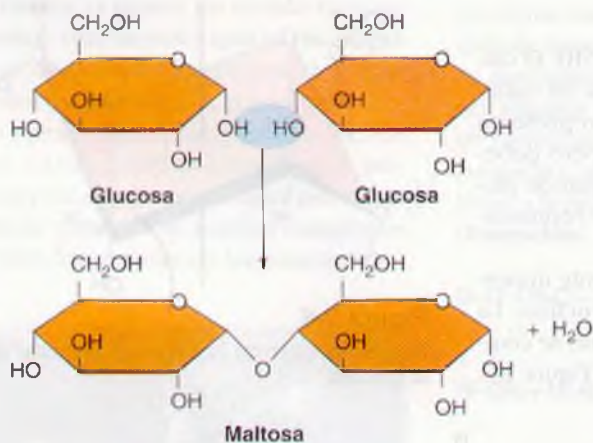
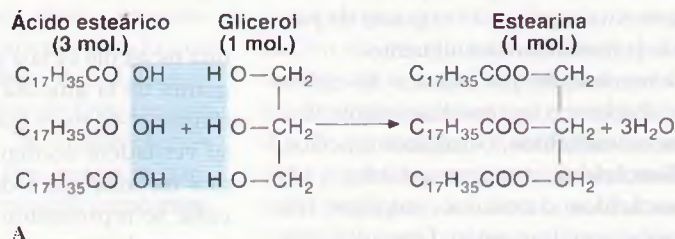
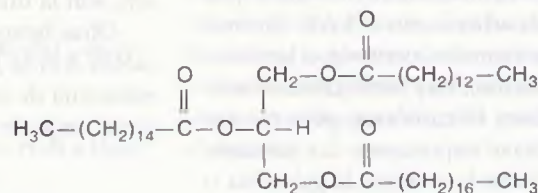


Figura 2-8

Formación de un disacárido (la maltosa) a partir de dos moléculas de glucosa, con la liberación de una molécula de agua.



A



B

Figura 2-9

Grasas neutras. **A**, Formación de una grasa neutra a partir de tres moléculas de ácido esteárico (un ácido graso) y glicerol. **B**, Una grasa neutra formada por la unión de tres ácidos grasos diferentes.

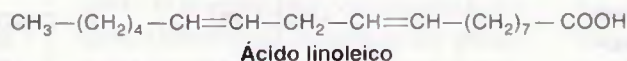
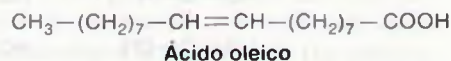


Figura 2-10

Ácidos grasos insaturados: el ácido oleico, que tiene un doble enlace, y el ácido linoleico, que tiene dos dobles enlaces. El resto de las cadenas hidrocarbonadas de ambos ácidos están saturadas.

te de cacahuete o el de maíz, tienden a ser líquidos a una temperatura normal.

Fosfolípidos

A diferencia de las grasas, que son combustibles y no cumplen funciones estructurales en la célula, los fosfolípidos son componentes importantes en la organización molecular de los tejidos, en especial de las membranas. Se parecen a los triglicéridos en su estructura, excepto en que uno de los tres ácidos grasos está reemplazado por el ácido fosfórico y una base orgánica. Un ejemplo es la lecitina, un importante fosfolípido de la membrana de las células nerviosas (Figura 2-11). Debido a que el grupo fosfato de los fosfolípidos está cargado, es polar, y por tanto soluble en agua, mientras que el resto de la molécula es apolar, los fosfolípidos pueden servir de puente entre dos ambientes y unir



Figura 2-11

Lecitina (fosfatidil-colina), un fosfolípido importante de la membrana de las células nerviosas.

Figura 2-12

El colesterol, un esteroide. Todos los esteroides tienen un esqueleto básico formado por cuatro anillos (tres anillos de seis carbonos y uno de cinco), con diversos grupos laterales unidos.

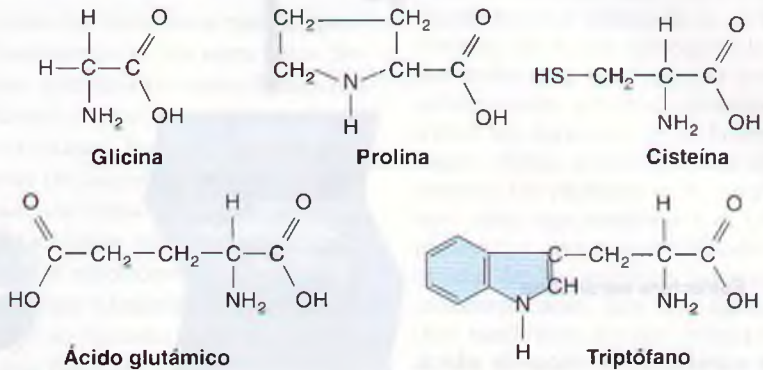
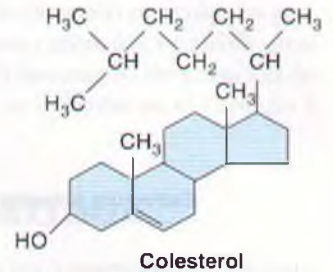


Figura 2-13

Cinco de los veinte aminoácidos que se encuentran en la naturaleza.

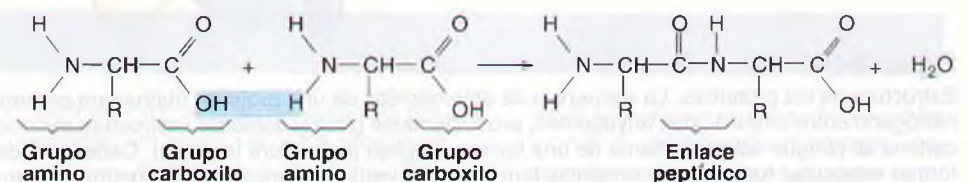
moléculas solubles en agua, como las proteínas, con sustancias insolubles en agua.

Esteroides

Alcoholes complejos; aunque estructuralmente son diferentes de las grasas, tienen propiedades similares. Los esteroides forman un gran grupo de moléculas biológicamente importantes, como el colesterol (Figura 2-12), la vitamina D, muchas hormonas adrenocorticotrópicas y las hormonas sexuales.

AMINOÁCIDOS Y PROTEÍNAS

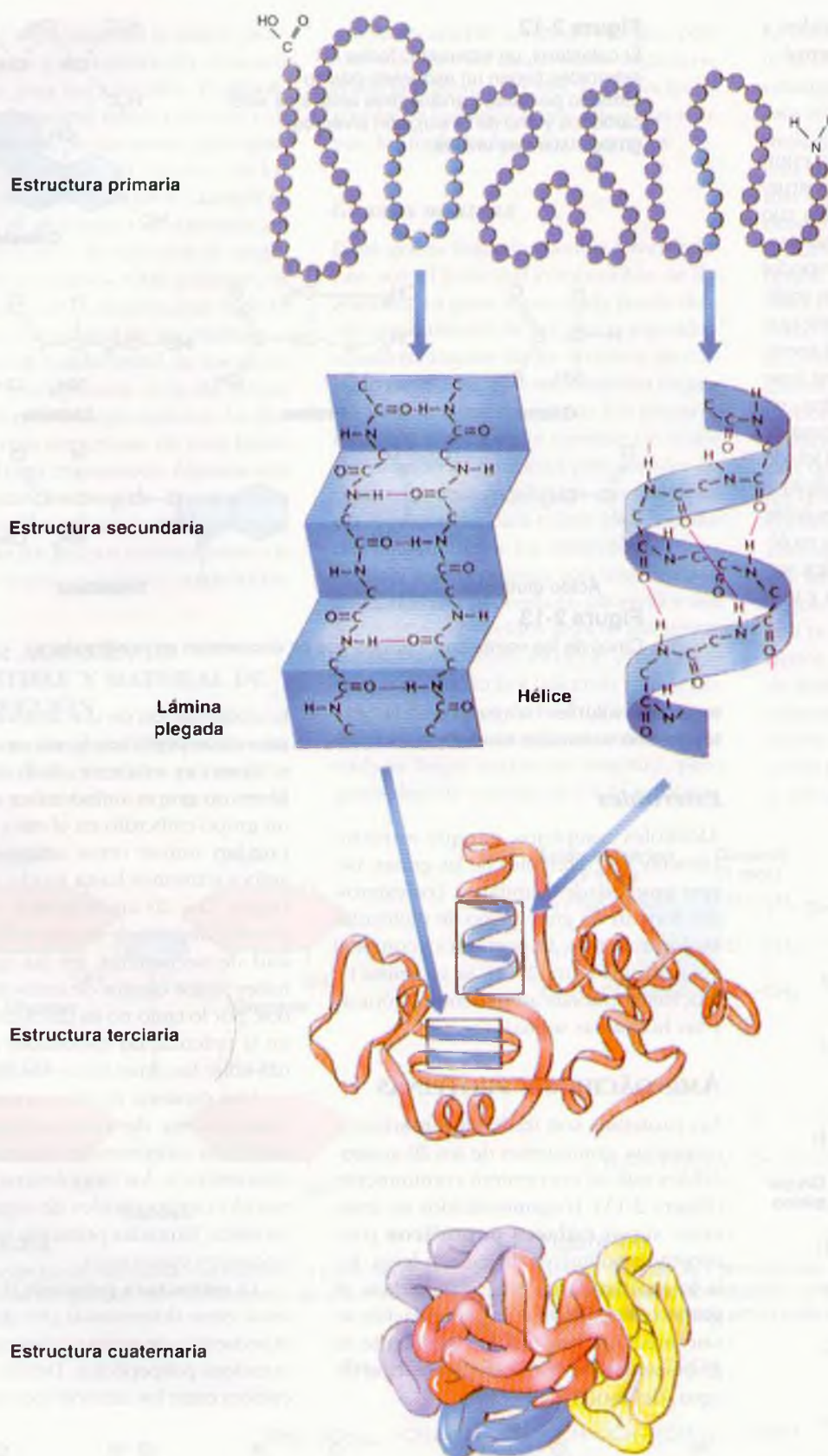
Las proteínas son moléculas grandes y complejas, compuestas de los 20 aminoácidos que se encuentran comúnmente (Figura 2-13). Los aminoácidos se unen entre sí por **enlaces peptídicos** para constituir polímeros de cadena larga. En la formación de un enlace peptídico, el grupo carboxílico de un aminoácido se une mediante un enlace covalente al grupo amino de otro, con eliminación de agua, del modo siguiente:



La combinación de dos aminoácidos por un enlace peptídico forma un dipéptido y, como es evidente, todavía quedan libres un grupo amino en un extremo y un grupo carboxilo en el otro; por tanto, pueden unirse otros aminoácidos en ambos extremos hasta producir cadenas largas. Los 20 aminoácidos diferentes pueden disponerse en una enorme variedad de secuencias, en las que puede haber varios cientos de aminoácidos unidos; por lo tanto no es difícil calcular que, en la práctica, las variedades de proteínas entre los seres vivos son incontables.

Una proteína no es exactamente una larga cadena de aminoácidos; es una molécula sumamente organizada. Por conveniencia, los bioquímicos han reconocido cuatro niveles de organización proteica, llamadas primaria, secundaria, terciaria y cuaternaria.

La **estructura primaria** de una proteína viene determinada por el tipo y por la secuencia de aminoácidos que forman la cadena polipeptídica. Debido a que los enlaces entre los aminoácidos de la cade-

**Figura 2-14**

Estructura de las proteínas. La secuencia de aminoácidos de una proteína (estructura primaria) induce la formación de enlaces de hidrógeno entre aminoácidos adyacentes, produciéndose giros y dobleces (estructura secundaria). Los giros y espirales hacen que la cadena se pliegue sobre sí misma de una forma compleja (estructura terciaria). Cadenas independientes de polipéptidos se unen para formar moléculas funcionales complejas formadas por varias subunidades (estructura cuaternaria).

na están caracterizados por un número limitado de ángulos estables, aparecen ciertas formas estructurales repetidas. Esta es la llamada **estructura secundaria**, y es frecuente que sea en **hélice-alfa**, es decir, a base de giros helicoidales en la dirección de la agujas del reloj, semejante a un tornillo (Figura 2-14). Las espiras de las cadenas quedan estabilizadas por puentes de hidrógeno, generalmente entre un átomo de hidrógeno de un aminoácido y el oxígeno del enlace peptídico de otro, en la siguiente vuelta de la hélice.

La cadena polipeptídica (estructura primaria) no sólo adopta una configuración helicoidal (estructura secundaria), sino que las hélices se retuercen y doblan, dando a la proteína una **estructura terciaria** tridimensional, compleja y estable (Figura 2-14). Las cadenas plegadas quedan estabilizadas por interacciones entre grupos laterales de aminoácidos. Una de estas interacciones es el **punto de disulfuro**, un enlace covalente entre átomos de azufre en pares de cisteínas, que se unen al aproximarse los pliegues de la cadena polipeptídica. Otro tipo de uniones que ayudan a estabilizar la estructura terciaria son los puentes de hidrógeno, y los enlaces iónicos e hidrofóbicos.

El término **estructura cuaternaria** describe a las proteínas formadas por más

de una cadena polipeptídica. Por ejemplo, la hemoglobina de los vertebrados superiores (la sustancia de la sangre encargada de transportar el oxígeno), está compuesta por cuatro subunidades polipeptídicas que constituyen una molécula proteica única (Figura 2-14).

Las proteínas como enzimas

Son muchas las funciones que las proteínas desempeñan en los seres vivos. Sirven como entramados estructurales del protoplasma y forman muchos componentes celulares. Pero la función más importante de las proteínas, con mucho, es la de actuar como **enzimas**, los catalizadores biológicos que se necesitan para casi todas las reacciones metabólicas.

Las enzimas rebajan la energía de activación que se necesita para que se produzca una reacción concreta, y hacen posible que los procesos vitales se realicen a temperaturas moderadas. Controlan las reacciones mediante las cuales el alimento es digerido, absorbido y metabolizado. Inducen la síntesis de las sustancias estructurales para el crecimiento y para reemplazar los deterioros y desgastes del organismo. Las enzimas son las responsables de la liberación de la energía necesaria para la respiración, el cre-

cimiento, la contracción muscular, las actividades físicas y mentales y muchas otras funciones. El mecanismo de actuación de las enzimas se describe en el Capítulo 5 (p. 63).

ÁCIDOS NUCLEICOS

Son sustancias complejas de elevado peso molecular, que representan una manifestación básica de la vida. La secuencia de bases nitrogenadas en estas moléculas (polímeros) codifica la información genética necesaria para todos los aspectos de la herencia biológica. Estos ácidos no sólo dirigen la síntesis de enzimas y de otras proteínas, sino que también son las únicas moléculas que tienen el poder (con la ayuda de las enzimas adecuadas) de autorreplicarse. Los dos tipos de ácidos nucleicos en las células son: el **ácido desoxirribonucleico (DNA)** y el **ácido ribonucleico (RNA)**. Ambos son polímeros de unidades repetidas llamadas **nucleótidos**, cada uno de los cuales está formado por un azúcar, una base nitrogenada y un grupo fosfato. La estructura de los ácidos nucleicos es importantísima en los mecanismos de la herencia y de la síntesis de proteínas; estas cuestiones se tratarán posteriormente en el Capítulo 8 (p. 127).

Resumen

La estructura peculiar del agua y su capacidad para formar puentes de hidrógeno con las moléculas de agua adyacentes son las responsables de sus propiedades especiales: poder para disolver sustancias iónicas y polares, capacidad calórica, punto de ebullición y tensión superficial elevados, y menor densidad en estado sólido que en estado líquido. La vida en la Tierra no podría haber aparecido sin el agua.

El carbono es especialmente versátil en la unión consigo mismo o con otros átomos, y es el único elemento capaz de formar la

variedad de moléculas que se encuentra en los seres vivos. Los hidratos de carbono están compuestos fundamentalmente de carbono, hidrógeno y oxígeno, agrupados como $O-C-OH$. Los azúcares sirven como fuentes inmediatas de energía en los seres vivos. Los monosacáridos, o azúcares sencillos, pueden enlazarse entre sí para formar disacáridos o polisacáridos, que actúan como depósitos de azúcares, o para cumplir papeles estructurales. Los lípidos existen principalmente como grasas, fosfolípidos y esteroides.

Las proteínas son grandes moléculas compuestas de aminoácidos unidos entre sí por enlaces peptídicos. Las proteínas tienen estructura primaria, secundaria, terciaria y, en ocasiones, cuaternaria. Las proteínas cumplen muchas funciones, especialmente como enzimas (catalizadores biológicos).

Los ácidos nucleicos son polímeros de unidades de nucleótidos; cada uno de los cuales está compuesto por un azúcar, una base nitrogenada y un grupo fosfato. Constituyen el material hereditario y actúan en la síntesis de las proteínas.

Cuestionario

1. Explique por qué las moléculas de agua tienden a formar enlaces de hidrógeno con otras moléculas de agua.
2. Explique cada una de las siguientes propiedades del agua e indique la relación de cada una de ellas con la naturaleza dipolar de la molécula de agua: elevado calor específico, elevado calor de evaporación, especial comportamiento en cuanto a su

- densidad, elevada tensión superficial, ser un buen disolvente para los iones salinos.
3. Cite dos glúcidos simples, dos de reserva y uno estructural.
 4. ¿Cuáles son las diferencias características en la estructura molecular entre los lípidos y los hidratos de carbono?

5. Explique la diferencia entre las estructuras primaria, secundaria, terciaria y cuaternaria de una proteína.

6. ¿Cuál es la importancia de los ácidos nucleicos para la célula y de qué unidades están formados?

Bibliografía

Los libros de texto de química, bioquímica y biología celular son buenas fuentes de información adicional sobre los temas tratados en este capítulo. La selección siguiente no es exhaustiva en absoluto.

Karplus, M., and J. A. McCammon. 1986. The dynamics of proteins, *Sci. Am.* **254**:42-51 (Apr.). *Los átomos de las proteínas están en constante movimiento y pueden no ser útiles para cumplir su función si están totalmente inmóviles.*

la Rivière, J. W. M. 1989. Threats to the world's water. *Sci. Am.* **261**:80-94

(Sept.). *Se presentan los pasos adecuados para evitar la escasez de este recurso vital.*

Lehninger, A. L. 1993. Principles of biochemistry, ed. 2. New York, Worth Publishers, Inc. *Tratado avanzado con una clara presentación.*

Lodish, H., D. Baltimore, A. Berk, S. L. Zipursky, P. Matsudira and J. Darnell. 1995. Molecular cell biology, ed. 2. New York, Scientific American Books, Inc. *Tratado muy completo; empieza abordando principios como la energía,*

reacciones químicas, enlaces, pH y biomoléculas, para luego tratar la biología molecular.

Rand, R. P. 1992. Raising water to new heights. *Science* **256**:618. *Cita algunas de las maneras en que el agua puede afectar la función de las proteínas.*

Weinberg, R. A. 1985. The molecules of life. *Sci. Am.* **253**:48-57 (Oct.). *Este número monográfico de Scientific American está dedicado a los últimos descubrimientos de la biología molecular.*

3

El origen de la vida



El misterio de los misterios...

Los cosmólogos intentan, por todos los medios a su alcance, comprender los orígenes de todo el Universo en general, y de nuestro Sistema solar en particular. Basándose en diferentes aspectos físicos, químicos, astronómicos y matemáticos, estos científicos estiman que el Universo, incluyendo el planeta Tierra, tiene una antigüedad de 4500 millones de años. Si ya resulta difícil conocer el origen del cosmos, aún lo es más saber cuál ha sido el origen de la vida. Las investigaciones más interesantes al respecto han dado como resultado una perspectiva sobre las primeras formas vivas que dejaron registro fósil en la Tierra. Los fósiles más antiguos conocidos son los de unos microorganismos filamentosos y coloniales dotados de una «pared», procedentes del Oeste de Australia, y que han sido datados, radiactivamente, como de hace unos 3300 ó 3500 millones de años. Estos son los primeros seres vivos que se conocen, y sabemos que poseían una pared que los separaba del medio en el que vivían, y que eran capaces

de autorreproducirse. En respuesta a las fuerzas de la selección natural, unas protocélulas como éstas empezaron a evolucionar hasta que finalmente dieron origen a la «tela de araña» vital de la Tierra actual. A lo largo del tiempo, la vida y el entorno fueron evolucionando conjuntamente, de manera que la primera marcó al segundo, y a la inversa. La Tierra primitiva, con su atmósfera reductora formada por amoníaco, metano y agua, fue un lugar excelente para que se produjese una síntesis prebiótica que llevó al nacimiento de la vida. Esta atmósfera, totalmente inadecuada, incluso letal, para los seres vivos actuales, era exactamente la necesaria para los primeros organismos vivos, que no podrían sobrevivir actualmente.

Charles Darwin consideró el origen de la vida y el de las especies como «el misterio de los misterios», como él lo denominó. Desde la época de Darwin, hemos ido aprendiendo más y más sobre la historia de las formas vivas que han evolucionado y que continúan haciéndolo sobre la Tierra. ■

Todos los organismos, desde el hombre a los microbios más pequeños, que han superado la frontera, más bien arbitraria, entre lo vivo y lo no vivo, comparten una gran uniformidad en cuanto a la estructura y fisiología de sus células. Algunas de estas semejanzas, como el código genético, los 20 aminoácidos necesarios para que se formen las proteínas y unas rutas metabólicas similares, ya se han mencionado en el Capítulo 1. Estas semejanzas, junto con otros muchos ejemplos de identidad molecular y funcional, sugieren que toda la vida ha tenido un origen común.

Aunque reconozcamos el parentesco de los seres vivos, tenemos que admitir, en principio, que no sabemos cómo se ha originado la vida en la Tierra. El estudio de los orígenes de la vida no se consideró, durante mucho tiempo merecedor de una gran atención por parte de los biólogos, ya que se argumentaba que la ausencia de un registro fósil hacía que se desconociera el curso de los acontecimientos de los que resultó la aparición de la vida. Esta situación ha cambiado.

A partir de 1950, varios laboratorios de todo el mundo se han dedicado exclusivamente a la investigación del origen de la vida. Éste es un objetivo multidisciplinario que requiere la contribución de científicos de diversas especialidades: biólogos, químicos, físicos, geólogos y astrónomos. A partir de tales estudios ha sido posible reconstruir el escenario de los antiguos acontecimientos, en el que podrían haber evolucionado los primeros seres vivos hace más de 4000 millones de años, a partir de sustancias inorgánicas presentes en la superficie de la Tierra. Estos estudios no son intentos de admitir o rechazar cualquier creencia religiosa o filosófica, sino que están encaminados a proporcionar una explicación razonable de cómo pudo haber surgido la vida por medios naturales.

PERSPECTIVA HISTÓRICA

Antiguamente era común la creencia de que la vida podía surgir por generación espontánea a partir de sustancias no vivas, además de poder aparecer a partir de organismos parentales, mediante la reproducción (biogénesis). Las ranas parecían surgir de la tierra húmeda; los

ratones, de la materia putrefacta; los insectos, del rocío; los gusanos (larvas de moscas), de la carne en descomposición, etc. El calor, la humedad, la luz solar e incluso la luz de las estrellas se citaban a menudo como factores beneficiosos que favorecían la generación espontánea.

Entre los relatos sobre los primeros intentos para producir organismos espontáneamente en el laboratorio, hay una «receta» para crear ratones dada por el fisiólogo belga Jean Baptiste van Helmont (1648). «Si se apretuja una pieza de ropa interior manchada de sudor, junto con un poco de trigo, en un recipiente abierto, en aproximadamente 21 días el olor cambia y se produce una fermentación... y el trigo se convierte en ratones. Pero lo más destacable es que los ratones surgidos del trigo y de la ropa, no son ratones pequeños, ni siquiera adultos en miniatura, ni abortones, sino que salen ¡ratones adultos!».

El primer ataque a la creencia en la generación espontánea ocurrió en 1668, cuando el médico italiano Francesco Redi colocó carne en tarros, unos abiertos y otros cubiertos con pergamino o rejilla metálica. La carne de todos los tarros se descompuso, pero sólo la de los tarros abiertos tenía gusanos. Redi se dio cuenta de que las moscas estaban entrando y saliendo continuamente de dichos tarros, y llegó a la conclusión de que si las moscas no tenían acceso a la carne, en ella no aparecían los gusanos.

Aunque la negación de Redi de la existencia de la generación espontánea fue ampliamente conocida, la creencia estaba demasiado arraigada para ser abandonada. En 1748, el sacerdote jesuita inglés John T. Needham hirvió caldo de cordero y lo puso en recipientes tapados con corcho. Después de pocos días, en el caldo pululaban grandes cantidades de seres microscópicos. Needham llegó a la conclusión de que la generación espontánea era real, porque pensó que había matado todos los organismos vivos del caldo al hervirlo y que había excluido el acceso de otros organismos al sellar los frascos.

Un investigador italiano, el abate Lazzaro Spallanzani (1767), criticó los expe-

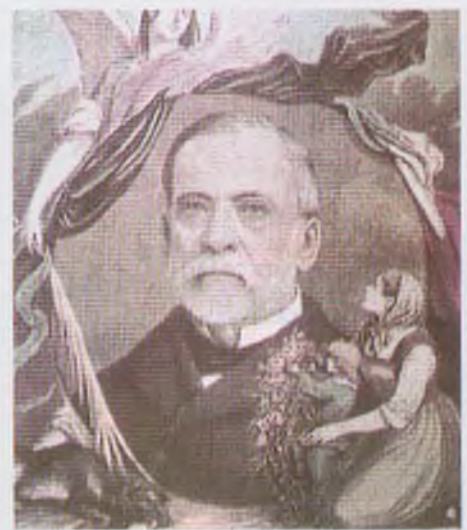


Figura 3-1

Louis Pasteur, quien rebatió la idea de la generación espontánea.

rimentos de Needham y realizó otros que asestaron un nuevo golpe a la teoría de la generación espontánea. Hirvió extractos vegetales y de carne, los colocó en recipientes limpios y cerró los cuellos de los frascos herméticamente a la llama. Sumergió entonces los frascos cerrados en agua hirviendo durante varios minutos, para estar seguro de que todos los gérmenes fueran destruidos. Como controles, dejó algunos frascos abiertos al aire. Al cabo de dos días encontró que en los frascos abiertos pululaban organismos; en los otros no había ninguno.

Este experimento aún no consiguió la rendición de los partidarios de la generación espontánea que sostenían que, o bien el aire, que Spallanzani había excluido, era necesario para la generación de organismos nuevos, o bien que con el método que usó había destruido el poder vegetativo del medio. Cuando se descubrió el oxígeno (1774), los oponentes de Spallanzani lo calificaron como el elemento vital que éste había destruido en sus experimentos.

Quedó para el eminente científico francés Louis Pasteur (Figura 3-1) acallar del todo a los obstinados defensores de la generación espontánea, con una elegante serie de experimentos hechos con sus famosos frascos de «cuello de cisne». Pasteur (1861) respondió a la objeción de la ausencia de aire colocando un material fermentable dentro de un frasco con un largo cuello en forma de S que que-

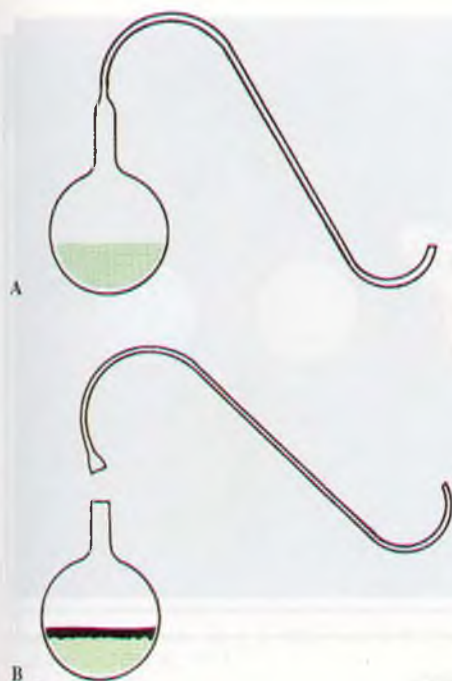


Figura 3-2

Frascos de «cuello de cisne» empleados por Louis Pasteur en sus experimentos.

A. Un frasco de «cuello de cisne» conteniendo levadura azucarada, hervida con agua, permanece estéril hasta que se rompe el cuello. **B.** A las 48 horas en el frasco pululan los microorganismos.

daba abierto al aire (Figura 3-2). El frasco y su contenido fueron hervidos durante mucho tiempo. Después el frasco se enfrió y quedó sin tocar. No hubo fermentación porque todos los organismos que entraban en el extremo abierto del frasco quedaban depositados en el fondo del cuello y no alcanzaban el contenido del frasco. Cuando cortó el cuello del frasco, los organismos del aire pudieron caer directamente sobre la masa fermentable, y la fermentación se produjo en el interior del frasco al cabo de poco tiempo. Pasteur dedujo que, si se tomaban las precauciones adecuadas para evitar los gérmenes y sus elementos reproductores, como huevos y esporas, no se podían producir ni la fermentación ni la putrefacción.

Al cabo de una larga y tenaz carrera, Pasteur acabó con la creencia en la generación espontánea. Los trabajos de Pasteur demostraron que ningún organismo vivo puede existir si no es como descendiente de organismos similares a él mismo. Al hacer públicos estos resultados por primera vez en la Academia Francesa, Pasteur proclamó: «La doctrina de

la generación espontánea nunca superará este golpe mortal». Paradójicamente, al demostrar que la generación espontánea no puede ocurrir, como previamente se había proclamado (producción de ratones, gusanos, ranas y otros seres), Pasteur también acabó por cierto tiempo con investigaciones posteriores sobre el origen «espontáneo» de la vida. Siguió un largo periodo de especulaciones filosóficas, pero durante 60 años prácticamente no se llevó a cabo ningún experimento sobre el origen de la vida.

RENOVACIÓN DE LA INVESTIGACIÓN: HIPÓTESIS DE OPARIN-HALDANE

El renacimiento del interés por los orígenes de la vida tuvo lugar en la década de 1920, durante la cual el bioquímico ruso Alexander I. Oparin y el biólogo inglés J. B. S. Haldane propusieron, de manera independiente, que la vida se había originado sobre la Tierra después de un periodo inconcebiblemente largo de «evolución molecular abiogénica». En lugar de afirmar que los primeros organismos vivientes se hubieran originado milagrosamente todos a la vez, una noción que ha restringido el pensamiento libre durante mucho tiempo, Oparin y Haldane sugirieron que las unidades vivientes más simples (por ejemplo, las bacterias) habían llegado a serlo gradualmente, mediante la asociación progresiva de moléculas inorgánicas, para llegar a formar otras moléculas orgánicas más complejas. Estas moléculas podrían «reaccionar» entre sí para formar microorganismos vivos.

Las hipótesis de Haldane y Oparin difieren en algunos detalles, pero ambas proponen que la primitiva atmósfera de la Tierra sólo constaba de agua, dióxido de carbono y amoníaco, pero carecía de oxígeno. Cuando tal mezcla gaseosa se expone a la radiación ultravioleta, se forman muchas sustancias orgánicas, tales como azúcares y aminoácidos. La radiación ultravioleta debió haber sido muy intensa en la Tierra primitiva antes de la producción de oxígeno (por los organismos fotosintéticos), el cual reacciona por la acción de los rayos ultravioleta para formar ozono, una forma de oxígeno con tres átomos. Hoy el ozono actúa como una pantalla protectora para evitar que una intensa radiación ultravioleta alcan-

ce la superficie terrestre. Haldane creyó que las primeras moléculas orgánicas podrían haberse acumulado en los antiguos océanos para formar una «sopa caliente diluida». En este caldo primordial, los hidratos de carbono, grasas, proteínas y ácidos nucleicos podrían haberse reunido para formar los microorganismos más primitivos.

La hipótesis de Oparin-Haldane influyó mucho en las especulaciones teóricas sobre el origen de la vida durante los años 30 y 40. Finalmente, en 1953 Stanley Miller, trabajando en Chicago con Harold Urey, realizó el primer intento afortunado de simular con aparatos de laboratorio las condiciones que se creía que reinaban en la Tierra primitiva. Este experimento, que se describirá más detalladamente, y más adelante en este mismo capítulo, demostró que se forman biomoléculas importantes, en cantidades sorprendentemente grandes, cuando una descarga eléctrica pasa a través de una atmósfera reductora del tipo de las propuestas por Haldane y Oparin. La realización que hizo posible simular un medio prebiótico en el laboratorio llevó los estudios sobre el origen de la vida a una nueva era. Esto coincidió con el inicio de la era espacial y con un nuevo interés general por la cuestión del origen de la vida.

LA TIERRA PRIMITIVA

De acuerdo con la teoría del «Big Bang» («la gran explosión»), el universo se originó a partir de una primitiva bola de fuego y se ha ido expandiendo y enfriando desde su comienzo, hace unos 10 000 ó 20 000 millones de años. Se cree que el Sol y los planetas se formaron hace aproximadamente unos 4600 millones de años, a partir de una nube esférica de polvo cósmico y gases, que tenía un determinado momento angular de giro. La nube se concentró, bajo la influencia de su propia gravitación, formándose un disco rodante. A medida que el material de la parte central del disco se fue condensando para formar el Sol, una cantidad sustancial de la energía gravitatoria fue liberada para formar radiación. La presión de esta radiación, dirigida hacia el exterior, impidió la concentración de toda la nube dentro del Sol. El material restante comenzó a enfriarse y pudo dar origen, posteriormente, a los planetas (Figura 3-3).

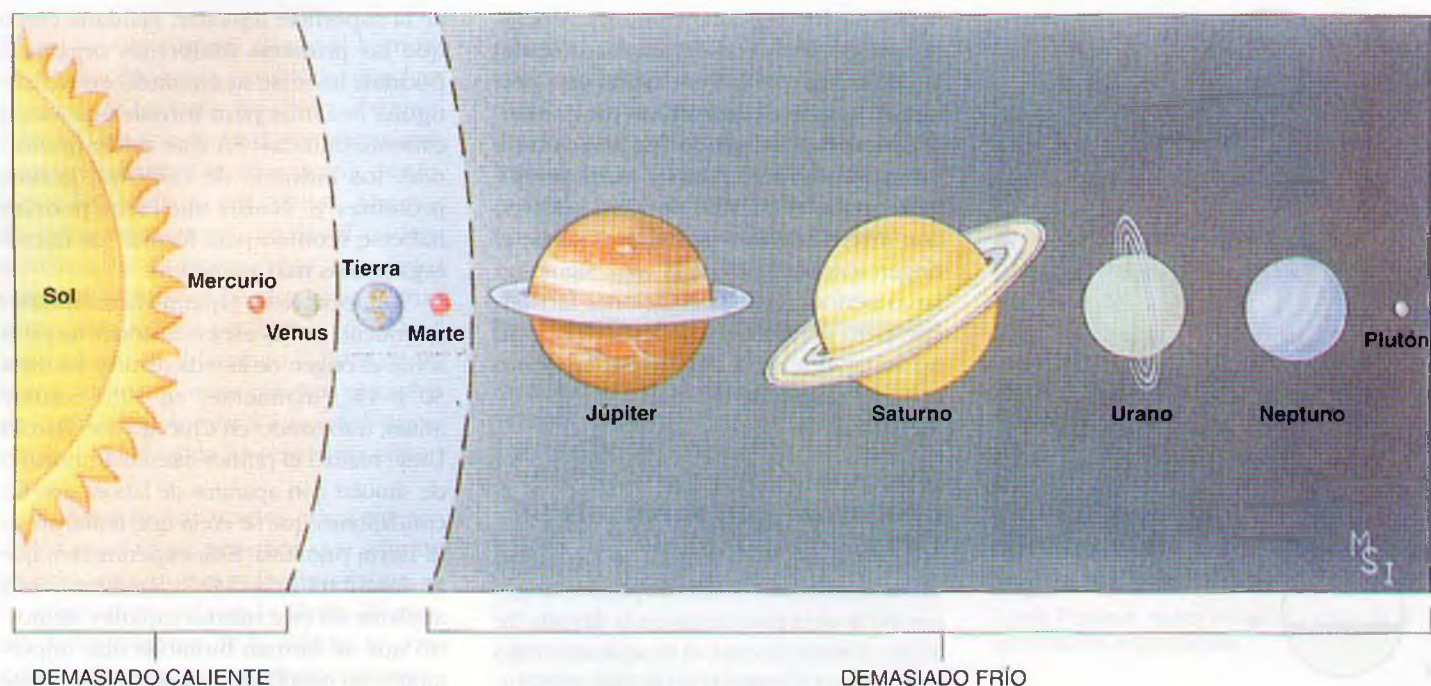


Figura 3-3

Sistema solar, mostrando los estrechos límites en los que se dan las condiciones adecuadas para la vida.

ORIGEN DE LA ATMÓSFERA TERRESTRE

La atmósfera primitiva

Las evidencias de que se dispone indican que tras la formación de la Tierra, ésta estuvo sujeta a un fuerte bombardeo de grandes cometas y meteoritos (de más de 100 km de diámetro). Durante dicho período, el calor generado por los citados impactos hizo que los océanos se evaporaran de forma constante o periódicamente. Cuando el bombardeo cesó (hace unos 3800 millones de años aproximadamente), la atmósfera estaba formada fundamentalmente por dióxido de carbono y nitrógeno molecular, con algunas trazas de monóxido de carbono, hidrógeno molecular y gases de azufre reducidos. Generalmente se admite que esta atmósfera terrestre primitiva no contenía más que trazas de oxígeno. Miller, en sus experimentos, supuso que la atmósfera primitiva era fuertemente reductora, es decir, predominaban las moléculas que tenían menos oxígeno que hidrógeno. El metano (CH_4) y el amoníaco (NH_3) son ejemplos de compuestos totalmente reducidos. No obstante, actualmente se acepta que la atmósfera de la época en que se originó la vida sólo era medianamente reductora.

El carácter de la atmósfera primitiva es importante en cualquier discusión sobre el origen de la vida, ya que los compuestos orgánicos de los que están formados los seres vivos, no son estables si se encuentran libres en una atmósfera oxidante. Los compuestos orgánicos no se pueden sintetizar abióticamente en nuestra atmósfera oxidante actual, y no son estables si se introducen en ella.

Aparición del oxígeno

En la actualidad, nuestra atmósfera es fuertemente oxidante. Contiene, aproximadamente, un 78% de nitrógeno molecular, 21% de oxígeno libre, 1% de argón y 0,03% de dióxido de carbono. Aunque el tiempo transcurrido para su formación es muy discutido, en algún momento empezó a aparecer una cantidad significativa de oxígeno en la atmósfera reductora primitiva.

La principal fuente de oxígeno es la fotosíntesis. Casi todo el oxígeno producido en la actualidad lo es por cianobacterias (algas verde-azules), algas eucariontes y plantas. Diariamente, estos organismos combinan aproximadamente 400 millones de toneladas de carbono con 70 millones de toneladas de hidrógeno, liberando unos 1100 millones de toneladas de oxígeno. Los océanos son

la principal fuente de oxígeno. Casi todo el oxígeno que se produce hoy es consumido por los organismos al oxidar su alimento en dióxido de carbono; si no ocurriera esto, la cantidad de oxígeno en la atmósfera se duplicaría en unos 3000 años. Ya que las cianobacterias fósiles del Precámbrico son semejantes a las actuales, parece probable que la mayor parte del oxígeno de la atmósfera primitiva se hubiese producido fotosintéticamente.

EVOLUCIÓN QUÍMICA

FUENTES DE ENERGÍA

Todas las hipótesis actuales sobre el origen de la vida, parten de la premisa de que los diversos compuestos de carbono se fueron acumulando gradualmente sobre la superficie terrestre durante un largo período de evolución química prebiótica.

Si en un recipiente de vidrio cerrado se mezclan los gases de la atmósfera primitiva con metano y amoníaco, y se dejan estar a temperatura ambiente, no reaccionan químicamente entre ellos. Para provocar una reacción química debe aplicarse una fuente continua de **energía libre**, suficiente para sobrepasar las barreras de reacción-activación (el concepto de energía libre se discutirá en la p. 64).

Tabla 3-1

Valores medios de las fuentes de energía que inciden hoy sobre la Tierra

Fuente	Energía (cal/cm ² /año)
Radiación total procedente del Sol	260 000
Infrarrojos (más de 700 nm)	143 000
Visible (350-700 nm)	113 600
Ultravioletas	
250-350 nm	2837
200-250 nm	522
150-200 nm	39
< 150 nm	1,7
Descargas eléctricas	4
Ondas de choque	1,1
Radiactividad (hasta 1 km de profundidad)	0,8
Volcanes	0,13
Radiación cósmica	0,0015

Fuente: Datos tomados de S. L. Miller and L. E. Orgel. *The origins of life on the earth*. Prentice-Hall, Inc., Englewood Cliffs, NJ, 1974.

El Sol es, con mucho, la fuente de energía libre más poderosa para la Tierra. Cada año, cada centímetro cuadrado de la superficie terrestre recibe un promedio de 260 000 calorías de energía radiante. El modo en que se distribuye esta energía entre las regiones infrarroja, visible y ultravioleta del espectro se muestra en la Tabla 3-1. Algunos investigadores han sugerido que la vida surgió en grandes nubes de agua y partículas de polvo que rodeaban la primitiva Tierra. Tales partículas podrían haber absorbido una considerable energía de longitudes de onda visible e infrarroja. Puesto que la energía solar utilizable disminuye rápidamente en la región ultravioleta, sólo el 0,2% de la energía total corresponde a longitudes de onda de menos de 200 nm*, que puede ser absorbida por moléculas como el metano, el agua y el amoníaco. Sin embargo, la radiación ultravioleta pudo haber sido una fuente de energía importante para las reacciones fotoquímicas en la atmósfera primitiva.

Las descargas eléctricas podrían haber proporcionado también energía para la evolución química. Aunque la cantidad

total de energía eléctrica liberada por los rayos es pequeña, en comparación con la energía solar, casi toda la energía del rayo sirve para sintetizar compuestos orgánicos en una atmósfera reductora. Un único destello de un rayo, a través de la atmósfera reductora, genera una gran cantidad de materia orgánica. Las tempestades podrían haber sido una de las fuentes de energía más importantes para la síntesis orgánica.

La enorme actividad volcánica de la Tierra primitiva pudo haber sido otra de tales fuentes de energía. Así, una hipótesis sostiene que la vida no se originó en la superficie de la Tierra, sino en las profundidades de los océanos, en las proximidades de los **surgimientos hidrotermales** (p. 807). Se trata de fuentes submarinas de agua caliente, a través de las cuales mana el agua del mar que previamente se ha infiltrado por las grietas del fondo oceánico, acercándose al magma caliente. El agua se sobrecalienta y termina siendo expulsada, al mismo tiempo que transporta una gran variedad de moléculas que se han disuelto en ella a partir de las rocas sobrecalentadas. Entre ellas destacan el sulfuro de hidrógeno, el metano y los iones de hierro y de azufre. Se han descubierto surgimientos hidrotermales submarinos en diversos lugares, aunque parece que eran mucho más abundantes en la Tierra primitiva. Si la vida se originó aquí, estos lugares podrían haber proporcionado refugio a tales

formas vivas mientras el bombardeo de cometas y asteroides disminuía y entonces los océanos sólo se habrían evaporado parcialmente. Resulta sumamente interesante que actualmente existan muchas bacterias termófilas y tiobacterias (bacterias del azufre) que crecen junto a fuentes de agua caliente.

SÍNTESIS PREBIÓTICA DE MOLÉCULAS ORGÁNICAS PEQUEÑAS

Al principio de este capítulo nos hemos referido a la primera simulación de las condiciones de la Tierra primitiva en el laboratorio de Stanley Miller. Miller construyó un aparato dispuesto para que por él circulase una mezcla de metano, hidrógeno, amoníaco y agua, que se sometía a una serie de descargas eléctricas (Figura 3-4). El agua de un matraz hervía para producir vapor, que ayudaba a los gases a circular. Los productos formados con cada una de las descargas eléctricas (que representaban a los rayos), se condensaban y recogían en un tubo con forma de U y en un pequeño matraz (que representaba el océano).

Después de una semana de continuas descargas eléctricas, el agua que contenía los productos fue analizada, y los resultados fueron sorprendentes. Aproximadamente el 15% del carbono que originalmente había en la «atmósfera» reductora se había convertido en compuestos orgánicos que se recogieron en el «océano». El hallazgo más sorprendente fue que se habían sintetizado compuestos relacionados con los seres vivos. Entre ellos, se encontraron cuatro aminoácidos, que aparecen comúnmente en las proteínas, urea y varios ácidos grasos simples.

Podemos apreciar la asombrosa naturaleza de esta síntesis si consideramos que hay miles de compuestos orgánicos conocidos, con estructuras no más complejas que las de los aminoácidos formados. Pero en la síntesis de Miller, la mayoría de las relativamente pocas sustancias formadas eran compuestos que se encuentran en los seres vivos. Esto seguramente no era una coincidencia, y sugiere que la síntesis prebiótica en la Tierra primitiva pudo haber ocurrido bajo condiciones no muy diferentes a las que Miller escogió para su experimento.

* Algunas de las unidades de medida habitualmente empleadas en los estudios de microscopía son los micrómetros, nanómetros y ángstrom: 1 micrómetro (µm) = 0,000001 m (aproximadamente 1/25 000 pulg); 1 nanómetro (nm) = 0,000000001 m; 1 ángstrom (Å) = 0,0000000001 m. Así, 1m = 10³ mm = 10⁶ µm = 10⁹ nm = 10¹⁰ Å. El ángstrom está empezando a dejar de utilizarse.

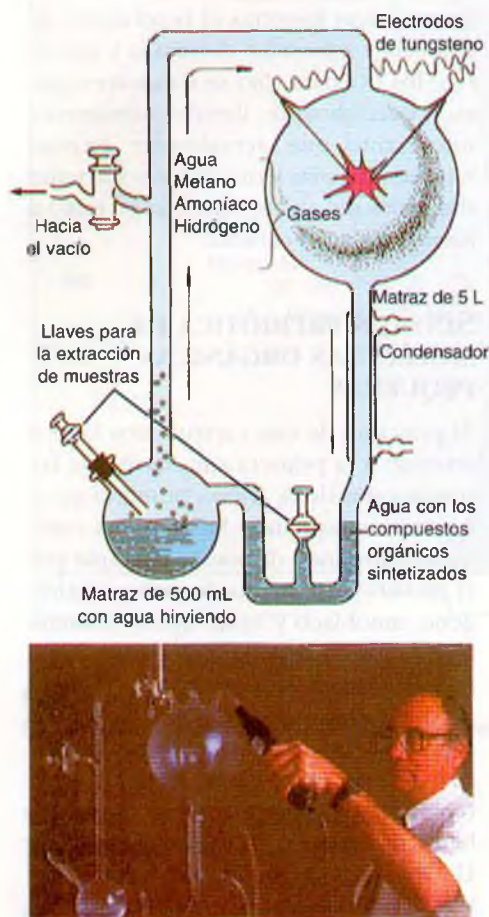


Figura 3-4

El Dr. S. L. Miller con una réplica del aparato que utilizó en sus experimentos de 1953 sobre la síntesis de aminoácidos, a partir de descargas eléctricas en una atmósfera fuertemente reductora.

Los experimentos de Miller han sido criticados al tener en cuenta la opinión, hoy aceptada, de que la atmósfera primitiva fue por completo diferente de la fuertemente reductora, simulada por Miller. Sin embargo, el trabajo de Miller estimuló a otros muchos investigadores para repetir y ampliar su experimento. Pronto se vio que los aminoácidos podían sintetizarse en muchos tipos diferentes de mezclas gaseosas, al ser calentadas (calor volcánico), irradiadas con luz ultravioleta (radiación solar), o sometidas a descargas eléctricas (rayos). Todo lo que se necesita para producir aminoácidos es que la mezcla gaseosa sea reductora y esté sometida a alguna fuente violenta de energía. En otros experimentos se han pasado descargas eléctricas a través de mezclas de monóxido de carbono, nitrógeno y agua, y también se han obtenido aminoácidos y bases nitrogenadas. Aun-

que las tasas de reacción son mucho más lentas que en las atmósferas que contenían metano y amoníaco, y los resultados obtenidos son comparativamente más pobres, estos experimentos apoyan la hipótesis de que los comienzos químicos de la vida pudieron ocurrir en atmósferas sólo medianamente reductoras. No obstante, la necesaria presencia de amoníaco y metano conduce a suponer que debieron aparecer con los bombardeos de cometas y meteoritos o bien que se sintetizaron en las proximidades de los surgimientos hidrotermales.

Así pues, los experimentos de muchos científicos han demostrado que se forman moléculas intermedias muy reactivas, como por ejemplo el ácido cianhídrico, el formaldehído o el cianoacetileno, cuando se somete una mezcla reductora de gases a una fuente de energía fuerte. Estos compuestos reaccionan con el agua y el amoníaco o el nitrógeno para formar moléculas orgánicas más complicadas, como aminoácidos, ácidos grasos, urea, aldehídos, azúcares y bases púricas y pirimidínicas; por tanto, todos los pilares elementales para la síntesis de los compuestos orgánicos más complejos de la materia viva.

FORMACIÓN DE POLÍMEROS

Necesidad de la concentración

El siguiente estado en la evolución química implica la condensación de los aminoácidos, bases púricas y pirimidínicas y azúcares para formar moléculas más grandes, lo que da lugar a la formación de proteínas y ácidos nucleicos. Dichas condensaciones no ocurren fácilmente en las soluciones muy diluidas, porque la presencia de un exceso de agua tiende a desviar las reacciones hacia la descomposición (hidrólisis). Aunque el océano primitivo haya sido llamado *sopa primordial*, probablemente estaba bastante diluido, conteniendo material orgánico en una concentración de entre una décima y una tercera parte de la de un caldo de pollo, aproximadamente.

La síntesis prebiótica debió ocurrir en regiones concretas donde la concentración fuese mayor. La violenta meteorología de la Tierra primitiva podría haber originado unas grandes tormentas de polvo, y los impactos de los asteroides

también podrían haber elevado grandes cantidades de polvo hacia la atmósfera. Las partículas de polvo podían haberse convertido en focos para la formación de pequeñas gotas de agua. La concentración de sales en tales partículas podía haber sido elevada, proporcionando un medio concentrado en el que se pueden producir muchas reacciones químicas. Existe una hipótesis alternativa según la cual, es posible que la superficie de la Tierra estuviese demasiado caliente como para estar ocupada por los océanos, pero no tanto como para no estar húmeda. De forma que habría un clima de lluvias constantes y evaporación rápida. El resultado de todo esto habría sido que la superficie de la Tierra habría estado cubierta por moléculas orgánicas formando una «espuma maravillosa». Las moléculas prebióticas debieron haberse concentrado por adsorción en la superficie de las arcillas y de otros minerales. La arcilla tiene la capacidad de concentrar y condensar grandes cantidades de moléculas orgánicas. La superficie de la piritita de hierro (FeS_2) también se ha sugerido como un sitio adecuado para la evolución de los procesos bioquímicos. La superficie de la piritita está cargada positivamente, por lo que atrae una gran variedad de iones negativos, que pueden ir cubriendo la superficie. Además, la piritita es muy abundante alrededor de los surgimientos hidrotermales, lo que estaría a favor de la hipótesis de los surgimientos hidrotermales como lugares en los que se originó la vida.

Condensaciones térmicas

La mayoría de las polimerizaciones biológicas son reacciones de condensación (deshidratación), es decir, los monómeros se unen entre sí por eliminación de agua (p. 24). En los seres vivos, las reacciones de condensación siempre tienen lugar en un medio acuoso (celular) en presencia de las enzimas adecuadas. Sin las enzimas y la energía aportada por el ATP, las macromoléculas de los seres vivos (proteínas y ácidos nucleicos) pronto se fragmentan en los monómeros de los que se componen.

Una de las formas en las que podrían haber ocurrido las reacciones de deshidratación en las condiciones de la Tierra primitiva, sin enzimas, sería mediante



Figura 3-5

Micrografía electrónica de microesferas proteinoides. Estos cuerpos, de aspecto similar al de algunas proteínas, pueden producirse en el laboratorio a partir de poliaminoácidos, y pueden representar formas precelulares. Tienen una ultraestructura interna definida. ($\times 1700$).

condensación térmica. La deshidratación más sencilla se produce mediante la expulsión de agua de los sólidos por calentamiento directo. Por ejemplo, si una mezcla de los 20 aminoácidos se calienta a 180°C , se obtiene una considerable producción de polipéptidos.

El científico americano Sidney Fox ha estudiado intensamente la síntesis térmica de polipéptidos para formar «proteínoides». Demostró que calentando mezclas secas de aminoácidos y mezclando luego los polímeros resultantes con agua se forman unos pequeños cuerpos esféricos. Estas microesferas proteinoides (Figura 3-5) poseen ciertas características de los seres vivos. No exceden de $2\ \mu\text{m}$ de diámetro y son comparables en tamaño y forma a las bacterias esféricas. Sus paredes externas parecen tener una doble capa, y muestran propiedades osmóticas y de difusión selectivas. Pueden crecer por acrecimiento o proliferar por gemación como las bacterias. No hay modo de saber si los proteinoides han sido antepasados de las primeras células o si en realidad sólo son interesantes «productos de laboratorio químico». Debieron formarse bajo condiciones que únicamente se darían en los volcanes. Los polímeros

orgánicos posiblemente tuvieron que condensarse sobre o dentro de los volcanes y entonces, humedecidos por la lluvia o por el rocío, reaccionarían después, en disolución, para formar polipéptidos y polinucleótidos.

ORIGEN DE LOS SERES VIVOS

Ahora, a partir del registro fósil, tenemos pruebas de que la vida ya existía hace 3800 millones de años; sin embargo, el origen del primer ser vivo puede estimarse en aproximadamente 4000 millones de años. Los primeros organismos vivos fueron protocélulas: unidades autónomas limitadas por membranas, con una organización funcional compleja que permitía la actividad esencial de la autorreproducción. Los sistemas químicos primitivos que hemos descrito carecen de esta propiedad fundamental. El principal problema para comprender el origen de la vida es entender cómo los sistemas químicos primitivos pudieron haberse organizado en forma de células vivas, autónomas y capaces de autorreproducirse.

Como hemos visto, en la Tierra primitiva una larga evolución química produjo varios componentes moleculares de los seres vivos. En un estado posterior de la evolución, los ácidos nucleicos (DNA y RNA) empezaron a funcionar como sistemas genéticos simples que controlaban la síntesis de proteínas, especialmente enzimas. Sin embargo esto conduce a la desconcertante paradoja del huevo y la gallina: (1) ¿cómo pudieron aparecer los ácidos nucleicos sin enzimas que los sintetizaran?, y (2) ¿cómo pudieron evolucionar las enzimas sin ácidos nucleicos que controlasen su síntesis? Estas preguntas se basan en la aceptación de un dogma, admitido desde hace mucho tiempo, según el cual sólo las proteínas pueden actuar como enzimas. Startling presentó en los años 80 alguna evidencia de que, en algunas circunstancias, el RNA puede tener actividad catalítica.

Los RNA con actividad catalítica (ribozimas) pueden funcionar como mediadores en el proceso de formación del RNA mensajero, actuando a nivel de los intrones (p. 143), y pueden catalizar la formación de enlaces peptídicos. Una buena evidencia de ello es que la transcripción del mRNA por los ribosomas (p.

144) es catalizada por su propio RNA, no por sus proteínas.

Por lo tanto, las primeras enzimas podrían haber sido RNA, y las primeras moléculas que pudieron autorreplicarse también pudieron ser de RNA. Diversos investigadores denominan a esto «el mundo del RNA». Por tanto, las enzimas más primitivas pudieron haber sido RNA. Sin embargo, las proteínas tienen varias ventajas importantes sobre el RNA como catalizadores, y las primeras protocélulas con enzimas proteicas pudieron haber tenido una poderosa ventaja selectiva sobre las que sólo tenían RNA. No obstante, las proteínas presentan algunas ventajas importantes como catalizadores en comparación con el RNA, y el DNA es una molécula transportadora de la información genética mucho más estable. Las primeras protocélulas con enzimas proteicas y DNA, podrían haber tenido una importante ventaja selectiva con respecto a las que sólo poseían RNA.

Una vez alcanzado este estado de organización, la selección natural (p. 18) comenzó a actuar sobre estos primitivos sistemas autorreplicantes. Este fue un momento crítico. Antes de este estado, la biogénesis estaba dirigida por las condiciones ambientales favorables en la Tierra primitiva y por la naturaleza de los mismos elementos reaccionantes. Cuando los sistemas autorreplicantes comenzaron a responder a las fuerzas de la selección natural, fue cuando empezaron a evolucionar. Los sistemas que se replicaban más rápidamente y los más ventajosos, se vieron favorecidos y se replicaron incluso más aprisa. En resumen, sólo sobrevivieron las formas más eficientes. A partir de esto se desarrolló el código genético y la síntesis de proteínas quedó totalmente dirigida por él. A partir de este momento, este sistema podría considerarse vivo, y representa el ancestro común de todos los seres vivos.

ORIGEN DEL METABOLISMO

Actualmente, las células vivas son sistemas organizados que poseen secuencias de reacciones, complejas y muy organizadas, mediadas por enzimas. ¿Cómo se han desarrollado estos esquemas metabólicos sumamente complejos?

Los organismos que dependen para su alimentación de moléculas nutrientes, que no han sintetizado ellos mismos, son

llamados **heterótrofos** (G. *heteros*, otros + *trophos*, alimentarse), mientras que los que sintetizan su alimento a partir de materiales inorgánicos, usando la luz u otra fuente de energía, son llamados **autótrofos** (G. *autos*, el mismo + *trophos*, alimentarse) (Figura 3-6). A veces se citan los microorganismos primitivos como **heterótrofos primarios**, porque existieron antes de que hubiera autótrofos. Probablemente eran organismos anaerobios con aspecto de bacterias, semejantes al actual *Clostridium*, y obtenían todos sus nutrientes directamente del ambiente. La evolución química ya había aportado cantidades generosas de nutrientes en la sopa prebiótica. La síntesis de sus propios compuestos no representaba ni una ventaja ni una necesidad para los organismos más primitivos, mientras estos compuestos estuvieran libremente disponibles en el medio.

Cuando ciertos nutrientes esenciales se agotaron o fueron insuficientes, probablemente debido a un aumento del número de organismos que se alimentaban de ellos, ciertas protocélulas debieron adquirir la facultad de convertir una sustancia precursora en el compuesto que necesitaban, lo que obviamente representaba una gran ventaja con respecto a las que carecían de esta capacidad. Dichas protocélulas resultaron seleccionadas, sobrevivieron y prosperaron. Debido a que esta situación se repitió sucesivas veces, surgieron largas secuencias de reacciones.

Presentamos aquí la opinión tradicional de que los primeros organismos fueron heterótrofos primarios. Este concepto ha sido cuestionado por Carl Woese, que encuentra más fácil creer en agregados moleculares asociados a membranas, capaces de absorber la energía de la luz visible y convertirla, con una determinada eficacia, en energía química. Así, los primeros organismos pudieron haber sido autótrofos. Woese también ha rechazado la noción de que el metabolismo ha ido evolucionando paso a paso, sugiriendo, que el «metabolismo» primitivo pudo constar de numerosas reacciones químicas catalizadas por cofactores no proteínicos (sustancias necesarias para el funcionamiento de muchas enzimas proteicas en las células). Esos cofactores también pudieron haber estado asociados con membranas.



Figura 3-6

Un koala, un heterótrofo que se alimenta de hojas de eucalipto, un autótrofo. Todos los heterótrofos dependen para su nutrición, directa o indirectamente, de los autótrofos, que captan la energía del Sol para sintetizar sus propios nutrientes.

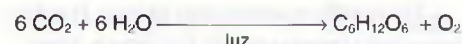
Generalmente, se necesita una enzima para catalizar cada una de esas reacciones. Así, cuando decimos que las primitivas protocélulas desarrollaron una secuencia de reacciones como las que hemos descrito (A está formada a partir de B; B, a partir de C, y así sucesivamente), en realidad estamos aceptando que aparecieron las enzimas apropiadas para catalizar dichas reacciones. Las numerosas enzimas del metabolismo celular aparecieron cuando las células fueron capaces de utilizar las proteínas para las funciones catalíticas, y con ello adquirieron una ventaja selectiva. No se necesitó ninguna planificación; los resultados se alcanzaron a través de la selección natural.

APARICIÓN DE LA FOTOSÍNTESIS Y DEL METABOLISMO OXIDATIVO

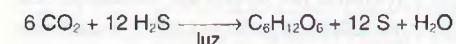
Finalmente se consumieron casi todos los nutrientes de la sopa prebiótica ricos en energía utilizable. Esto llevó a la siguiente etapa de la evolución bioquímica: el uso de la radiación solar, fácil de obtener, para proporcionar la energía metabólica. Es bastante fácil apreciar las ventajas que los organismos autótrofos tenían

con respecto a los heterótrofos primarios, en una época en la que aumentó la escasez de moléculas nutrientes.

En la fotosíntesis, la fuente de hidrógeno es el agua, que se utiliza para reducir el dióxido de carbono a azúcares (es decir, añadiéndole hidrógeno) liberándose oxígeno:



Esta ecuación resume las numerosas reacciones conocidas que se producen durante el proceso de la fotosíntesis. Es indudable que estas reacciones no aparecieron todas desde el principio, y probablemente, otros compuestos reductores, como el sulfuro de hidrógeno (H_2S) fueron los primeros donantes de electrones, y no el H_2O .



Más tarde, cuando el sulfuro de hidrógeno y otros agentes reductores, excepto el agua, se agotaron, apareció la fotosíntesis. Esto pudo haber ocurrido hace 3500 millones de años. Gradualmente empezó a acumularse el oxígeno en la atmósfera. Cuando el oxígeno atmosférico alcanzó aproximadamente el 1% del nivel actual, empezó a acumularse ozono

y sirvió como pantalla contra la radiación ultravioleta. Entonces las superficies terrestre y acuática pudieron ser ocupadas, y la producción de oxígeno probablemente se incrementó de un modo brusco.

Pero en esta importante coyuntura, la acumulación de oxígeno en la atmósfera empezó a interferir con el metabolismo celular, que hasta este momento había evolucionado bajo condiciones estrictamente reductoras. A medida que la atmósfera reductora cambiaba lentamente a oxidante, apareció un tipo de metabolismo, nuevo y muy eficaz: el **metabolismo oxidativo (aerobio)**. Al usar el oxígeno disponible como último aceptor de electrones (p. 73) y oxidar totalmente la glucosa a dióxido de carbono y agua, se pudo recuperar gran parte de la energía de enlace almacenada durante la fotosíntesis. La mayor parte de las formas vivientes se volvieron completamente dependientes del metabolismo oxidativo.

LA VIDA PRECÁMBRICA

Tal como se ha representado en la contracubierta de este libro, el Precámbrico abarcó el tiempo geológico anterior al comienzo del Cámbrico, hace 570-600 millones de años. Al comienzo del Cámbrico, la mayoría de los principales filos de animales invertebrados había hecho su aparición en unos pocos millones de años.

Esto se conoce con el nombre de «explosión cámbrica», debido a que los depósitos fosilíferos anteriores a este período son raros y están casi totalmente desprovistos de cualquier otra cosa más compleja que bacterias unicelulares. Ahora sabemos que la aparente escasez de fósiles precámbricos se debe a que habían pasado desapercibidos por su tamaño microscópico. ¿Qué formas de vida existieron sobre la Tierra antes del estallido de la actividad evolutiva al principio del Cámbrico, y qué organismos fueron responsables del cambio trascendental de una atmósfera reductora a una oxidante?

LOS PROCARIONTES Y LA ÉPOCA DE LAS CIANOBACTERIAS (ALGAS VERDE-AZULES)

Los organismos primitivos con aspecto de bacterias proliferaron y dieron lugar a

una gran variedad de formas bacterianas, algunas de las cuales fueron capaces de realizar la fotosíntesis. Hace unos 3000 millones de años, surgieron a partir de éstas las **cianobacterias**, que desprenden oxígeno.

El nombre «algas» es engañoso, porque sugiere una relación de parentesco con las algas eucariontes, y muchos científicos prefieren el nombre de «cianobacterias» en lugar del de «algas verde-azules». Estos fueron los organismos responsables de la producción del oxígeno liberado inicialmente en la atmósfera. Los estudios sobre las reacciones bioquímicas en las cianobacterias actuales sugieren que habrían evolucionado en una época en la que la concentración de oxígeno estaba cambiando. Por ejemplo, aunque pueden tolerar la concentración del oxígeno en la atmósfera (21%) la concentración óptima para la mayoría de sus reacciones metabólicas es de sólo un 10%.

Las bacterias se denominan **procariontes**, lo que literalmente significa «antes del núcleo». Contienen un único cromosoma, compuesto de una gran molécula de DNA, que no está en el interior de un núcleo limitado por membrana, sino que se encuentra en una región nuclear, o **nucleoide**. El DNA no está asociado a proteínas histonas y los procariontes carecen de orgánulos membranosos como las mitocondrias, plastos, aparato de Golgi o el retículo endoplásmico (Capítulo 4). Durante la división celular, el nucleoide se divide y el DNA se duplica y se distribuye entre las células hijas. En los procariontes, los cromosomas no se «organizan» y no se produce una división cromosómica (mitosis) como la que se da en los animales, los hongos y las plantas.

Las bacterias, y en especial las cianobacterias, dominaron los océanos sin competidores durante 1500 a 2000 millones de años. Las cianobacterias alcanzaron la cumbre de su éxito hace aproximadamente 1000 millones de años, cuando las formas filamentosas formaron grandes masas flotantes sobre la superficie oceánica. Este largo período de domi-

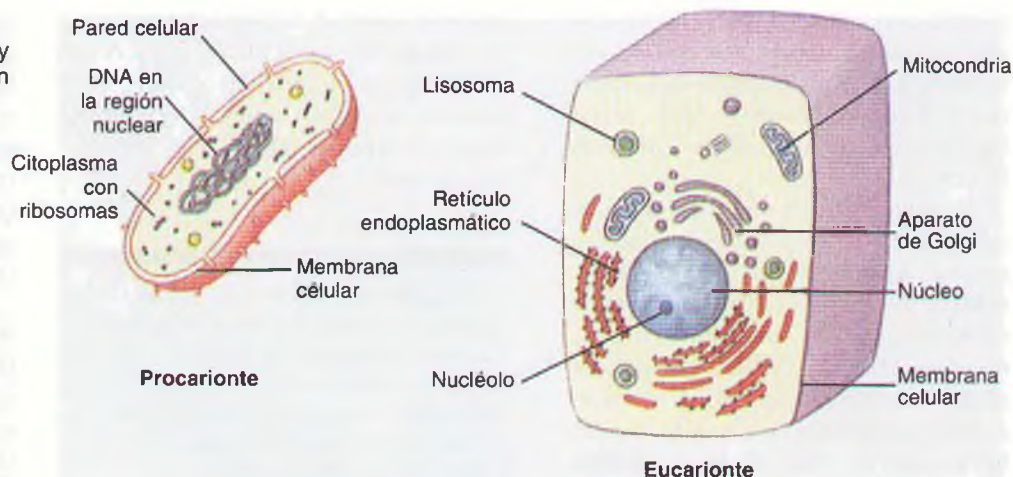
nio de las cianobacterias abarcó aproximadamente dos tercios de la historia de la vida, y se ha llamado con razón la «época de las algas verde-azules». Las bacterias y las cianobacterias son tan diferentes de otros seres vivos que evolucionaron posteriormente, que se han situado en un reino independiente, el reino Monera.

Sin embargo, recientemente, Carl Woese y sus colegas de la Universidad de Illinois han descubierto que los procariontes realmente comprenden dos líneas evolutivas diferentes: las eubacterias (Eubacteria) (bacterias «verdaderas») y las arqueobacterias (Archaeobacteria). Aunque estos dos grupos de bacterias parecen muy semejantes cuando se observan con el microscopio electrónico, bioquímicamente son diferentes. Las paredes celulares de las arqueobacterias no contienen ácido murámico, que sí poseen las demás bacterias, y hay diferencias fundamentales en su metabolismo. Pero la prueba más tajante para diferenciar esos dos grupos procede del uso de uno de los instrumentos más nuevos y poderosos de que disponen los investigadores de los procesos evolutivos: las técnicas de secuenciación molecular (véase nota en

La secuenciación molecular parece el enfoque y método más adecuado para poner de manifiesto las genealogías de algunas formas vivas muy antiguas. Las secuencias de nucleótidos en el DNA de los genes de un organismo son un «registro» de sus relaciones filogenéticas, porque cada gen actual es una copia evolucionada de otro que existió hace millones, incluso miles de millones, de años. Los genes se alteran por mutaciones a través de los tiempos, pero los vestigios del gen original generalmente persisten. Mediante el empleo de técnicas modernas, se puede determinar la secuencia de nucleótidos en una molécula de DNA completa o en segmentos cortos de ella. Cuando se comparan genes para una misma función en dos organismos diferentes, la amplitud de su diferencia es proporcional al tiempo transcurrido, puesto que los dos se separaron a partir de un antepasado común. También pueden realizarse comparaciones de este tipo con algunos tipos de RNA y con algunas proteínas.

Figura 3-7

Comparación de las células procariontes y eucariontes. La célula procarionte tiene un tamaño de aproximadamente la décima parte del de la eucarionte.



página anterior). Woese encontró que, en las arqueobacterias, la secuencia de bases en un tipo de RNA, el RNA ribosómico, es totalmente diferente a la del resto de las bacterias, así como a la de los eucariontes (véase el epígrafe siguiente). Woese cree que las arqueobacterias son tan diferentes de las bacterias verdaderas, que deben considerarse como un reino aparte: el reino Archaeobacteria. Los Monera deberían entonces incluir sólo a las bacterias verdaderas.

Finalmente, Rivera y Lake (1992) han señalado que un grupo de arqueobacterias, los eocitos, comparten un antecesor común con los eucariontes (véase el epígrafe siguiente). Si esta afirmación queda demostrada en otros trabajos, los eocitos representarían un tercer grupo de procariontes y no podrían mantenerse junto a las arqueobacterias.

APARICIÓN DE LOS EUCARIONTES

Los **eucariontes** (organismos con «núcleo verdadero»; Figura 3-7) tienen células con núcleos rodeados por una membrana, en los que se encuentran los **chromosomas**, que están compuestos por **chromatina**. A diferencia de los cromosomas de los procariontes, la cromatina está formada, además de por DNA, por unas proteínas llamadas **histonas** y por RNA. Los cromosomas, tanto los de los procariontes como los de los eucariontes, contienen algunas proteínas no histonas. Generalmente, los cromosomas de los eucariontes son más grandes que los de los procariontes, contienen mucho más DNA y, normalmente, se dividen por

alguna forma de mitosis. Dentro de las células hay numerosos orgánulos membranosos, como las mitocondrias, en las que se encuentran las enzimas necesarias para el metabolismo oxidativo. Los protistas (protozoos y algas), hongos, plantas superiores y los animales pluricelulares están constituidos a base de células

eucariontes. Hay evidencias fósiles de que los eucariontes unicelulares aparecieron hace al menos 1500 millones de años (Figura 3-8).

Los procariontes y los eucariontes se diferencian netamente entre sí (Figura 3-7) y representan, claramente, una marcada dicotomía en el proceso evolutivo.

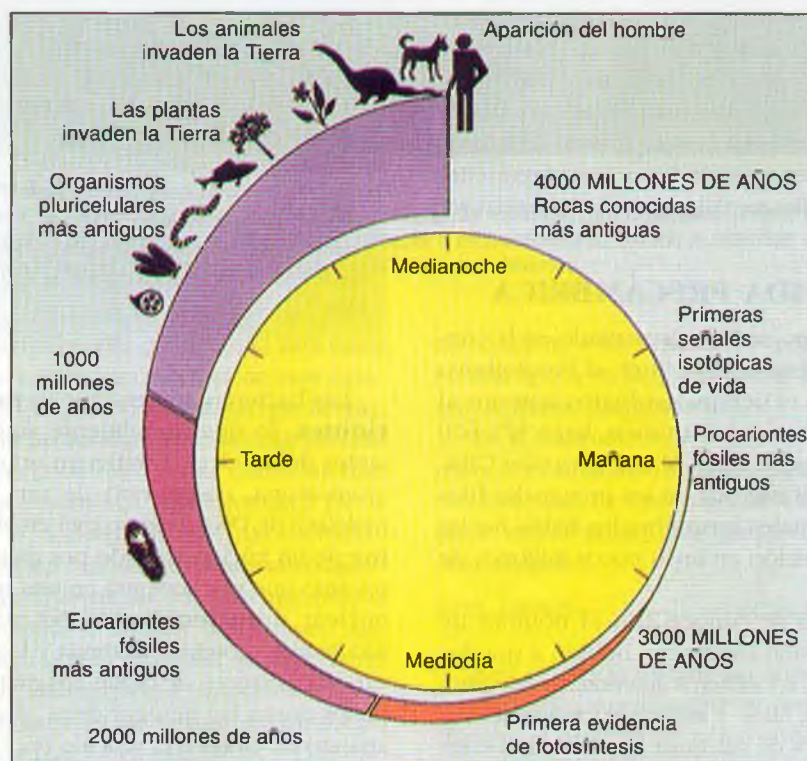


Figura 3-8

El reloj biológico del tiempo. Hace 1000 millones de segundos era 1961, y la mayoría de los estudiantes que actualmente están utilizando este libro aún no habían nacido. Hace 1000 millones de minutos se producía la caída del Imperio Romano. Hace 1000 millones de horas vivía el hombre de Neanderthal. Hace 1000 millones de días los primeros homínidos caminaban erguidos por la Tierra. Hace 1000 millones de meses los dinosaurios alcanzaron el clímax de su radiación. Hace 1000 millones de años no había ninguna criatura caminando sobre la superficie de la Tierra.

La dominancia de los eucariontes produjo una rápida disminución en la abundancia de las cianobacterias, en cuanto los eucariontes empezaron a proliferar y a alimentarse de ellas.

¿Por qué tuvieron tanto éxito los eucariontes? Probablemente, debido a que desarrollaron un importante proceso que facilitó la evolución rápida: el sexo. El sexo proporciona una gran variabilidad genética en las poblaciones, al combinarse los genes de los individuos que se aparean. Por medio de la conservación de las variantes genéticas favorables, la selección natural estimula el cambio evolutivo rápido (p. 170). Los procariontes se propagan de modo eficaz, pero sus mecanismos de intercambio de genes sólo actúan en algunos casos, faltando la recombinación genética sistemática, característica de la reproducción sexual.

La complejidad de la organización de los eucariontes es mucho mayor que la de los procariontes, de modo que es difícil ver cómo un eucarionte puede haber surgido de algún procarionte conocido. La bióloga americana Lynn Margulis y otros han sugerido que los eucariontes, de hecho, no han surgido de algún procarionte único, sino que se originaron de la simbiosis («vida en común») de dos o más tipos diferentes. Los núcleos, plastos y mitocondrias poseen genes capaces de codificar RNA ribosómico y si se compara la secuencia de bases de estos genes, se puede apreciar que los DNA del núcleo, de los plastos y de las mitocondrias, representan los de diferentes

estirpes evolutivas. Evolutivamente, los plastos parecen estar próximos a las cianobacterias, y las mitocondrias parecen estar próximas a otro tipo de bacterias (las bacterias púrpuras), lo que parece estar en concordancia con la hipótesis simbiótica sobre el origen de los eucariontes. Las mitocondrias contienen las enzimas del metabolismo oxidativo, y los plastos (un plasto con clorofila es un cloroplasto) llevan a cabo la fotosíntesis. Es fácil comprender que una célula hospedadora que fuese capaz de acomodar a tales huéspedes en su citoplasma, habría tenido enormes ventajas competitivas.

Los eucariontes pueden haberse originado más de una vez. Es indudable que los primeros eucariontes fueron unicelulares, y muchos fueron autótrofos fotosintéticos. Algunos de éstos perdieron su

Además de afirmar que las mitocondrias y los plastos se han originado a partir de simbioses bacterianas, Lynn Margulis supone que, en los eucariontes, los flagelos y cilios (estructuras locomotoras) e incluso el huso mitótico, proceden de algún tipo de bacterias parecido a espiroquetas. Esta autora sugiere, además, que tal asociación (la espiroqueta con su nuevo hospedador celular) fue la que hizo posible la evolución de la mitosis. La afirmación de Margulis de que los orgánulos celulares se formaron a partir de la unión de células ancestrales, en la actualidad es aceptada por la mayoría de los biólogos.

capacidad fotosintética y se hicieron heterótrofos, alimentándose de los autótrofos y de los procariontes. A medida que las cianobacterias fueron esquiladas, sus densos y entretreídos filamentos empezaron a clarear, dejando espacio para otras especies. Aparecieron los carnívoros, que se alimentaron de los herbívoros. Pronto se estableció un ecosistema equilibrado de carnívoros, herbívoros y productores primarios. Esto era ideal para la diversificación evolutiva. Por los espacios libres pastaban los herbívoros fomentando una gran diversidad entre los productores que, a su vez, promovían la evolución de consumidores nuevos y más especializados. Se desarrolló una pirámide ecológica con los carnívoros en el vértice.

La explosión de actividad evolutiva que se produjo al acabar el período Precámbrico e iniciarse el Cámbrico, no tuvo precedentes similares y nada parecido ha ocurrido desde entonces. Prácticamente todos los filos de animales y plantas aparecieron y se establecieron durante un período de tiempo relativamente breve, de unos pocos millones de años. Algunos investigadores sostienen la hipótesis de que una explicación a la «explosión cámbrica» podría encontrarse en que la acumulación de oxígeno en la atmósfera alcanzó un cierto umbral. Los animales pluricelulares grandes necesitan tener un metabolismo oxidativo sumamente eficaz, que no podría sostenerse en un ambiente en el que la concentración de oxígeno resultase limitante.

Resumen

Hay una notable uniformidad en los componentes químicos que constituyen los seres vivos, y en su metabolismo celular; esto sugiere que la vida en la Tierra puede haber tenido un origen común. Antiguamente, se creía que, cuando las condiciones eran favorables, la vida podía surgir de manera espontánea. Unos 60 años después de que Louis Pasteur echase por tierra la creencia en la generación espontánea, A. I. Oparin y J. B. S. Haldane sugirieron un largo proceso de «evolución molecular abiogénica» sobre la Tierra, durante el cual se fueron acumulando lentamente moléculas orgánicas hasta formar una «sopa primordial». La atmósfera de esta Tierra primitiva era reductora, y no había nada de oxí-

geno libre, o había muy poco. La radiación ultravioleta, las descargas eléctricas de los rayos o los surgimientos hidrotermales, proporcionaron la energía necesaria para la formación de moléculas orgánicas. Mediante experimentos sencillos, pero ingeniosos, Stanley Miller y Harold Urey demostraron que la hipótesis de Oparin-Haldane podría ser cierta. Algunos descubrimientos posteriores han puesto de manifiesto que, probablemente, la atmósfera sólo era medianamente reductora. La concentración necesaria para que se pudiesen producir grandes moléculas por condensación pudo haber ocurrido en superficies húmedas, partículas de arcilla, piritas de hierro o bajo otras condiciones. El RNA podría

haber sido la biomolécula primordial, cumpliendo dos importantes funciones, la codificación genética y la actuación como enzima. Cuando los sistemas autorreplicativos respondieron a las fuerzas de la selección natural, la evolución actuó más rápidamente.

Los primeros organismos fueron heterótrofos primarios, que vivían de la energía almacenada en las moléculas disueltas en la «sopa primordial». A medida que dichas moléculas fueron agotándose, los autótrofos adquirieron una gran ventaja selectiva. El oxígeno molecular empezó a acumularse en la atmósfera, como producto final de la fotosíntesis y, finalmente, la atmósfera se hizo oxidante. Los organismos responsables de

esto fueron, al parecer, las cianobacterias. Todas las bacterias son procariontes, organismos que carecen de membrana nuclear y de otros orgánulos citoplasmáticos. Los procariontes forman dos grupos genéticamente distintos, que algunos piensan que deberían

considerarse como reinos separados, Archaeobacteria y Monera.

Aparentemente, los eucariontes surgieron a partir de uniones simbióticas de dos o más tipos de procariontes. Los eucariontes tienen la mayor parte de su material genético (DNA) incluido

en un núcleo rodeado de una membrana, y poseen mitocondrias y, en algunos casos plastos. Entre los eucariontes se incluyen las algas, hongos, plantas y animales. Su éxito evolutivo se debe, en gran parte, a la variabilidad conseguida gracias a la reproducción sexual.

Cuestionario

1. A la vista de los experimentos de Louis Pasteur y Stanley Miller descritos en el presente capítulo, explique en cada caso qué es lo que constituye: observaciones, hipótesis, deducción, predicción, datos, control. (El método científico se ha descrito en la p. 12.)
2. ¿Cuál era la composición de la atmósfera de la Tierra en la época en que se originó la vida y en qué se diferencia de la atmósfera actual?
3. Nombre tres fuentes de energía diferentes que habrían podido producir las reacciones de formación de compuestos orgánicos en la Tierra primitiva.
4. Explique el significado de los experimentos de Miller-Urey.
5. ¿Cuáles son los diversos mecanismos mediante los cuales las moléculas orgánicas pudieron haberse concentrado en la fase prebiótica, de tal modo que pudieran producirse nuevas reacciones?
6. Diferencie los siguientes tipos de organismos: heterótrofos primarios, autótrofos y heterótrofos secundarios.
7. ¿Cuál es el origen del oxígeno en la atmósfera actual y cuál es su significado metabólico para la mayoría de los organismos vivos actuales?
8. Diferencie los procariontes y los eucariontes, de la manera más completa posible.
9. Describa el punto de vista de Margulis sobre el origen de los eucariontes a partir de los procariontes.
10. ¿Qué fue la «explosión cámbrica» y cómo debió ocurrir?

Bibliografía

- Conway, Morris, S. 1993. The fossil record and the early evolution of the Metazoa. *Nature* **361**:219-225. *Una importante recopilación, que relaciona las evidencias paleontológicas y moleculares.*
- Gesteland, R. F., and J. F. Atkins, editors. 1993. The RNA world. Cold Spring Harbor, New York, Cold Spring Harbor Laboratory Press. *Pone de manifiesto que hubo un período durante el cual el RNA servía tanto como catalizador como para la transmisión de la información genética.*
- Kasting, J. F. 1993 Earth's early atmosphere. *Science* **259**:920-926. *La mayoría de los investigadores sostienen que en la atmósfera de la Tierra primitiva no había oxígeno o había muy poco, y que se produjo un incremento significativo hace aproximadamente 2000 millones de años.*
- Knoll, A. H. 1991. End of the Proterozoic. *Eon. Sci. Am.* **265**:64-73 (Oct.). *Los animales pluricelulares probablemente se originaron una vez que el oxígeno que se iba acumulando en la atmósfera superó un umbral.*
- Margulis, L. 1993. Symbiosis in cell evolution, ed. 2. New York, W. H. Freeman. *Una importante actualización del libro de esta autora sobre este punto de vista.*
- Orgel, L. E. 1994. The origin of life on the earth. *Sci. Am.* **271**:77-83 (Oct.). *Se incrementan las evidencias a favor de la existencia de un mundo de RNA, pero quedan sin respuesta algunas cuestiones importantes.*
- Rivera, M. C., and J. A. Lake. 1992. Evidence that eukaryotes and eocyte prokaryotes are immediate relatives. *Science* **257**:74-76. *Un controvertido trabajo en el que se afirma que los eucariontes podrían tener algún ancestro común con algún grupo de procariontes que se clasifica entre las arqueobacterias.*
- Wainright, P. O., G. Hinkle, M. L. Sogin, and S. L. Stickel. 1993. Monophyletic origins of the Metazoa: an evolutionary link with fungi. *Science* **260**:940-942. *Se presentan algunas evidencias moleculares de que los animales pluricelulares podrían haber tenido un antecesor común más próximo a los hongos, que a las plantas o a otros eucariontes.*
- Waldrop, M. M. 1992. Finding RNA makes protein gives «RNA world» a big boost. *Science* **256**:1396-1397. *Nota sobre el significado del trabajo de Noller et al. (1992, Science **256**: 14-16), en el que se afirma que el RNA ribosómico puede catalizar la formación de enlaces peptídicos, formándose proteínas a partir de ellos.*
- Woese, C. R. 1984. The origin of life. Carolina Biology Readers, no. 13. Burlington, North Carolina. Carolina Biological Supply Company. *Polémica explicación de los puntos de vista del autor; critica los conceptos tradicionales, haciendo un énfasis especial sobre los aspectos más problemáticos.*

4

La célula como unidad de la vida



La fábrica de la vida

Hay un hecho importante para todos los seres vivos: desde las amebas y las algas unicelulares a las ballenas y las secuoyas gigantes, todos los seres vivos están constituidos por un mismo tipo de unidad estructural: la célula. Todos los animales y plantas están compuestos de células y productos celulares. Así, la teoría celular es otro de los grandes conceptos unificadores de la biología.

Las nuevas células proceden de la división de otras células preexistentes, y la actividad de los organismos pluricelulares, como las ballenas, es el resultado de la suma de las actividades de sus células y de sus interacciones. La fuente de energía que sostiene prácticamente todas las actividades vitales es la energía solar, que es captada por

plantas y algas, y es transformada, por medio del proceso fotosintético, en energía química de enlace. Esta energía química es una forma de energía potencial que puede ser liberada cuando se rompen los enlaces químicos; la energía se utiliza para cumplir las necesidades eléctricas, mecánicas y osmóticas de la célula. Finalmente toda la energía se disipa, poco a poco, en forma de calor. Esto está de acuerdo con la segunda ley de la termodinámica, que establece que en la naturaleza hay una tendencia a alcanzar el estado de máximo desorden molecular, o entropía. Así el mayor grado de organización molecular en las células vivas se alcanza y mantiene tan sólo cuando la energía se acumula como sustancia de reserva. ■

EL CONCEPTO DE CÉLULA

Hace más de 300 años, el científico e investigador inglés Robert Hooke, usando un primitivo microscopio compuesto, observó unas cavidades, a modo de «cajitas», en unos cortes de corcho y de hojas. Llamó a esos compartimentos «celdillas» o «células». En los años que siguieron a la primera demostración del notable poder que ejercía el microscopio ante la Royal Society of London en 1663, los biólogos empezaron a reconocer gradualmente que las células eran algo más que simples contenedores llenos de «jugos».

Las células son el edificio de la vida. Incluso las más primitivas son estructuras enormemente complejas, que constituyen las unidades básicas de toda la materia viva. Todos los tejidos y órganos están formados por células. Se ha calculado que en un ser humano hay 60 billones de células que interactúan, y cada una cumple su función concreta en una comunidad organizada. En los organismos unicelulares, todas las funciones vitales se realizan dentro de los confines de un único espacio limitado y microscópico. No hay vida sin células. La idea de que la célula representa la unidad básica, estructural y funcional, de la vida es un importante concepto unificador para la biología.

Con la excepción de algunos huevos, que son las células más grandes (en volumen) que conocemos, las células son pequeñas, y la mayoría invisibles a simple vista. Por tanto, nuestro conocimiento sobre las células avanza de forma paralela a los avances técnicos de los microscopios, en cuanto a su poder de resolución. El microscopista holandés A. van Leeuwenhoek, entre 1673 y 1723, envió a la Royal Society of London una serie de cartas que contenían las descripciones detalladas de numerosos organismos que había observado usando lentes sencillas de alta calidad, que él mismo fabricaba. A principios del siglo XIX, el perfeccionamiento de la estructura de los microscopios permitió a los biólogos ver objetos distanciados entre sí por sólo 1 µm. Este avance fue rápidamente seguido de nuevos descubrimientos que prepararon el fundamento de la **moderna teoría celular**: una teoría que establece que todos los organismos vivos están formados por células.

En 1838, Matthias Schleiden, un botánico alemán, comunicaba que todos los

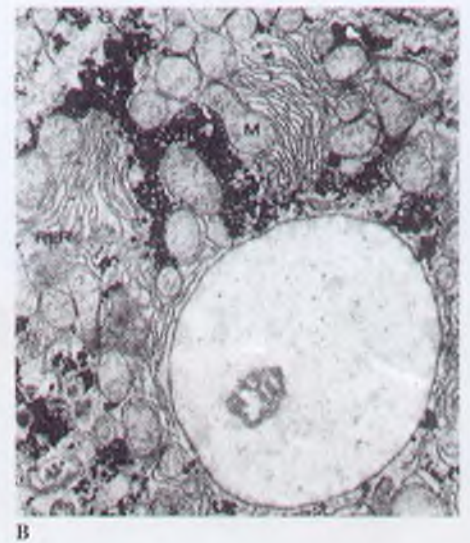
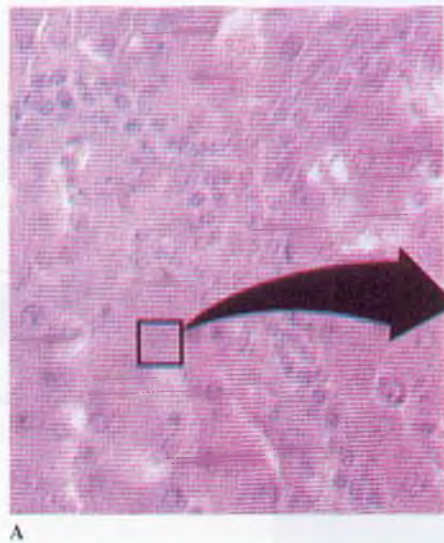


Figura 4-1

Células hepáticas. **A**, Vistas al microscopio lumínico, aproximadamente a 400 aumentos. **B**, Detalle de una de las células, vista al microscopio electrónico, aproximadamente a 5000 aumentos. El campo está dominado por un único núcleo; también pueden verse mitocondrias (**M**), retículo endoplásmico rugoso (**RER**) y gránulos de glucógeno (**G**).

tejidos de las plantas estaban compuestos de células. Un año más tarde, un compatriota suyo, Theodor Schwann, describió las células animales como similares a las de las plantas, algo que se había retardado durante mucho tiempo debido a que las células de los animales están rodeadas únicamente por una membrana plasmática casi invisible, mientras que la pared celular, característica de las células vegetales, era bien distinguible. Por tanto, se considera a Schleiden y Schwann como los autores de la teoría celular unificadora, que inició una nueva era de investigación, muy productiva, sobre la biología celular.

En 1840, J. Purkinje introdujo el término **protoplasma** para describir el contenido celular. Al principio se creyó que el protoplasma era granular, una mezcla gelatinosa con unas propiedades particulares, especiales y difíciles de conocer, propias de todo lo vivo; la célula se veía como una bolsa, llena de una sopa espesa, en la que se encontraba el núcleo. Mas tarde, el interior de la célula se hizo cada vez más visible, a medida que los microscopios se hacían más perfectos, los microtomos mejoraban y se usaban nuevas técnicas de tinción. En lugar de ser una masa granular uniforme, el interior de la célula aparece formado por numerosos **orgánulos celulares**, cada uno de los cuales cumple una función concreta en la vida de la célula. Hoy sabemos que los componentes celulares están estructural y funcional-

mente tan sumamente organizados, que describir su contenido como «protoplasma» es algo parecido a describir el motor de un automóvil como «autoplasma».

¿CÓMO SE ESTUDIAN LAS CÉLULAS?

El microscopio lumínico, con todas sus variantes y modificaciones, ha contribuido a la investigación biológica más que ningún otro instrumento creado por el hombre. Ha sido un poderoso instrumento de investigación durante 300 años y aún continúa siéndolo después de más de 50 años desde la invención del microscopio electrónico. Sin embargo, este último ha aumentado enormemente nuestros conocimientos sobre la organización interna de las células; las modernas técnicas bioquímicas, inmunológicas, físicas y moleculares, han contribuido mucho al aumento de nuestros conocimientos sobre la estructura y fisiología de las células.

El microscopio electrónico utiliza una corriente de alto voltaje para dirigir un chorro de electrones, y hacerlo pasar a través del objeto a examinar. La longitud de onda de los electrones es aproximadamente 0,00001 de la longitud de onda de la luz blanca, lo que hace posible que se puedan alcanzar unos aumentos y una resolución mucho mayores que con el microscopio lumínico (compárense las fotografías A y B de la Figura 4-1). En el

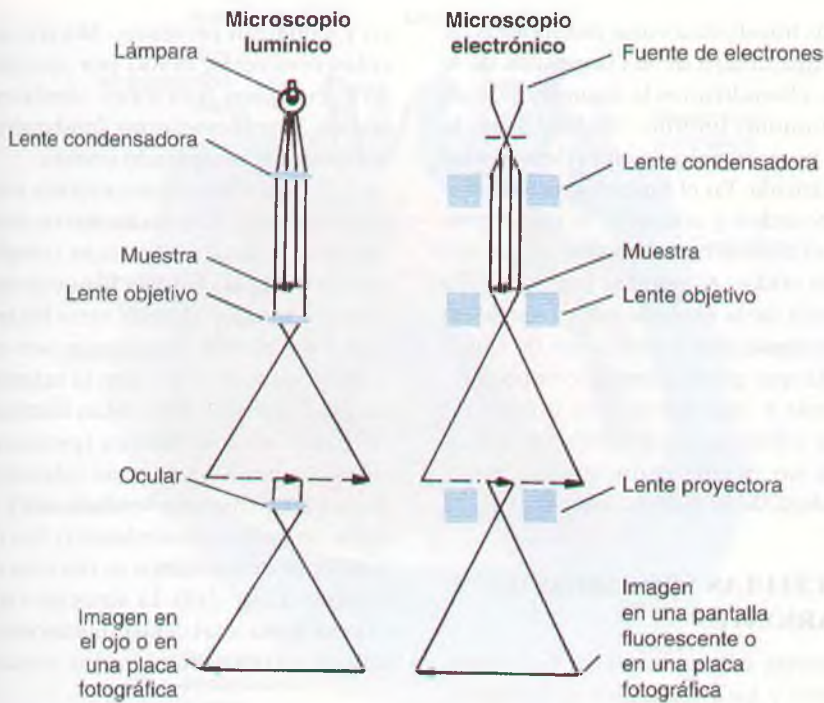


Figura 4-2

Comparación de la marcha de los rayos luminosos a través de los microscopios lumínico y electrónico. Para facilitar la comparación, el esquema del microscopio lumínico se ha invertido respecto a su posición normal, que es con la fuente luminica en la parte inferior y la imagen en la superior. En el microscopio electrónico las lentes están representadas por unos imanes que sirven para enfocar el chorro de electrones.

proceso de preparación para la observación, el material debe cortarse en secciones extraordinariamente finas, y ha de ser tratado con alguna «tinción electrónica» (iones de elementos como osmio, plomo o uranio) para aumentar el contraste entre las diferentes estructuras. Las imágenes se ven en una pantalla de fluorescencia y pueden fotografiarse (Figura 4-2). Debido a que los electrones han de atravesar el ejemplar en estudio antes de llegar a la placa fotográfica, el instrumento se denomina microscopio electrónico de transmisión.

Por el contrario, las muestras preparadas para ser estudiadas con el microscopio electrónico de barrido (scanning) no se cortan y los electrones no las atraviesan. El ejemplar completo es bombardeado con electrones, lo que hace que haya una emisión de electrones secundarios. En la placa fotográfica queda impresa una imagen de apariencia tridimensional. Aunque la capacidad de aumento del microscopio de barrido no es tan grande como la del microscopio de transmisión, nos ha permitido aprender muchas cosas acerca de las estructuras superficiales de células y organismos. En las páginas 106,

663 y 675 se muestran algunas micrografías electrónicas de barrido.

Con la cristalografía de rayos X y la resonancia magnética nuclear (NMR), se ha alcanzado un mayor poder de resolución. Estas técnicas han puesto de manifiesto una gran variedad de formas de las biomoléculas y de formas de relación entre diferentes átomos. Las dos técnicas son bastante complejas, pero la NMR no necesita que las sustancias se purifiquen ni cristalicen, por lo que las moléculas a estudiar pueden observarse en disolución.

Los avances en las técnicas de estudio de las células (citología) no se han limitado al perfeccionamiento de los microscopios, sino que también incluyen nuevos métodos de preparación de tejidos, tinciones para estudio microscópico y las grandes contribuciones de la moderna bioquímica y la biología molecular. Por ejemplo, los diversos orgánulos celulares tienen diferentes densidades, y las células se pueden romper mientras que la mayor parte de los orgánulos permanecen intactos; entonces pueden separarse éstos por centrifugación, según un gradiente de densidad (Figura 4-3) y pueden lograrse unas preparaciones, relati-

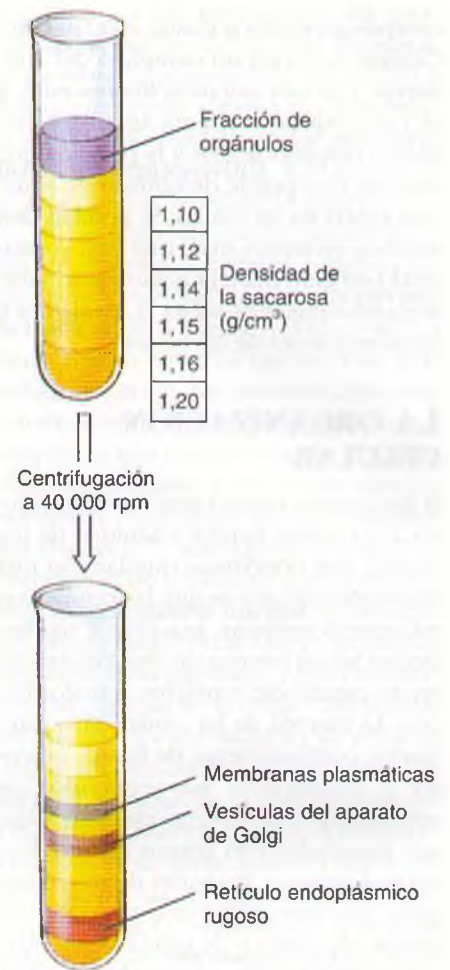


Figura 4-3

Separación de orgánulos celulares por ultracentrifugación según un gradiente de densidades. El gradiente se consigue poniendo una solución de sacarosa en un tubo de centrifugación, al que se añade la mezcla de orgánulos, teniendo la precaución de que ésta quede en la superficie. Se procede a la centrifugación, aproximadamente a 40 000 revoluciones por minuto, durante varias horas, y los orgánulos se van separando unos de otros de acuerdo con sus densidades.

vamente puras, de cada orgánulo. Así pueden estudiarse por separado sus diferentes funciones bioquímicas. De esta manera se extraen y estudian el DNA y varios tipos de RNA. Se pueden obtener muchas enzimas en estado puro y determinar sus características. El uso de isótopos radiactivos ha permitido dilucidar muchas reacciones metabólicas y su curso en la célula. Las modernas técnicas cromatográficas permiten separar sustancias y productos intermediarios químicamente similares. Puede extraerse una proteína concreta de una célula concreta, puede purificarse y se pueden preparar anti-

cuerpos específicos contra ella (p. 679). Cuando se forma un complejo del anticuerpo con una sustancia fluorescente, y el conjunto se usa para teñir células, dicho complejo se une a la proteína que interesa y se puede determinar su situación exacta en las células. Se podrían citar muchos ejemplos más, que han contribuido en gran manera a aumentar nuestros conocimientos sobre la estructura y funcionamiento de las células.

LA ORGANIZACIÓN CELULAR

Si limitásemos nuestro estudio de las células a los cortes fijados y teñidos de los tejidos, nos podríamos quedar con una impresión errónea de que las células son estructuras estáticas, inactivas y rígidas. De hecho, el interior de una célula está en un estado de constante transformación. La mayoría de las células están cambiando continuamente de forma, latiendo y palpitando; sus orgánulos se retuercen y se reagrupan en el citoplasma, mezclados con granos de almidón, gotas de grasa y vesículas de diferentes tipos. Esta descripción es el resultado del estudio de cultivos de células vivas, que se han fotografiado a intervalos y se han grabado en vídeo. Si pudiéramos ver el movimiento del tráfico molecular a través de las «puertas» de la membrana celu-

lar y las transformaciones metabólicas de la energía dentro de los orgánulos de la célula, obtendríamos la impresión de un gran tumulto interno. Sin embargo, la célula no es ningún revoltijo de actividad desordenada. En el funcionamiento celular hay orden y armonía, lo que representa el fenómeno cambiante al que llamamos «vida». Al estudiar esta maravilla dinámica de la evolución a través de un microscopio, nos percatamos de que a medida que gradualmente comprendemos más y más sobre esta unidad de vida, y sobre su funcionamiento, alcanzamos un mayor conocimiento de la naturaleza de la vida misma.

LAS CÉLULAS PROCARIONTES Y EUCARIONTES

La diferente estructura celular en los procariontes y los eucariontes se ha descrito ya (p. 40). Una diferencia fundamental, expresada en sus respectivos nombres, es que los procariontes carecen de la membrana nuclear que poseen todas las células de los eucariontes. Otras diferencias importantes son las que se resumen en la Tabla 4-1.

A pesar de esas diferencias, que son de gran importancia en el estudio de las células, los procariontes y los eucariontes tienen mucho en común. Ambos tienen DNA, usan el mismo código genéti-

co y sintetizan proteínas. Muchas moléculas concretas, como por ejemplo el ATP, cumplen funciones similares en ambos. Estas semejanzas fundamentales implican un antepasado común.

Los organismos procariontes son las bacterias, separadas en los reinos Archaeobacteria y Monera. Los más complejos de éstos son las formas filamentosas de cianobacterias y algunas otras bacterias. Todos los demás organismos son eucariontes, y de acuerdo con la taxonomía adoptada en este libro, están distribuidos en cuatro reinos: Protista (protozoos y algas eucariontes), Plantae (plantas verdes), Fungi (hongos verdaderos) y Animalia (animales pluricelulares). Las clasificaciones de los reinos se discuten en el Capítulo 11 (p. 210). La siguiente exposición se limita a las células eucariontes, de las que están constituidos los animales.

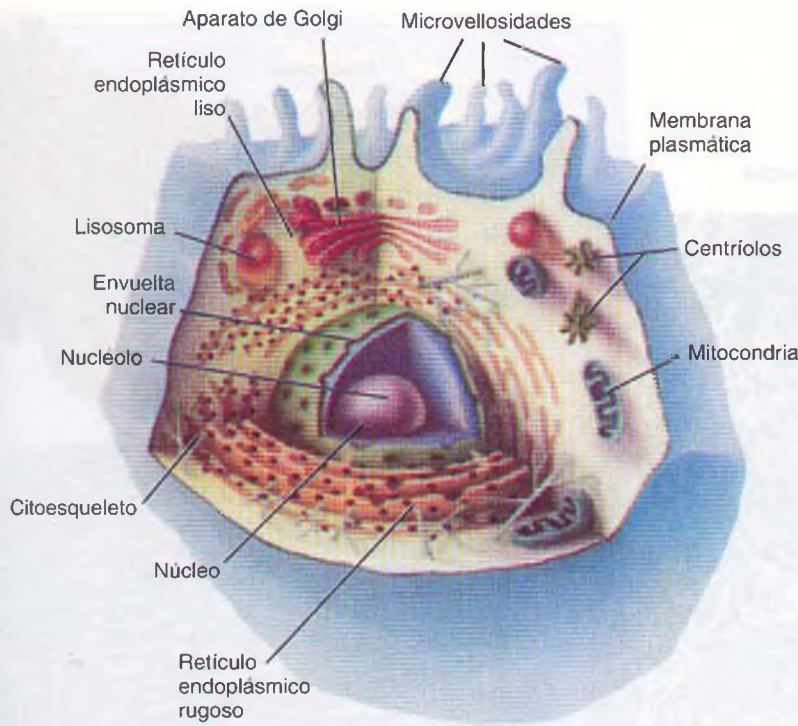
COMPONENTES DE LAS CÉLULAS EUCARIONTES Y SUS FUNCIONES

La célula eucarionte típica está encerrada dentro de una **membrana plasmática** fina, resistente y con una permeabilidad selectiva (Figuras 4-4 y 4-5). Esta estructura regula el flujo de materiales entre la célula y su entorno. En algunas células, como las nerviosas, la membrana plasmática también está implicada en

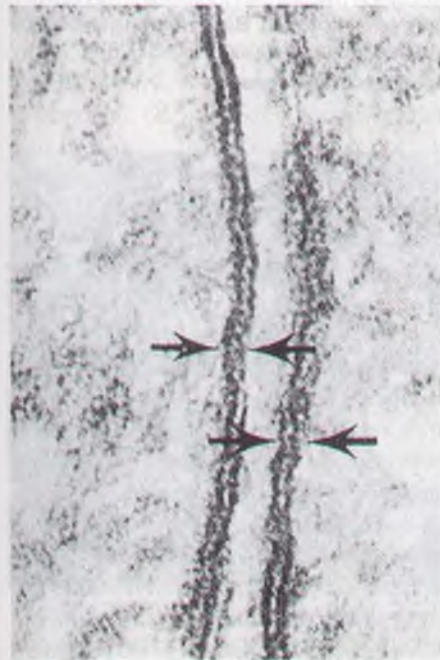
Tabla 4-1

Comparación de las células procariontes y eucariontes

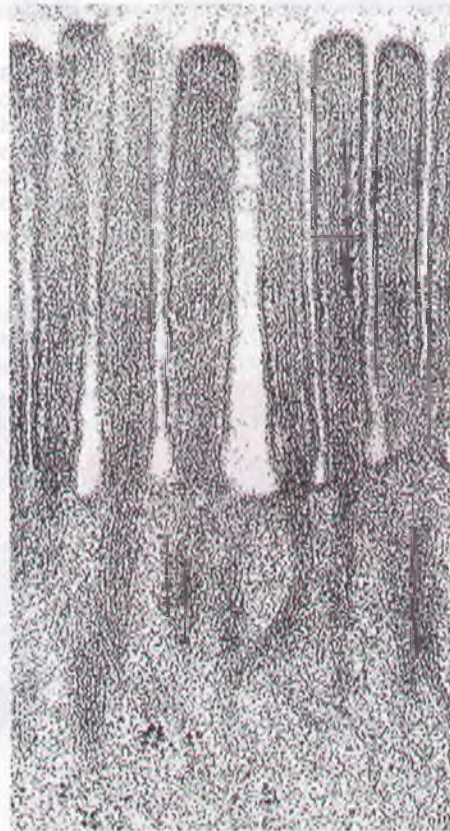
Características	Células procariontes	Células eucariontes
Tamaño celular	La mayoría pequeñas (1-10 μm)	La mayoría grandes (10-100 μm)
Sistema genético	DNA con proteínas no histonas; cromosoma simple, circular, en un nucleóide no rodeado por membrana.	DNA complejo, con proteínas histonas y no histonas formando cromosomas complejos en el interior de un núcleo rodeado por membranas.
División celular	Directa, por división binaria o gemación; no hay mitosis.	Alguna forma de mitosis; en muchas hay centriolos; se forma un huso mitótico.
Sistema sexual	Ausente en la mayoría; si existe, está muy modificado.	Presente en la mayoría; progenitores masculino y femenino; hay fusión de gametos.
Nutrición	Casi siempre por absorción; algunas son fotosintéticas.	Absorción e ingestión; algunas son fotosintéticas.
Metabolismo energético	Faltan las mitocondrias; poseen enzimas oxidativas adheridas a la membrana celular, pero no se encuentran formando grupos separados; gran variedad de rutas metabólicas.	Poseen mitocondrias; las enzimas oxidativas están agrupadas en el interior de las mitocondrias; se sigue una ruta metabólica oxidativa bastante uniforme.
Movimientos intracelulares	No los hay.	Corrientes citoplasmáticas; fagocitosis; pinocitosis.
Flagelos/cilios	Sin el modelo de microtúbulos "9+2".	Con el modelo de microtúbulos "9+2".
Pared celular	Con cadenas de disacáridos unidas a péptidos.	Cuando existe, sin disacáridos unidos a péptidos.


Figura 4-4

Una célula generalizada, con los principales orgánulos, tal y como podrían verse al microscopio electrónico. Una única célula no posee todos los orgánulos aquí representados, pero sí una gran parte de ellos.


Figura 4-5

Membranas plasmáticas de dos células contiguas. Cada membrana (entre flechas) presenta el aspecto típico oscuro-claro-oscuro de la tinción. ($\times 325\,000$).


Figura 4-6

Micrografía electrónica de unas microvellosidades. ($\times 59\,000$).

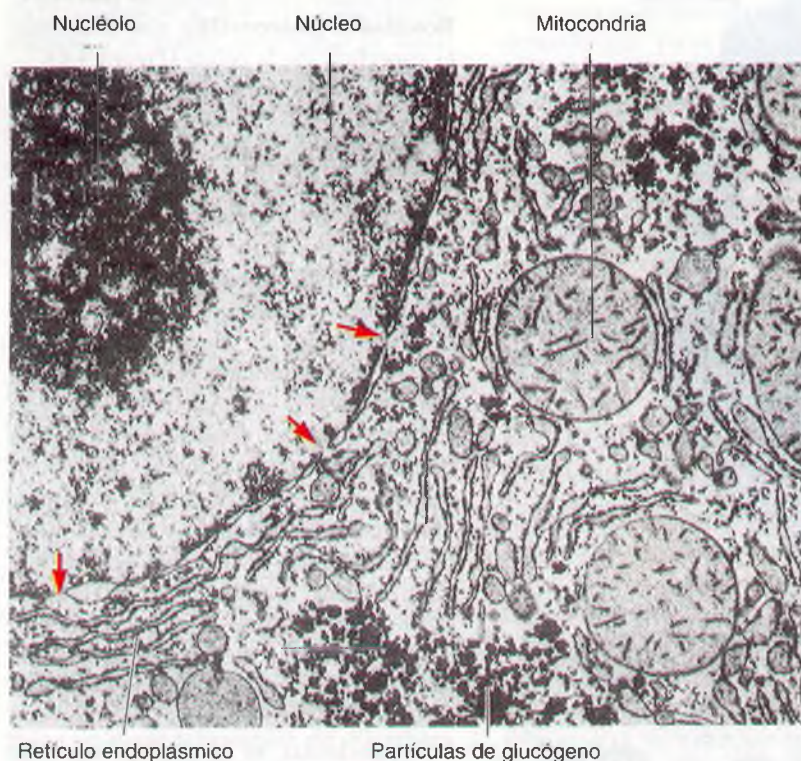
Por cortesía de S. Ito.

la comunicación intercelular. En otras células, como las del epitelio intestinal, la membrana plasmática se modifica y forma numerosas y pequeñas prolongaciones digitiformes llamadas **microvellosidades (microvilli)**, que aumentan la superficie de la célula (Figura 4-6).

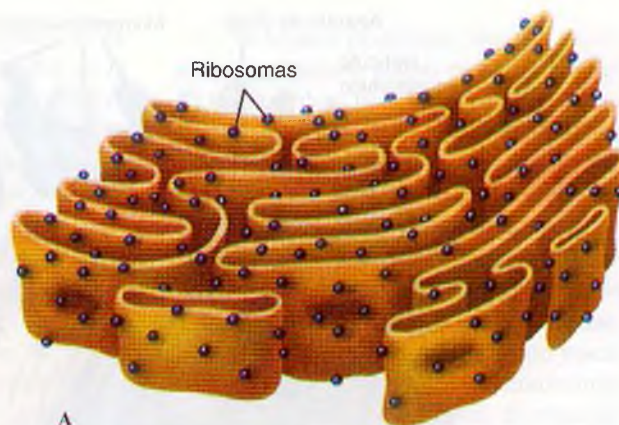
El orgánulo de mayor tamaño es el núcleo, esférico u ovoide, rodeado por dos membranas que forman una **envuelta nuclear** de doble capa (Figura 4-7). A intervalos, la envuelta nuclear está atravesada por poros que permiten cierta continuidad entre el contenido nuclear y el citoplasma que rodea al núcleo. El núcleo contiene cromatina y una o más estructuras densas y granulares llamadas **nucleólos** (Figura 4-7), además de un complejo entramado de proteínas que forman la denominada **matriz nuclear**. La cromatina es un complejo de DNA y proteínas—histonas y no histonas— y lleva la información genética de la célula. Los nucleólos son partes especializadas de determinados cromosomas, en los que hay múltiples copias de la información del DNA para sintetizar el RNA ribosómico. Después de la transcripción a partir del DNA nucleolar, el RNA ribosómico se combina con varias proteínas diferentes para formar un **ribosoma** (Figura 4-8), se separa del nucleolo, y pasa a través de los poros nucleares hasta el citoplasma. La matriz nuclear contiene diversos componentes necesarios para la síntesis de DNA y RNA.

El citoplasma contiene numerosos orgánulos, como las mitocondrias, el aparato de Golgi o los centríolos. Las células de las plantas poseen **plastos**, los orgánulos fotosintéticos, y presentan una pared celular de celulosa que rodea exteriormente a la membrana plasmática. Las células de los animales carecen de plastos y de pared celular.

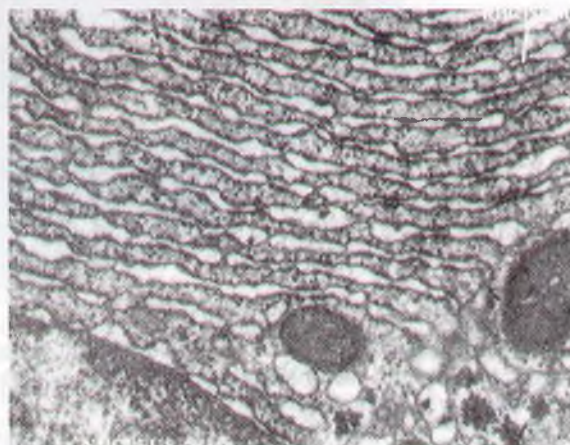
El espacio que queda entre las membranas que forman la envuelta nuclear está conectado en algunos puntos con el espacio (canales o **cisternas**) del interior de las membranas del **retículo endoplásmico (ER)**. El ER (Figuras 4-4 y 4-8) es un complejo de membranas que separan algunos de los productos de la célula de la maquinaria sintetizadora que los produce. Las cisternas del ER, aparentemente, funcionan como vías para el transporte de ciertas sustancias hacia el interior de la célula. En ocasiones, las

**Figura 4-7**

Micrografía electrónica de una porción de una célula hepática de rata, en la que pueden apreciarse una parte del núcleo (a la izquierda) y del citoplasma que lo rodea. En el citoplasma pueden verse el retículo endoplásmico y algunas mitocondrias; también pueden apreciarse los poros (flechas) de la membrana nuclear. ($\times 14\,000$).



A



B

Figura 4-8

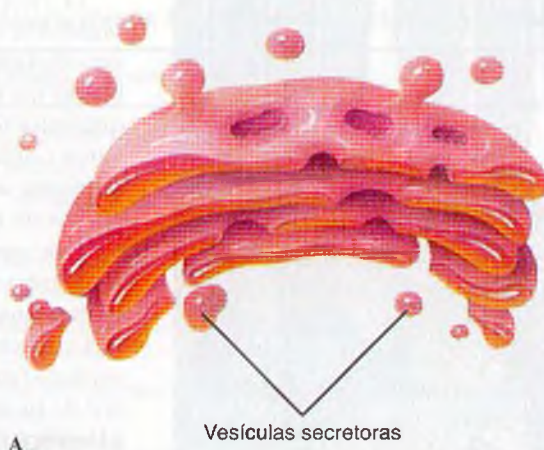
Reticulo endoplásmico. **A**, El retículo endoplásmico es una prolongación de la membrana nuclear; puede tener ribosomas asociados (retículo endoplásmico rugoso) o no (retículo endoplásmico liso). **B**, Micrografía electrónica de un retículo endoplásmico rugoso. ($\times 28\,000$).

B, Por cortesía de Richard Rodewald.

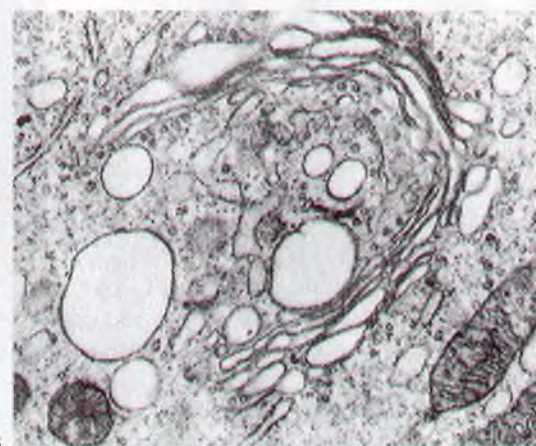
Figura 4-9

Aparato de Golgi (= cuerpo de Golgi, complejo de Golgi). **A**, Las cisternas del aparato de Golgi contienen enzimas que modifican las proteínas sintetizadas por el retículo endoplásmico rugoso. **B**, Micrografía electrónica de un aparato de Golgi.

B, Por cortesía de Charles Flickinger.



A

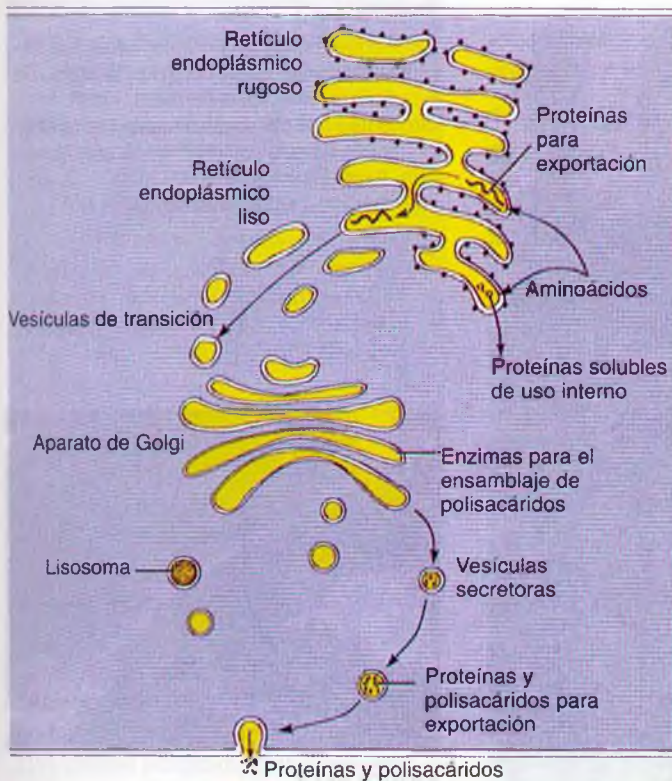


B

membranas del ER tienen adosados a su superficie externa algunos ribosomas, y entonces se denomina **ER rugoso** (diferente del **ER liso**, que carece de ribosomas) (Figura 4-8). En algunos casos se ha visto que las proteínas sintetizadas por el

ER rugoso entran en las cisternas y desde allí son transportadas al complejo o aparato de Golgi (Figura 4-9). El **aparato de Golgi** es un grupo de cisternas membranosas lisas que actúa en el almacenamiento, modificación y empaquetado de

productos proteicos, en especial de productos de secreción. No sintetiza proteínas, pero puede añadirles polisacáridos. A medida que sus productos maduran, algunas partes de las cisternas se separan y se convierten en **vesículas** rodea-

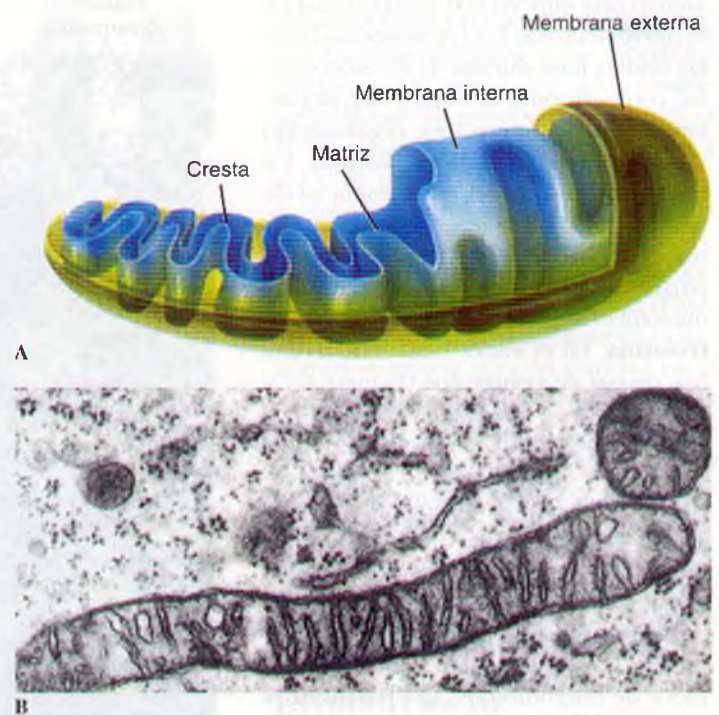
**Figura 4-10**

Sistema de concentración, aislamiento y secreción de proteínas en una célula eucarionte, para su utilización en el exterior de la misma.

das de membrana, que quedan en el interior del citoplasma (Figura 4-10). El contenido de algunas de estas vesículas puede ser expulsado al exterior de la célula, como productos de secreción destinados a ser llevados fuera de una célula glandular. Otras pueden contener enzimas digestivas, que permanecen en la célula que las produce. Tales vesículas se denominan **lisosomas** (literalmente «cuerpo que libera», un cuerpo que causa la lisis o desintegración). Las enzimas que contienen están implicadas en la destrucción de materiales extraños, incluso bacterias engullidas por la célula. Los lisosomas también son capaces de destruir células dañadas o muertas y componentes celulares obsoletos, dado que las enzimas que contienen son tan poderosas que pueden matar a la célula que las formó si el lisosoma rompe su membrana. En las células normales, las enzimas permanecen encerradas de modo seguro dentro de la membrana protectora.

Las **mitocondrias** (Figura 4-11) son unos importantes orgánulos, presentes en casi todas las células eucariontes. Su tamaño, forma y número son variables; algunas son cilíndricas, y otras más o menos

esféricas. Pueden estar uniformemente repartidas por el citoplasma, o localizarse cerca de la superficie o de otras regiones celulares, en donde haya una gran actividad metabólica. Las mitocondrias poseen una doble membrana. La membrana externa es lisa, mientras que la interna está plegada formando numerosos entrantes laminares o digitiformes llamados **crestas** (Figura 4-11). Esta estructura característica hace fácil la identificación de las mitocondrias entre los demás orgánulos celulares. En ocasiones, las mitocondrias se han llamado las «centrales energéticas de la célula» debido a que las enzimas que se localizan en las crestas llevan a cabo los procesos productores de energía del metabolismo aerobio. La molécula almacenadora de energía más importante, el ATP (adenosín trifosfato), se produce en este orgánulo. La mitocondria es autorreproducible; tiene un fino cromosoma circular, parecido a los cromosomas de los procariontes, pero mucho más pequeño. El cromosoma contiene DNA, que codifica la síntesis de algunas de las proteínas de la mitocondria, pero no todas, así como RNAt y RNAr, que actúan en el interior de la mitocondria.

**Figura 4-11**

Mitocondria. A, Estructura de una mitocondria típica. B, Micrografía electrónica de una mitocondria seccionada longitudinalmente. ($\times 30\,000$).

B, Por cortesía de Charles Flickinger.

Las células eucariontes tienen un sistema característico de túbulos y filamentos que forman un **citoesqueleto** (Figuras 4-12 y 4-13), que proporciona soporte a la célula, mantiene su forma y, en muchas de ellas, proporciona un medio de locomoción y de transporte de orgánulos dentro de la célula. Los **microfilamentos** son unas finas estructuras lineales que se observaron claramente por primera vez en las células musculares, y son responsables de la capacidad de contracción de la célula. Están formados por una proteína llamada **actina**. Se conocen algunas docenas de otras proteínas que se unen con la actina y determinan su configuración y comportamiento en determinadas células. Una de ellas es la **miosina**, cuya interacción con la actina causa la contracción en el músculo y en otras células (p. 647). Los microfilamentos de actina también proporcionan un soporte para los movimientos del RNA mensajero (p. 144) desde el núcleo hasta otros lugares concretos de la célula. Los **microtúbulos**, que son algo más grandes que los microfilamentos, son estructuras tubulares formadas por una proteína llamada **tubulina** (Figura 4-13).

Tienen una importancia fundamental en el movimiento de los cromosomas hacia las células hijas durante la división celular, como después se verá, y son importantes para la arquitectura, organización y transporte intracelulares. Además, los microtúbulos forman parte esencial de la estructura de los cilios y flagelos. Los microtúbulos se disponen radialmente a partir de un centro organizador de microtúbulos, próximo al núcleo, el **centrosoma**. En el interior del centrosoma hay un par de **centríolos** (Figuras 4-4 y 4-14), que a su vez están formados por microtúbulos. Cada centríolo del par se coloca perpendicularmente con respecto al otro, y es un corto cilindro formado por nueve tripletes de microtúbulos. Los centríolos se duplican antes de la división de la célula. Aunque las células de las plantas superiores no poseen centríolos, sí que tienen un centro organizador de microtúbulos. Los **filamentos intermedios** son más gruesos que los microfilamentos y más delgados que los microtúbulos. Hay cinco tipos de filamentos intermedios, bioquímicamente diferentes; su composición y disposición dependen del tipo de célula en que se encuentren.

LAS SUPERFICIES CELULARES Y SUS ESPECIALIZACIONES

La superficie libre de las células epiteliales (células que recubren la superficie de una estructura o que revisten una cavidad) a veces lleva **cilios** o **flagelos**. Se trata de unas expansiones móviles de la superficie celular que barren materiales por el exterior de la célula. En los organismos unicelulares y en algunos pluricelulares pequeños, impulsan al animal a través de un medio líquido. Los flagelos proporcionan el modo de locomoción para los espermatozoides de la mayoría de los animales y las plantas.

Los cilios y los flagelos baten de manera diferente (p. 644), pero su estructura interna es la misma. Con pocas excepciones, la estructura interna de los cilios y flagelos locomotores está formada por un largo cilindro compuesto por nueve pares de microtúbulos que rodean a otro par central. En la base de cada cilio o flagelo hay un **cuerpo basal (cinetosoma)** cuya estructura es idéntica a la del centríolo.

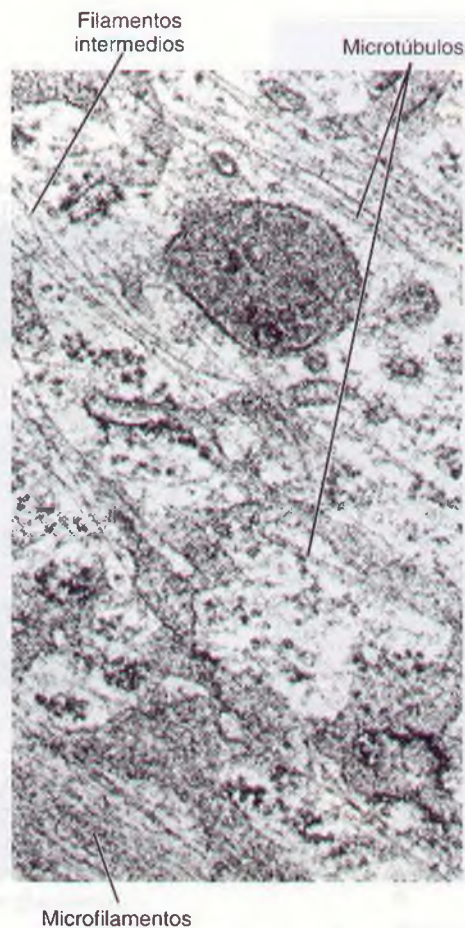


Figura 4-12

Citoesqueleto de una célula, en el que se puede apreciar su compleja estructura. Se pueden ver tres tipos de elementos diferentes del citoesqueleto, que en orden creciente de sus respectivos diámetros son, microfilamentos, filamentos intermedios y microtúbulos. (x 66 600).

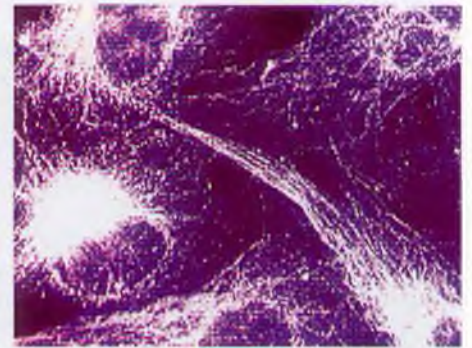
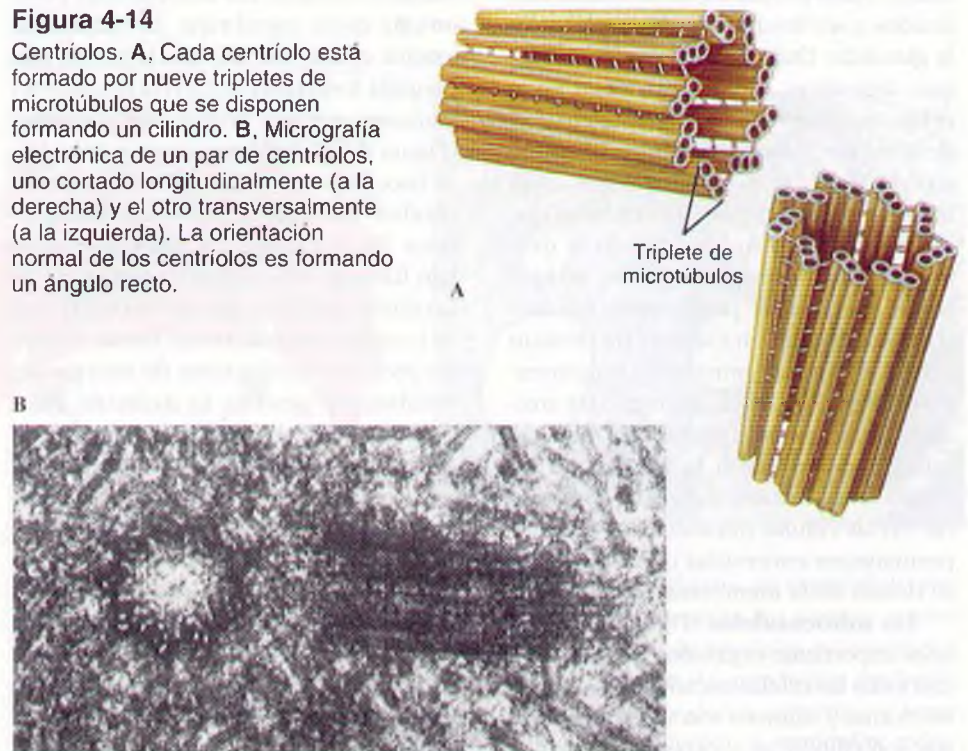


Figura 4-13

Microtúbulos de las células renales de un hámster recién nacido, que han sido tratados con un preparado de proteínas fluorescentes, que se unen de forma específica a la tubulina.

Figura 4-14

Centríolos. A, Cada centríolo está formado por nueve tripletes de microtúbulos que se disponen formando un cilindro. B, Micrografía electrónica de un par de centríolos, uno cortado longitudinalmente (a la derecha) y el otro transversalmente (a la izquierda). La orientación normal de los centríolos es formando un ángulo recto.



Los cilios y flagelos son tan semejantes en sus detalles estructurales que parece muy probable que hayan tenido un origen evolutivo común. Es más discutible que su origen fuera la simbiosis de una bacteria semejante a una espiroqueta y la célula hospedadora, como ha sugerido Margulis. Ésta y otros autores prefieren utilizar el término *ondulopodios* para referirse tanto a los cilios como a los flagelos, ya que resulta menos problemático usar una única palabra para referirse a estructuras que poseen una constitución y origen comunes. Sin embargo, los términos «cilio» y «flagelo» son tan comunes y se emplean tanto, que el estudiante debe familiarizarse con ellos.

Muchas células no se mueven ni con cilios ni con flagelos, sino con un **movimiento ameboide** mediante **pseudópodos**. Algunos grupos de protozoos (p. 219), células emigrantes en embriones de animales pluricelulares y algunas células de animales pluricelulares adultos, como los leucocitos, presentan movimientos ameboides. Las corrientes citoplasmáticas, a través de la acción de los filamentos de actina, extienden un lóbulo (pseudópodo) hacia el exterior a partir de la superficie celular. La corriente continúa en la dirección del pseudópodo, transporta los orgánulos citoplasmáticos al interior del lóbulo y completa el movimiento de la célula por entero. Algunos pseudópodos especiales tienen un interior de microtúbulos (p. 220), y el movimiento se efectúa por ensamblaje y desensamblaje de elementos tubulares.

Las células que recubren la superficie de una estructura, o las células que se empaquetan en un tejido, pueden tener entre sí uniones especiales y complejas (Figura 4-15). Muy cerca de la superficie libre, las membranas celulares opuestas parecen fundirse, al formar una **unión estrecha**. En varios puntos, hay unos pequeños discos elipsoidales inmediatamente detrás de la membrana de cada célula. Esos discos se llaman **desmosomas**. A través de la membrana de cada célula se extienden unas proteínas especiales que envían una **glucoproteína** (una proteína unida a una molécula de glúcido) que se une con la glucoproteína de la otra célula. Dentro de cada célula,

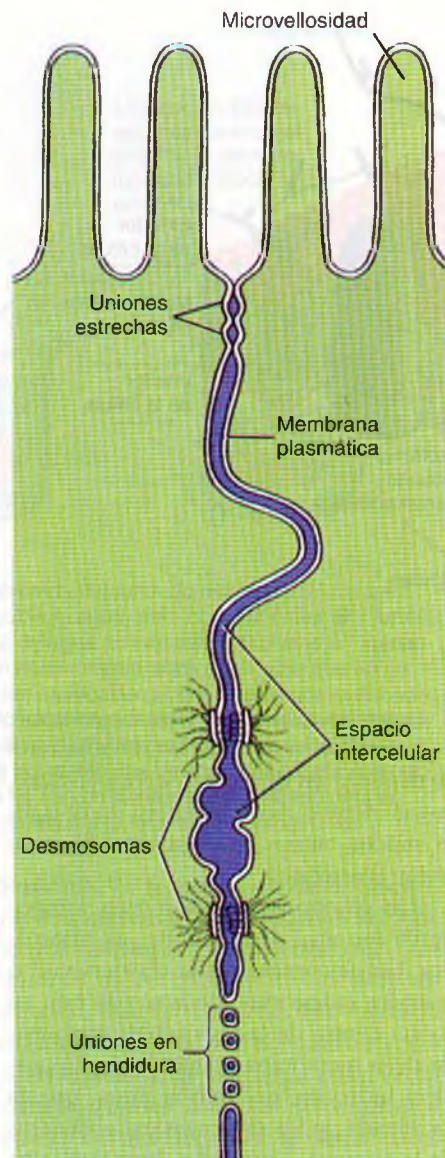


Figura 4-15

Dos membranas plasmáticas adyacentes, mostrando las uniones que hay entre dos células epiteliales. Se pueden ver varios tipos diferentes de uniones. La **unión estrecha** es una banda adhesiva firme, que rodea completamente a la célula. Los **desmosomas** son «puntos de soldadura» aislados entre células. Las **uniones en hendidura** (uniones gap) actúan como puntos de comunicación entre células. El espacio intercelular entre las células epiteliales de algunos tejidos, puede estar muy dilatado en algunos puntos.

la, unos filamentos intermedios se insertan en el desmosoma y se extienden hacia el interior del citoplasma. Las **uniones en hendidura (uniones gap)**, más que servir de puntos de unión, actúan como medio de comunicación intercelular. Forman unos finos canales entre las células, de modo que los citoplasmas se

hacen continuos, y permiten el paso de pequeñas moléculas de una célula a otra.

Otra especialización de las superficies celulares es la unión con células adyacentes donde las membranas plasmáticas de las células se pliegan e interdigitan a modo de cremallera. Estas son especialmente frecuentes en el epitelio de los túbulos renales. Las microvellosidades, mencionadas anteriormente, son otro tipo de superficie celular especializada (Figuras 4-6 y 4-15). Con el microscopio electrónico se puede ver con claridad en el recubrimiento del intestino, donde la superficie absorbente y digestiva está enormemente aumentada. Cuando se ven con el microscopio lumínico, tales especializaciones parecen *ribetes en cepillo**.

LA MEMBRANA: ESTRUCTURA Y FUNCIÓN

ESTRUCTURA DE LA MEMBRANA CELULAR

La increíblemente fina, pero resistente, membrana plasmática que rodea a cada célula es de vital importancia para el mantenimiento de la integridad celular. Se creyó que era una entidad más bien estática, que definía los límites de la célula y mantenía el contenido celular impidiendo su derrame; pero la membrana plasmática (también llamada *plasmalema*), es en realidad una estructura dinámica, con una actividad y un desarrollo notables. Es una barrera permeable que separa el interior de la célula del medio externo, regula el flujo de paso de moléculas hacia el interior y hacia el exterior de la célula y proporciona a algunas células especiales muchas propiedades funcionales características.

En el interior de la célula, varios orgánulos están rodeados por membrana. En realidad, la célula es un sistema de membranas, que la dividen en muchos compartimentos. Se ha calculado que, si todas las membranas que existen en un gramo de tejido hepático se extendieran en un plano llegarían a cubrir ¡30 metros cuadrados! Las membranas internas comparten muchas de las características estructurales de la membrana plasmática, y son el lugar de muchas, quizá de la mayoría, de las reacciones enzimáticas de la célula.

* N. del T. Nombre propuesto por D. Santiago Ramón y Cajal.

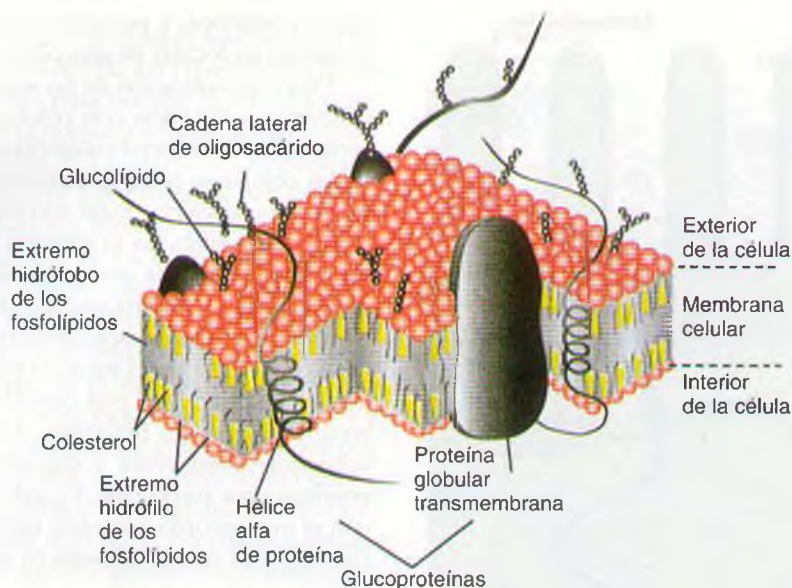


Figura 4-16

Modelo de mosaico fluido de la membrana celular.

La estructura básica de todas las membranas biológicas es la de una doble capa de fosfolípidos, que forman una matriz en la que hay adheridas otras moléculas diferentes. (La estructura de los fosfolípidos se indica en la p. 27.) Un extremo de la molécula de fosfolípido es soluble en agua (hidrófilo, o «amante del agua»), mientras que el otro extremo, formado por cadenas hidrocarbonadas de ácidos grasos, que son insolubles en agua, es hidrófobo («enemigo del agua»). En las membranas, los extremos hidrófobos de las moléculas de cada capa se enfrentan entre sí, y los extremos hidrófilos están dirigidos hacia la fase acuosa (Figura 4-16). Al mezclarse con agua, las moléculas fosfolípídicas se orientan entre sí de modo espontáneo formando una doble capa, que es el estado de mínima energía libre para estas moléculas en el medio acuoso. Debido a que los iones y la mayoría de moléculas biológicas son solubles en agua, las cadenas hidrocarbonadas forman una barrera entre el interior de la célula y su entorno. Una característica importante de la doble capa lipídica es que se trata de un líquido. Esto da flexibilidad a la membrana y permite a las moléculas de fosfolípidos difundirse hacia los lados libremente, en su propia capa.

Otro lípido importante en las membranas es el colesterol (p. 27). En una membrana hay, aproximadamente, el mismo número de moléculas de colesterol que de fosfolípidos. El colesterol hace

a la membrana incluso menos permeable y disminuye su flexibilidad. El colesterol se sintetiza en el retículo endoplásmico, cuyas membranas contienen, no obstante, mucho menos colesterol que la membrana plasmática.

Las glucoproteínas son otro componente esencial de la membrana plasmática. Las glucoproteínas se dividen en dos grandes categorías, de acuerdo con su forma dentro de la región hidrocarbonada de la membrana (Figura 4-16). La porción hidrófila, en ambos tipos, queda localizada en los extremos extracelulares de la proteína. Uno de los tipos tiene una porción globular sustancial embebida en el eje molecular central de la cadena hidrocarbonada. Algunas de estas proteínas catalizan el transporte de sustancias, por ejemplo iones cargados negativamente, a través de la membrana (permeasas, p. 54). El otro tipo tiene una hélice alfa (p. 28) fuertemente arrollada, que se extiende en toda la zona hidrófoba de la membrana, con las cadenas laterales hidrófobas de los aminoácidos haciendo saliente fuera de la hélice. Un extremo hidrófilo ancla a la proteína dentro del citoplasma. Como funciones importantes de este tipo de proteínas hay que citar su acción como receptores específicos de varias moléculas, o como marcadores muy específicos. Por ejemplo, el reconocimiento de lo propio y de lo extraño, que permite al sistema inmunológico reaccionar frente a los invaso-

res (Capítulo 34), está basado en proteínas de este tipo.

Como las moléculas de fosfolípidos, la mayoría de las glucoproteínas pueden moverse lateralmente en la membrana, aunque de manera más lenta. Este modo de ver la membrana, según el cual hay una gran variedad de moléculas proteínicas embebidas en la doble capa de fosfolípidos, en la cual pueden moverse, se conoce con el nombre de **modelo de mosaico fluido**, y en la actualidad está ampliamente aceptado.

FUNCIÓN DE LA MEMBRANA CELULAR

La membrana plasmática actúa como un portero que controla la entrada y salida de la mayoría de las sustancias implicadas en el metabolismo celular. Algunas de dichas sustancias pueden atravesarla con facilidad, otras entran lentamente y con dificultad, y aun hay otras que no pueden cruzarla. A esto es a lo que se denomina **comportamiento selectivo** de la membrana celular. Debido a que las condiciones del exterior de la célula son diferentes de las del interior y más variables, es necesario que el paso de las sustancias a través de la membrana esté rigurosamente controlado.

Se conocen tres vías principales por las que una sustancia puede atravesar la membrana celular: (1) por **difusión** según un gradiente de concentración; (2) mediante un **sistema de transporte activo**, en el cual la sustancia se une a un sitio específico que ayuda en cierta medida a que atraviese la membrana, y (3) por **endocitosis**, en la que la sustancia queda incluida en una vesícula que se forma en la superficie interna de la membrana y se desprende de ella para entrar en la célula.

Difusión y ósmosis

Si se sumerge una célula viva rodeada de su membrana en una disolución que tenga más moléculas de soluto que el fluido intracelular, instantáneamente aparece un **gradiente de concentración** entre ambos fluidos. Suponiendo que la membrana sea **permeable** al soluto, se producirá un notorio movimiento de soluto hacia el interior, el lado de menor concentración. El soluto se difunde «cuesta abajo» a través de la membrana, hasta

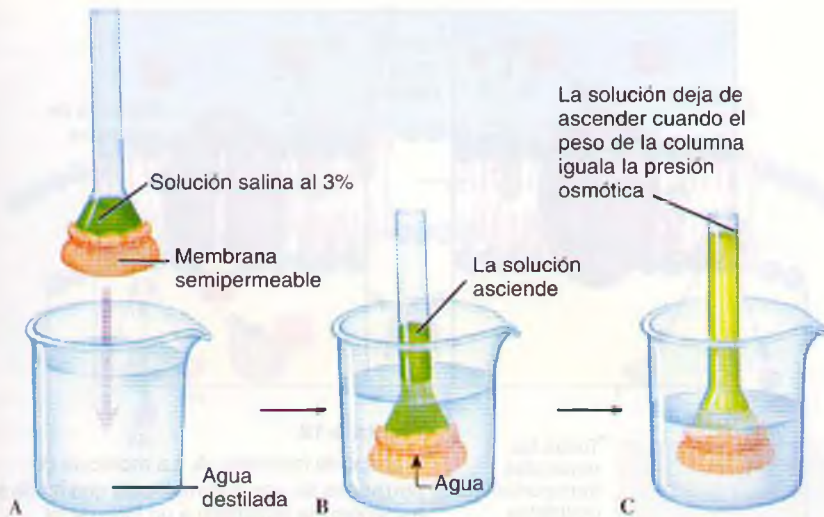


Figura 4-17

Osmómetro de membrana simple. **A.** Uno de los extremos del embudo está tapado con una membrana semipermeable; la membrana es permeable al agua, pero no a las sales. **B.** Cuando el embudo se introduce en agua pura, las moléculas de agua atraviesan la membrana y pasan al interior del embudo. Las moléculas de agua están más concentradas en el vaso que en el embudo, ya que en este último están «diluidas» en las moléculas de sal. Puesto que la sal no puede atravesar la membrana, el volumen de líquido en el interior del embudo va aumentando, y el nivel va subiendo. **C.** Cuando el peso de la columna de líquido en el interior del embudo ejerce tal fuerza (presión hidrostática) que hace que las moléculas de agua salgan del embudo en igual cantidad que las que entran, el volumen de líquido en el interior del embudo deja de aumentar. En este momento la presión hidrostática es equivalente a la presión osmótica.

que las concentraciones en ambos lados de ésta se igualan.

La mayoría de las membranas celulares tienen una **permeabilidad diferencial**, es decir, son permeables al agua pero semipermeables o impermeables a los solutos. En una difusión libre, esta selectividad es la que regula el tráfico molecular. Como regla, los gases (como el oxígeno y el dióxido de carbono), la urea y los solutos liposolubles (como los hidrocarburos y los alcoholes) son las únicas sustancias que, cuando están en disolución, pueden difundirse con una cierta libertad a través de las membranas celulares. Dado que muchas moléculas hidrosolubles atraviesan fácilmente las membranas, tales movimientos no pueden explicarse por el mecanismo de la difusión simple. Así, los glúcidos, igual que los electrolitos y las macromoléculas, pueden atravesar las membranas gracias a procesos en los que intervienen unos transportadores que se describen en el próximo apartado.

La difusión de un disolvente (generalmente agua) a través de una membrana con permeabilidad selectiva (semipermeable), desde una zona con una concentración baja hasta otra con una mayor concentración, se conoce como

ósmosis. La ósmosis se puede demostrar con un sencillo experimento. Se coloca una membrana semipermeable, por ejemplo de celofán, en la boca de un embudo, que se llena con una solución salina concentrada, y el conjunto se coloca en un recipiente con agua pura, de tal manera que los líquidos del interior y exterior del embudo estén al mismo nivel. Al cabo de poco tiempo, el nivel del líquido sube por el embudo, lo que indica que el agua está pasando a través de la membrana de celofán hacia la solución salina (Figura 4-17).

Las moléculas de sal, al igual que las del agua, se encuentran en el interior del embudo. En el recipiente exterior únicamente hay agua. Así pues, la concentración del agua es menor en el interior del embudo, ya que parte del espacio disponible está ocupado por las moléculas de sal, que son más grandes y no pueden difundirse. Se dice que en el sistema hay un gradiente de concentraciones para las moléculas de agua. El agua se difunde desde la región de mayor concentración de ella (agua pura del exterior) hacia la zona con menor concentración de la misma (solución salina del interior del embudo).

A medida que el agua penetra en la solución salina, el nivel de líquido en el

interior del embudo va aumentando y la fuerza de la gravedad crea una presión hidrostática en el interior del embudo (osmómetro). Finalmente, la presión producida por el peso, cada vez mayor, de la solución en el interior del embudo, empuja a las moléculas de agua hacia el exterior, tan rápidamente como van entrando. El nivel en el embudo queda estacionario y el sistema alcanza el equilibrio. La **presión osmótica** de la solución es equivalente a la **presión hidrostática** necesaria para evitar que se produzca una nueva entrada de agua pura.

El concepto de presión osmótica, no está exento de problemas. Una solución sólo muestra una «presión» osmótica cuando está separada del disolvente por una membrana semipermeable. El pensar que una botella aislada de solución salina pueda tener tanta «presión» osmótica, como la de una botella con gas a presión (presión *hidrostática*), puede resultar bastante desconcertante. Aún es más, la presión osmótica, en realidad, es la presión hidrostática que ha de aplicarse a una solución, para evitar que el agua penetre en ella, *si* dicha solución está separada del agua pura por una membrana semipermeable. En consecuencia, los biólogos frecuentemente empleamos el término **potencial osmótico**, en lugar de presión osmótica. Sin embargo, ya que el término «presión osmótica» está tan firmemente enraizado en nuestro vocabulario, es necesario comprender su significado, a pesar de la posible confusión que puede originar.

La medida *directa* de la presión osmótica en las soluciones biológicas rara vez se utiliza actualmente, ya que las presiones osmóticas de la mayor parte de ellas son tan elevadas, que sería casi imposible, si no totalmente, medirlas con un simple osmómetro de membrana como el descrito. La presión osmótica del plasma sanguíneo humano superaría una columna de fluido nada menos que de 762 cm (si pudiésemos construir un tubo vertical tan largo y encontrásemos una membrana que soportase tal presión).

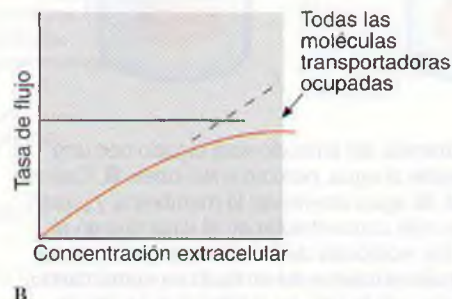
Otros métodos indirectos de medida de la presión osmótica son mucho más prácticos. Con gran diferencia, la medida empleada más habitualmente es la del **descenso del punto de congelación**. Este método es mucho más rápido y

seguro que realizar la medida directa de la presión osmótica. El agua pura se congela exactamente a 0 °C. A medida que se añade el soluto, el punto de congelación desciende. El plasma sanguíneo humano se congela aproximadamente a -0.56 °C; el agua de mar aproximadamente a -1.80 °C. Aunque el descenso del punto de congelación del agua por la presencia de solutos es pequeño, es posible una gran precisión de medida, porque los instrumentos empleados por los biólogos pueden detectar diferencias de hasta 0.001 °C.

Transporte facilitado por transportadores

Hemos visto que la membrana celular es una eficaz barrera contra la difusión libre de la mayoría de las moléculas de importancia biológica. Pero es esencial que tales materiales entren y salgan de la célula. Nutrientes como los glúcidos y sustancias para el crecimiento, como los aminoácidos, tienen que entrar en la célula, y los residuos del metabolismo tienen que salir de ella. Dichas moléculas se transportan a través de la membrana por unas proteínas especiales llamadas **transportadores** o **permeasas**. Las permeasas forman unos pequeños conductos de paso a través de la membrana, permitiendo a las moléculas de soluto atravesar la doble capa fosfolipídica (Figura 4-18A). Generalmente, las permeasas son bastante específicas; sólo reconocen y transportan un grupo concreto de sustancias químicas o incluso, en algunos casos, una única sustancia.

A altas concentraciones de soluto, los sistemas transportadores presentan un efecto de saturación. Esto significa simplemente, que la tasa de flujo de entrada alcanza una meseta, más allá de la cual el aumento de concentración de soluto no produce un mayor aumento del flujo de entrada (Figura 4-18B). Esto prueba que el número de transportadores disponibles en la membrana es limitado. Cuando todos están ocupados por solutos, la tasa de transporte está al máximo y ya no puede aumentar más. La difusión simple no presenta tal limitación; cuanto mayor es la diferencia de las concentraciones de solutos en ambos lados de la membrana, tanto más rápido es el flujo de entrada.



B

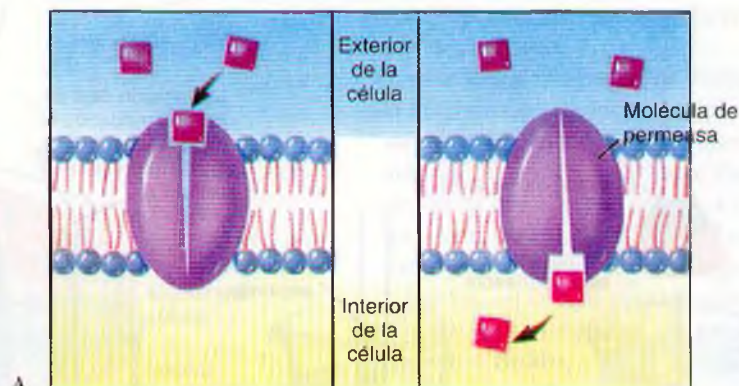


Figura 4-18

Transporte facilitado. **A**, La molécula de permeasa se une a la molécula que ha de ser transportada (sustrato) a un lado de la membrana plasmática, cambia de forma y libera dicha molécula al otro lado de la membrana. El transporte facilitado se produce en la misma dirección que el gradiente de concentraciones. **B**, El ritmo de transporte aumenta a medida que lo hace la concentración del sustrato, hasta que se alcanza un punto en el que todas las moléculas de permeasa están ocupadas.

Se han reconocido al menos dos tipos diferentes de mecanismos transportadores: (1) la **difusión facilitada**, en la que las permeasas ayudan a las moléculas a difundirse a través de una membrana que de otro modo no podrían atravesar, y (2) el **transporte activo**, en el que es necesario un aporte de energía al sistema transportador para llevar las moléculas en dirección opuesta al gradiente de concentraciones. La difusión facilitada, por tanto, se diferencia del transporte activo en que promueve el movimiento en dirección «cuesta abajo» (a favor del gradiente de concentraciones) y no requiere energía metabólica para funcionar.

En muchos animales, la difusión facilitada ayuda a transportar la glucosa (azúcar de la sangre) a las células que, al oxidarla, la utilizan como la principal fuente de energía para la síntesis de ATP. La concentración de glucosa es mayor en la sangre que en las células que la consumen, lo que favorece la difusión hacia el interior, pero la glucosa es una molécula polar que no puede atravesar por sí misma la membrana con la suficiente rapidez para sostener el metabolismo de muchas células; el sistema transportador incrementa el flujo de glucosa hacia el interior.

En el transporte activo, las moléculas son empujadas «cuesta arriba» contra la fuerza de la difusión pasiva. El transpor-

te activo siempre implica un gasto de energía (en forma de ATP) porque las sustancias son bombeadas contra el gradiente de concentración. Entre los sistemas de transporte activo más importantes en los animales, están aquellos que mantienen los gradientes de sodio y potasio entre las células y el medio externo, el líquido extracelular circundante. La mayoría de las células de los animales necesitan una alta concentración interna de potasio para la síntesis de proteínas en los ribosomas y para ciertas funciones enzimáticas. La concentración de potasio dentro de la célula puede ser de 20 a 50 veces mayor que en el exterior. Por otra parte, el sodio puede estar 10 veces más concentrado en el exterior que en el interior de la célula. Los gradientes de ambos iones se mantienen por medio de un transporte activo de potasio hacia el interior, y de sodio hacia el exterior. En muchas células un tipo determinado de molécula, a un lado de la membrana, es transportada simultáneamente con otro tipo de molécula o ion al lado opuesto. Un ejemplo es la **bomba de sodio-potasio**, que mantiene los gradientes de sodio y potasio a ambos lados de la membrana de las células nerviosas (Figura 4-19). Se ha comprobado que del 10 al 40% de toda la energía producida por algunas células se usa para mantener en funcionamiento la bomba de sodio-potasio.

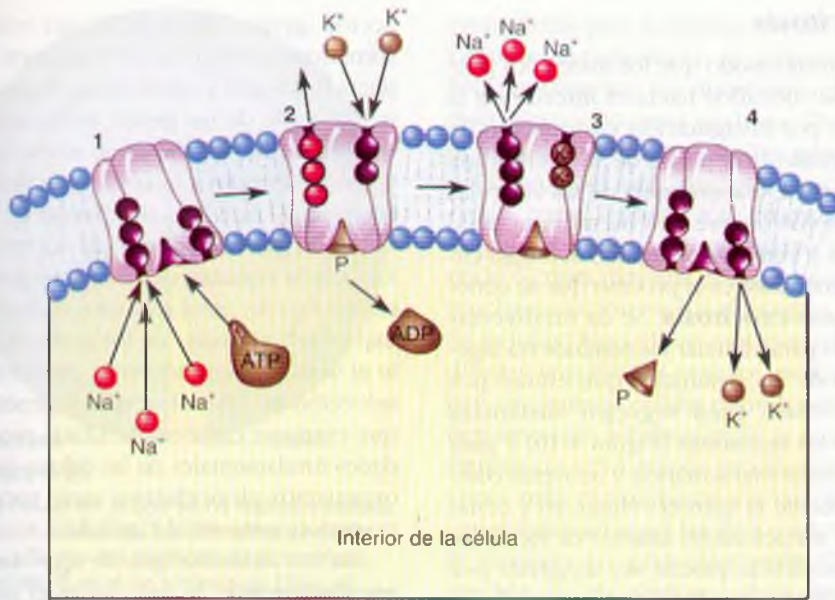


Figura 4-19

La bomba de sodio-potasio, gracias a la energía que le suministra el ATP, mantiene el gradiente normal de estos iones a través de la membrana celular. La bomba funciona mediante una serie de cambios en la conformación de la permeasa: *Paso 1:* Tres iones Na^+ se unen al extremo interior de la permeasa, produciendo un cambio en la conformación (forma) de este complejo proteínico. *Paso 2:* El complejo atrae a una molécula de ATP, que se une a él. *Paso 3:* La unión del grupo fosfato al complejo, induce un segundo cambio de conformación, pasando los tres iones de Na^+ al otro lado de la membrana, y como consecuencia de ello ahora quedan mirando hacia el exterior. Esta nueva conformación tiene muy poca afinidad por los iones Na^+ , que se disocian y se difunden hacia el exterior; pero tiene una gran afinidad por los iones K^+ , y dos de ellos se le unen tan pronto como quedan libres los iones Na^+ . *Paso 4:* La unión de los iones K^+ conduce a un nuevo cambio de conformación en el complejo, al mismo tiempo que se produce la disociación del enlace fosfato. Una vez que se libera el fosfato, el complejo vuelve a su conformación original y los dos iones K^+ quedan hacia el lado interior de la membrana. Esta conformación tiene una afinidad baja por los iones K^+ , de modo que éstos ahora quedan libres, y el complejo adquiere la conformación de partida, con una elevada afinidad por los iones Na^+ .

Endocitosis

La endocitosis, la ingestión de materiales por las células, es un término general que describe tres procesos similares: **fagocitosis**, **pinocitosis** y **endocitosis por medio de receptores** (Figura 4-20). Se trata, respectivamente, de mecanismos concretos de entrada en la célula de partículas sólidas, moléculas pequeñas e iones, y macromoléculas. Todos ellos requieren energía y, por tanto, se deben considerar como formas de transporte activo.

La fagocitosis, que literalmente significa «célula comiendo», es un método de alimentación común entre los protozoos y metazoos inferiores. También es el modo por el cual los glóbulos blancos (leucocitos) engullen los desechos celulares y los microbios extraños en la sangre. En la fagocitosis, la membrana celular, que está tapizada internamente por actina y miosina, forma una bolsa que engloba el material sólido. La vesícula formada por la membrana se separa de la superficie celular y se desplaza hacia el interior del citoplasma donde su contenido es digerido por enzimas intracelulares (Figura 34-7, p. 675).

La pinocitosis es similar a la fagocitosis, excepto en que en este caso se invaginan pequeñas áreas de la superficie de

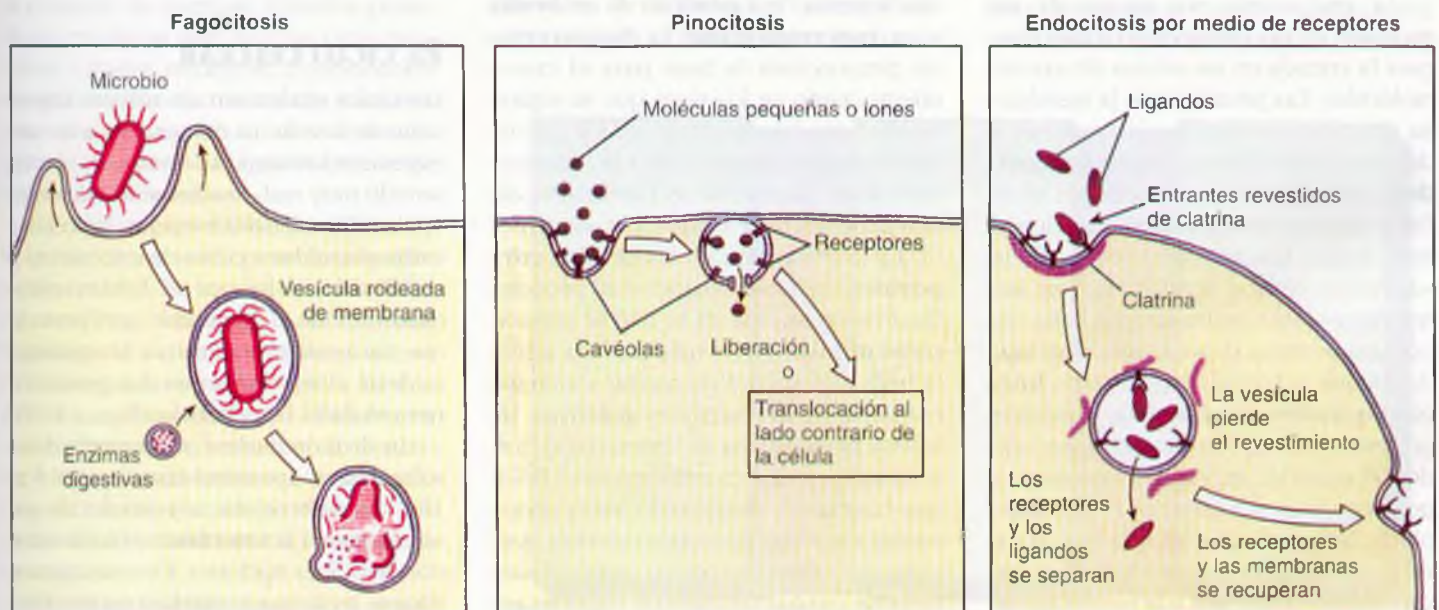


Figura 4-20

Los tres tipos de endocitosis. En la fagocitosis, la membrana celular rodea a una partícula gruesa y se extiende sobre ella hasta engullirla. En la pinocitosis, pequeñas áreas de la membrana celular, dotadas de receptores específicos para moléculas pequeñas o iones, se invaginan para formar cavéolas. La endocitosis por medio de receptores es un mecanismo muy selectivo de ingestión de moléculas grandes, a nivel de entrantes revestidos por clatrina. La unión del ligando a un receptor específico, situado en la superficie de la membrana estimula la invaginación de estos entrantes.

la membrana, para formar unas pequeñas vesículas hacia el interior de la célula. Estas pequeñas invaginaciones se denominan **cavéolas**. Es necesario que en la superficie de las cavéolas existan unos receptores específicos para las moléculas o iones que van a ser ingeridas. La pinocitosis es importante, aparentemente, para la entrada en las células de algunas vitaminas, y otros mecanismos similares también parecen importantes para el transporte de un lado a otro de las células de algunas sustancias (ver «exocitosis» a continuación), así como para introducir en ellas algunas «moléculas señal», como ciertas hormonas y factores de crecimiento.

En la fagocitosis, la pinocitosis y en la endocitosis por medio de receptores, es necesario que una cierta cantidad inespecífica del fluido extracelular quede «atrapada» en la vesícula que penetrará en la célula. Esto se ha descrito como *endocitosis de masa-fase*, y debido a la falta de especificidad, este proceso se corresponde con lo que tradicionalmente se ha denominado *pinocitosis* o «célula bebiendo». En realidad, la pinocitosis, es un término que se ha creado para definir la entrada en la célula de moléculas pequeñas o iones.

La endocitosis por medio de un receptor es un mecanismo específico para la entrada en las células de macromoléculas. Las proteínas de la membrana plasmática se unen específicamente a determinadas moléculas (llamadas **ligandos**), que pueden estar presentes en el fluido extracelular en concentraciones muy bajas. Las invaginaciones de la superficie celular que contienen los receptores están tapizadas internamente por una proteína denominada **clatrina**, de ahí que se hayan descrito como **huecos tapizados por clatrina**. A medida que estos huecos, con sus receptores unidos al ligando, se van invaginando y penetrando en el interior de la célula, se pierde la capa de clatrina y el receptor y el ligando se disocian; los materiales que constituyen el receptor y la membrana se reciclan y vuelven a la superficie de la membrana. Algunas proteínas importantes y ciertos péptidos que actúan como hormonas entran en las células mediante este mecanismo.

Exocitosis

Del mismo modo que los materiales pueden ser llevados hacia el interior de la célula por invaginación y formación de una vesícula a partir de la membrana plasmática, la membrana de las vesículas puede fusionarse a la membrana plasmática y verter su contenido al medio circundante. Este es el proceso que se conoce como **exocitosis**. Se da en diversas células para eliminar los residuos no digeribles de las sustancias que entran por endocitosis, para segregar sustancias como las hormonas (Figura 4-10) y para transportar una sustancia y atravesar completamente la barrera celular, tal y como se ha mencionado antes. Por ejemplo, una sustancia puede ser atrapada por endocitosis a un lado de la pared de un vaso sanguíneo, transportada a través de la célula y expulsada al otro lado por exocitosis.

MITOSIS Y DIVISIÓN CELULAR

Todas las células del cuerpo proceden de la división de células preexistentes. Todas las células que se encuentran en la mayor parte de los organismos pluricelulares se han formado a partir de la división de una única célula, el **zigoto**, que se forma tras la unión (fecundación) de un **óvulo** y un **espermatozoide**. La división celular proporciona la base para el crecimiento, tanto en los seres que se reproducen sexualmente como en los que lo hacen asexualmente, y para la transmisión de las características hereditarias de una generación de células a la siguiente.

En la formación de las **células corporales** (células somáticas) el proceso de división nuclear es lo que se conoce como **mitosis**. Por la mitosis, cada «célula hija» está segura de recibir un juego completo de instrucciones genéticas. La mitosis es un sistema de reparto en el que se distribuyen los cromosomas y el DNA que contienen, asegurando así la continuidad de las generaciones celulares. Así, todas las células somáticas, cuyo número es de cientos de miles de millones en un animal grande, tienen el mismo contenido genético, puesto que todas descienden, por reproducción, de un óvulo fecundado original. A medida que un animal crece, como consecuencia de una

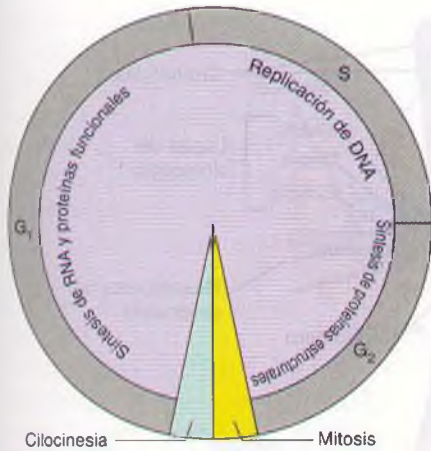
acción génica diferencial, sus células somáticas se diferencian y asumen distintas funciones y apariencias. Aunque la mayor parte de los genes, en las células especializadas, permanecen «silenciosos» y no se expresan a lo largo de la vida de las mismas, cada una de ellas posee una dotación genética completa. La mitosis asegura la equidad del potencial genético; más tarde, otros procesos dirigirán la expresión ordenada de los genes durante el desarrollo embrionario, mediante la selección de las instrucciones genéticas que contiene cada célula. (Estas propiedades fundamentales de las células de los organismos pluricelulares serán tratadas posteriormente en el Capítulo 7.)

En los animales que se reproducen **asexualmente**, la mitosis es el único mecanismo para la transmisión de la información genética desde los organismos parentales a la progenie. En los animales que se reproducen **sexualmente**, los progenitores tienen que producir **células sexuales** (gametos o células germinales) que contienen sólo la mitad del número normal de cromosomas, de modo que en la progenie que se forma tras la unión de los gametos no se duplique el número de cromosomas parentales. Esto requiere un tipo especial de división *reduccional* llamada **meiosis**, que se describe en el Capítulo 6 (p. 86).

EL CICLO CELULAR

Los ciclos vitales son un atributo importante de la vida. La descendencia de una especie a lo largo del tiempo es, en un sentido muy real, una secuencia de ciclos vitales. De modo semejante, las células están sometidas a ciclos de crecimiento y replicación, en los que se dividen repetidamente. Un ciclo celular es el período que va desde una mitosis a la siguiente, es decir, el intervalo entre dos generaciones celulares consecutivas (Figura 4-21).

La división nuclear propiamente dicha sólo abarca, aproximadamente, del 5 al 10% del ciclo celular; el resto del tiempo se emplea en la **interfase**, o estado entre dos divisiones nucleares. Durante muchos años se creyó que la interfase era un período de descanso, porque el núcleo parecía inactivo cuando se observaba con el microscopio lumínico ordinario. Al principio de la década de 1950 se introdujeron nuevas técnicas para poner de mani-


Figura 4-21

Ciclo celular en el que se ha representado la duración relativa de los diferentes periodos. S, G₁ y G₂ son los periodos de la interfase; el periodo S es el de síntesis de DNA; el periodo G₁ es el de presíntesis; y el periodo G₂ es el de postsíntesis. La duración real del ciclo y de cada uno de los periodos en concreto, varía considerablemente en los diferentes tipos de células. Después de la mitosis y de la citocinesis la célula puede entrar en un periodo de reposo conocido como periodo G₀.

fiesto la autoduplicación de DNA en el núcleo y, al mismo tiempo, los biólogos llegaron a comprender totalmente el significado del DNA como material genético. Fue entonces cuando se descubrió que la replicación del DNA ocurría durante el estado de interfase. Estudios posteriores revelaron que muchas otras proteínas y ácidos nucleicos, componentes esenciales para el crecimiento y la división celular normales, eran sintetizados durante este periodo, aparentemente de reposo, de la interfase.

La replicación del DNA ocurre durante la fase denominada periodo S (periodo de síntesis). En los cultivos de células de mamífero, el periodo S dura aproximadamente 6 de las 18 a 24 horas que se necesitan para completar el ciclo. En este periodo, ambas hebras del DNA tienen que replicarse; es decir, han de sintetizarse unas nuevas hebras complementarias, de modo que se produzcan dos moléculas idénticas a partir del filamento original.

El periodo S está precedido y seguido por los periodos G₁ y G₂ respectivamente (G significa «gap» o sea, intervalo), durante los cuales no hay síntesis de DNA. Para la mayoría de las células, el periodo G₁ es un importante estado de

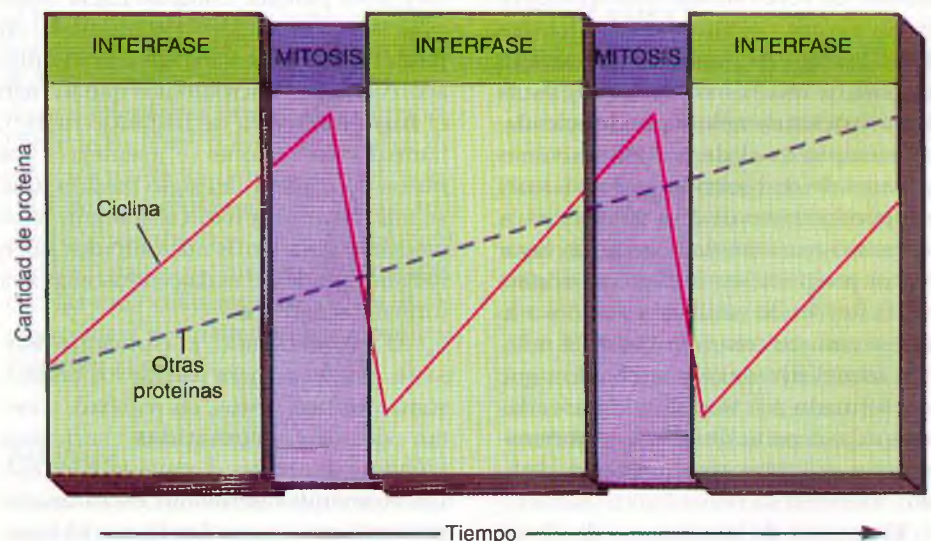
preparación para la replicación del DNA. Durante el periodo G₁ se sintetizan el RNA transferente, los ribosomas, el RNA mensajero y diversas enzimas. Durante el periodo G₂ se sintetizan las proteínas del huso y del áster, que quedan preparadas para separar los cromosomas durante la mitosis. Generalmente, el periodo G₁ dura más que el G₂, aunque hay mucha variación en los diferentes tipos de células. Las células embrionarias se dividen con mucha rapidez, porque no hay crecimiento celular entre las divisiones, sino sólo subdivisión de la masa. La síntesis de DNA puede producirse cien veces más rápidamente en las células embrionarias que en las de los adultos, y el periodo G₁ está muy reducido. A medida que el organismo se va desarrollando, el ciclo de la mayor parte de las células se va alargando, y muchas de ellas permanecen en un estado de no proliferación o quiescencia denominado periodo G₀. Por ejemplo, las neuronas no se multiplican y están en un periodo G₀ permanente.

Los resultados de investigaciones recientes han aportado mucha información sobre la compleja regulación de los sucesos del ciclo celular. El ciclo celular está regulado por unas **quinasas dependientes de la ciclina (cdk's)** y las subunidades que las activan se conocen con el nombre de **ciclinas**. Las quinasas son enzimas que añaden grupos fosfato a

otras proteínas para activarlas o desactivarlas, y ellas mismas, a su vez, también necesitan ser activadas. Las cdk's se activan únicamente cuando se unen con la ciclina adecuada, y estas ciclinas se sintetizan y se degradan a lo largo del ciclo celular (Figura 4-22). La mayor parte del mecanismo de regulación de las cdk's aún se desconoce.

ESTRUCTURA DE LOS CROMOSOMAS

Como se ha dicho anteriormente, el DNA de las células eucariontes se encuentra en la cromatina, un complejo de DNA y proteínas histonas y no histonas. La cromatina está organizada en un número relativamente bajo de cuerpos denominados **cromosomas** (cuerpos coloreados), así llamados debido a que se tiñen intensamente con ciertos colorantes vitales. En las células que no están en división, la cromatina está poco organizada y dispersa, de modo que no pueden distinguirse cromosomas individualizados (Capítulo 8, p. 127). Antes de la división la cromatina se condensa, y los cromosomas son reconocibles y pueden verse las características morfológicas de cada uno. Son muy variables en forma y longitud; algunos son curvos y otros rectos. Su número es constante para cada especie y todas las células del cuerpo (salvo las germinales) tienen el


Figura 4-22

Variaciones en el nivel de ciclina en las células que se están dividiendo en un embrión temprano de erizo de mar. La ciclina se une a unas quinasas dependientes de la ciclina, activándose así la enzima.

mismo número de cromosomas, sea cual sea su función en el cuerpo. Por ejemplo, las personas tenemos 46 cromosomas en cada una de nuestras células corporales (somáticas).

Durante la mitosis (división del núcleo), los cromosomas se acortan, se condensan cada vez más y se van diferenciando unos de otros hasta que cada uno adquiere su forma propia, que se caracteriza por la posición de una constricción, el **centrómero** (Figura 4-23). En el centrómero se encuentra el **cinetocoro**, un disco de proteínas especiales en el que se insertan las fibras del huso durante la mitosis.

El formidable problema del empaquetamiento del DNA, de forma que su información genética sea accesible durante el proceso de la transcripción (la formación del RNA mensajero a partir del DNA), se describe en el Capítulo 8, p. 127.

FASES DE LA MITOSIS

En la división celular hay dos etapas distintas: la división de los cromosomas del núcleo (**mitosis**) y la división del citoplasma (**citocinesis**). La mitosis o división del núcleo (es decir, la segregación cromosómica), es ciertamente la parte más llamativa y compleja de la división celular, y la de mayor interés para el citólogo. Generalmente, la citocinesis sigue de inmediato a la mitosis, aunque en ocasiones el núcleo puede dividirse cierto número de veces sin las correspondientes divisiones del citoplasma. En estos casos, la masa de protoplasma resultante contiene muchos núcleos y recibe la denominación de **célula plurinucleada**. Un ejemplo es el de las células óseas gigantes de reabsorción (osteoclastos) que pueden tener de 15 a 20 núcleos. A veces una masa plurinucleada, en lugar de por proliferación nuclear, se origina por la fusión de células; a esto es a lo que se conoce como **sincitio**. El músculo esquelético de los vertebrados, que está formado por fibras multinucleadas originadas a partir de células embrionarias que se fusionan, es un buen ejemplo.

El proceso de la mitosis se divide en cuatro fases o etapas sucesivas, aunque cada fase pasa a la siguiente sin que exista una línea de transición definida. Las fases son: profase, metafase, anafase y

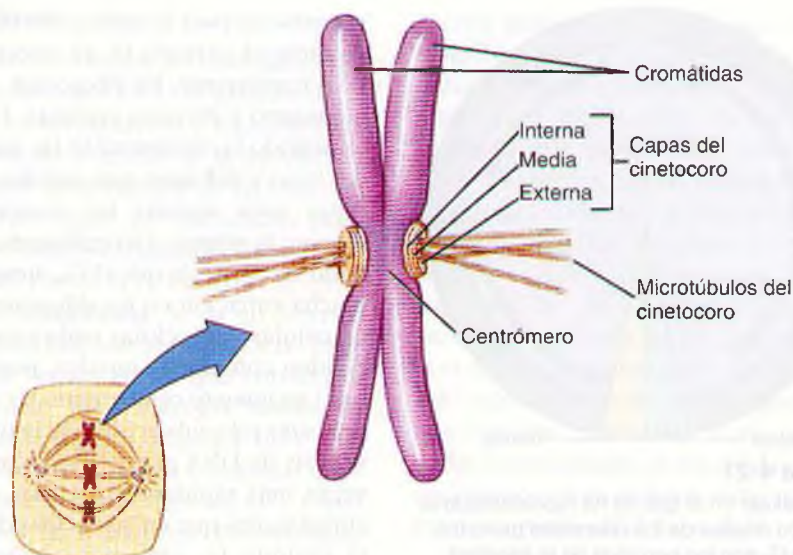


Figura 4-23

Estructura de un cromosoma durante la metafase. Las cromátidas hermanas aún permanecen unidas a nivel del centrómero. Cada cromátida posee un cinetocoro, al que están unidas las fibras del cinetocoro. Los microtúbulos del cinetocoro van desde cada cromátida hasta uno de los centrosomas, que están localizados en polos opuestos de la célula.

telofase (Figura 4-24). Cuando la célula no se está dividiendo activamente, está en interfase. Puesto que el DNA se ha replicado durante la interfase, ya hay una doble dotación de cromosomas cuando empieza la mitosis.

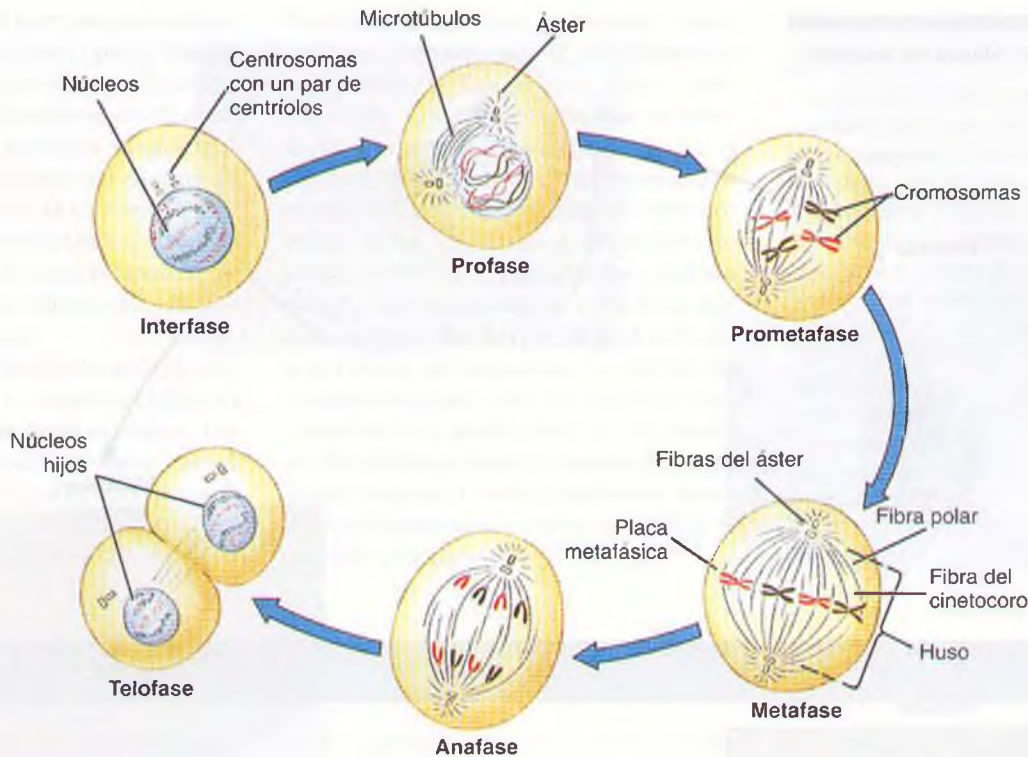
Profase

Al comienzo de la profase, los centrosomas (junto con los centriolos) se duplican, y en parejas, emigran hacia lados opuestos del núcleo (Figura 4-24). Al mismo tiempo, entre los dos centrosomas aparecen unos microtúbulos que forman el **huso** (en forma de balón de rugby), llamado así porque se asemeja a los husos de madera del siglo pasado, que se utilizaban para retorcer y reunir hilos mediante giro. Otros microtúbulos salen radialmente desde cada centrosoma para formar los **ásteres**.

Al mismo tiempo, la cromatina difusa se condensa para formar los cromosomas visibles. Estos, en realidad, constan de dos **cromátidas** hermanas idénticas, formadas durante la interfase. Las cromátidas hermanas están unidas por sus centrómeros. Las fibras del huso, unidas a uno de los centrosomas, realizan movimientos dinámicos de extensión y retracción. Cuando una de las fibras encuentra uno de los cinetocoros, se une

a él, deja de extenderse y retraerse, y ahora pasa a denominarse **fibra del cinetocoro**. El proceso es como si los centrosomas enviasen «sondas» en busca de los cromosomas.

Los microtúbulos son unos cilindros largos, huecos e inextensibles, que están formados por la proteína tubulina. Cada molécula de tubulina, en realidad, está formada por dos proteínas globulares. Las moléculas están unidas por sus extremos para formar un filamento, y 13 de estos filamentos se agrupan para formar un microtúbulo. Ya que las subunidades de tubulina de un microtúbulo están unidas «cabeza con cola», los extremos del microtúbulo difieren, tanto química, como funcionalmente. Uno de ellos (denominado extremo positivo) añade y elimina subunidades de tubulina más rápidamente que el otro (el extremo negativo). En el huso mitótico, los extremos positivos de las fibras del cinetocoro y las fibras polares, son los más alejados del centrosoma, y los extremos negativos, son los que están unidos a él. Los microtúbulos crecen cuando el ritmo de unión de las subunidades es mayor al ritmo de desprendimiento de las mismas, y se acortan cuando sucede lo contrario.

**Figura 4-24**

Fases de la mitosis. Se representa la división de una célula con dos pares de cromosomas. Uno de los cromosomas de cada pareja se representa en rojo.

Metafase

Cada centrómero tiene dos cinetocoros, cada uno de los cuales está unido a uno de los centrosomas por medio de las fibras del cinetocoro. Durante la metafase, y mediante un mecanismo de «tira y aljoja», las cromátidas hermanas ya condensadas emigran rápidamente hacia el centro de la región nuclear para formar la **placa metafásica** (Figura 4-25). Los centrómeros se colocan precisamente en esta placa, con los brazos de las cromátidas extendidos al azar en distintas direcciones.

Anafase

El centrómero, que mantiene unidas a las cromátidas, se va ahora escindiendo hasta que se forman dos cromosomas independientes, cada uno con su propio centrómero. Estos cromosomas se van desplazando hacia polos opuestos, a los que son atraídos por las fibras del cinetocoro. Este estado se denomina a menudo **anafase A**. Los brazos de cada cromosoma son arrastrados a medida que los microtúbulos se van acortando para llevar los cromosomas hacia los polos.

Investigaciones recientes han puesto de manifiesto que la fuerza que mueve los cromosomas se debe al desensamblaje de subunidades de tubulina en el extremo de los filamentos del cinetocoro (ver recuadro en la página anterior).

A medida que se van acercando los centrómeros de los distintos cromosomas, el huso se va alargando y los centrosomas se van alejando. Esta es la **anafase B**. El mecanismo parece estar relacionado con interdigitaciones de los extremos libres de las fibras polares. La tubulina de estos microtúbulos tiene asociadas moléculas de otras proteínas que actúan como «moléculas motoras». Estas interactúan con las fibras adyacentes (o, mejor dicho, con las moléculas motoras de las fibras adyacentes) y van tirando hasta partir el huso por la mitad.

Telofase

Cuando los cromosomas hijos alcanzan sus polos respectivos, empieza la telofase. Los cromosomas hijos se agrupan y se tiñen intensamente con los colorantes histológicos. Las fibras del huso desaparecen y los cromosomas pierden su iden-

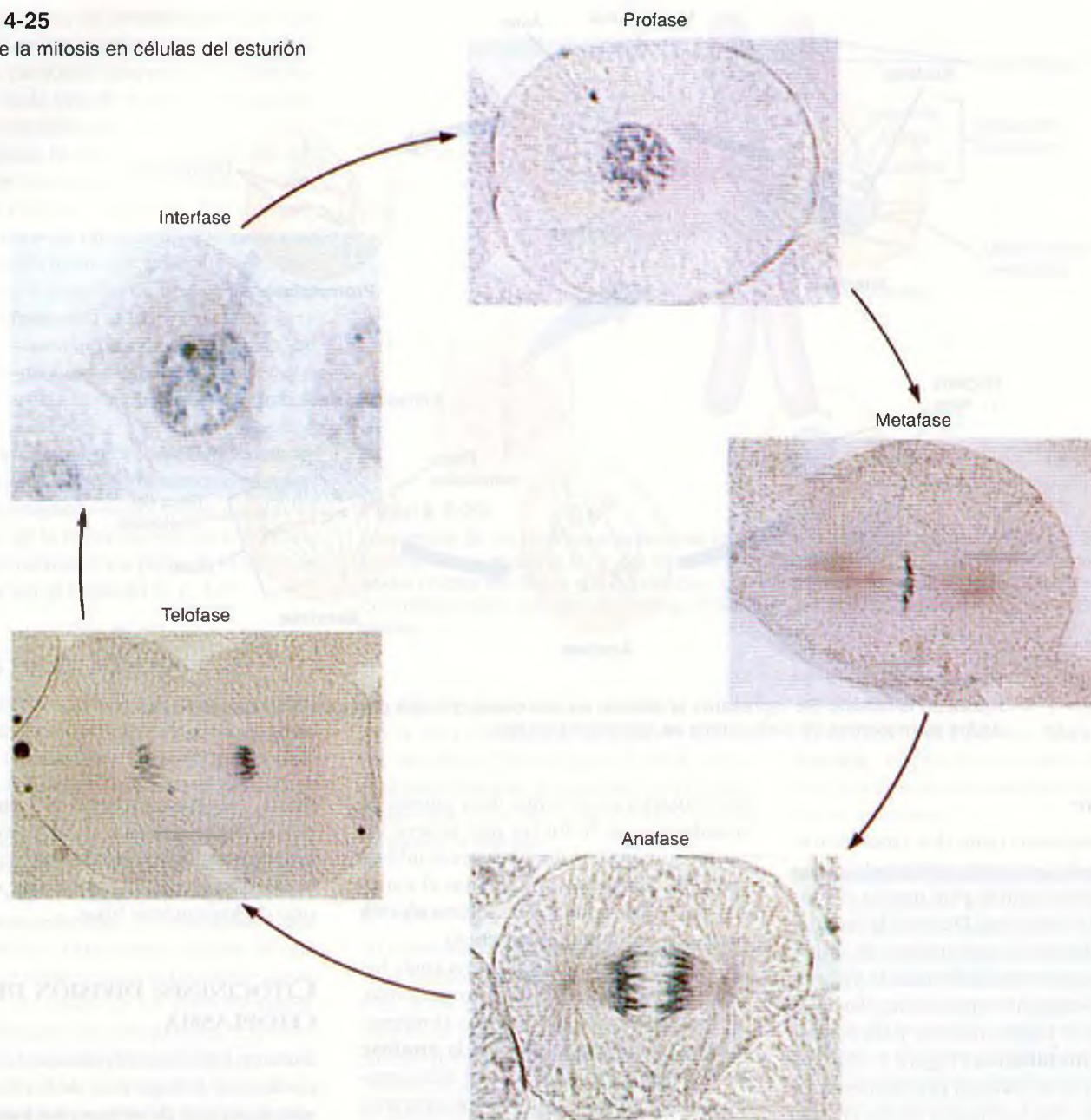
tidad, volviendo a verse el entramado difuso de cromatina, característico del núcleo interfásico. Finalmente reaparece la membrana nuclear alrededor de cada uno de los núcleos hijos.

CITOCINESIS: DIVISIÓN DEL CITOPLASMA

Durante los estados finales de la división nuclear, en la superficie de la célula aparece un **surco de segmentación**, que la circunda y está situado sobre el ecuador del huso. Este surco se hace más profundo y oprime la membrana plasmática, como si un lazo invisible la apretase. Justo bajo la superficie del surco, aparecen unos microfilamentos de actina. Una interacción con la miosina, similar a la que tiene lugar cuando se contraen las células musculares (p. 647), tira del surco hacia el interior. Finalmente, los bordes plegados de la membrana plasmática se reúnen y fusionan, completando así la división celular. Como sucede con otros aspectos del citoesqueleto, como por ejemplo el huso, los centrosomas son los responsables de la localización y contracción de los microfilamentos, de que se mantengan equi-

Figura 4-25

Fases de la mitosis en células del esturión blanco.



distantes, y de que se coloquen en ángulo recto con respecto al huso.

RENOVACIÓN CELULAR

La división celular es importante para el crecimiento, para remplazar las células que se pierden por el desgaste natural, deterioro y roturas, y para la curación de heridas. La división de las células es especialmente rápida durante el comienzo del desarrollo del organismo. Al nacer, un niño tiene aproximadamente dos billones de células, que proceden de la división repetida de un solo óvulo fecundado. Este número tan enorme puede

alcanzarse tras 42 divisiones celulares, en las que cada generación celular se divide una vez cada 6 ó 7 días. Con sólo 5 divisiones más, el número de células podría alcanzar los 60 billones, que es el número de células que posee un hombre adulto de unos 75 kg. Pero, por supuesto, ningún organismo se desarrolla de esta manera mecánica. La división celular es rápida durante el comienzo del desarrollo embrionario; después, se va haciendo más lenta con la edad. Es más, las diferentes estirpes celulares se dividen a ritmos muy diferentes. En algunas, el período promedio entre divisiones se mide en horas, mientras que en otras se

mide en días, meses o incluso años. Las células del sistema nervioso central dejan de dividirse después de los primeros meses del desarrollo fetal, y persisten sin dividirse posteriormente durante la vida del individuo. Las células musculares también dejan de dividirse al tercer mes del desarrollo fetal; el crecimiento posterior depende del aumento de tamaño de las fibras musculares ya presentes.

En otros tejidos, que están sometidos a roces y desgastes, las células perdidas tienen que ser sustituidas constantemente. Se ha calculado que cada día se reponen en una persona entre el 1 y 2% de todas sus células corporales (un total de

100 000 millones). El roce mecánico arranca las células externas de la piel, y los alimentos, en su paso por el tubo digestivo, arrancan células de revestimiento. El corto ciclo celular de las células sanguíneas tiene que implicar un número enorme de sustituciones, y durante la vida sexual activa de los machos, se producen cada día muchos millones de espermatozoides. Todas estas pérdidas celulares tienen que reponerse por mitosis.

No obstante, el desarrollo normal también lleva consigo la muerte celular sin que se produzca reemplazamiento. Las células sufren una decadencia con el envejecimiento, al ir sufriendo diversos daños como consecuencia de la acumulación de diferentes agentes oxidantes y

finalmente terminan muriendo. Otras células sufren una muerte programada, o **apoptosis** (G. *apo-*, desde, lejos + *ptosis*, caída), que en muchos casos es necesaria para que se mantenga la salud y el desarrollo normal del organismo. Por ejemplo, durante el desarrollo embrionario de los vertebrados, un exceso de células nerviosas e inmunitarias, podrían llegar a causar un ataque contra los tejidos propios, por lo que se podría llegar a producir un «suicidio». La apoptosis consiste en una serie de sucesos bien coordinados y predecibles: El citoplasma de las células rodea y envuelve la membrana nuclear y otros orgánulos, hasta que se fragmentan y entonces el DNA es atacado por enzimas.

La apoptosis está recibiendo una gran atención por parte de numerosos investigadores. Uno de los más valiosos modelos que se emplean en los laboratorios, es un pequeño nematodo de vida libre, *Caenorhabditis elegans* (p. 311). El efecto de la apoptosis, no siempre es beneficioso para el organismo. Por ejemplo, un importante mecanismo del SIDA (síndrome de inmunodeficiencia adquirida) parece relacionado con un desencadenamiento inapropiado de la muerte programada de importantes células del sistema inmunitario.

Resumen

Las células son las unidades básicas de todos los seres vivos, tanto estructural como funcionalmente. Las células eucariontes difieren de las células procariontes de las bacterias y arqueobacterias en varios aspectos, de los cuales, el más llamativo es la presencia de una membrana que rodea al núcleo, donde están contenidos los cromosomas que llevan material hereditario.

Las células están rodeadas por una membrana plasmática que regula el flujo de tráfico molecular entre la célula y su entorno. El núcleo, encerrado en una membrana doble, contiene cromatina y uno o dos nucléolos. Exteriormente a la envuelta nuclear está el citoplasma, subdividido por una red membranosa, el retículo endoplásmico. Entre los orgánulos intracelulares se encuentran el aparato de Golgi, mitocondrias, lisosomas y otras vesículas rodeadas de membrana. El citoesqueleto está formado por microfilamentos (actina), microtúbulos (tubulina) y filamentos intermedios (de varios tipos). Los cilios y flagelos son apéndices móviles filiformes, que contienen microtúbulos. El movimiento ameboide por pseudópodos, actúa por medio de los microfilamentos de actina. Las uniones estrechas, desmosomas y uniones en hendidura (gap), son comunicaciones, estructural y funcionalmente diferentes, entre células.

Las membranas de la célula están compuestas por una doble capa de fosfolípidos y otros materiales, entre los que están el coles-

terol y algunas proteínas. Los extremos hidrófilos de las moléculas fosfolípicas están en las superficies externa e interna de las membranas, y las partes correspondientes a los ácidos grasos, están dirigidas hacia dentro, unas frente a otras, para formar un interior hidrófobo.

Las sustancias pueden entrar en las células por difusión, transporte facilitado y por endocitosis. La ósmosis es la difusión de agua a través de una membrana semipermeable, como resultado de la presión osmótica. Los solutos, para los cuales la membrana es impermeable, necesitan para poder atravesarla de una molécula transportadora o permeasa. Los sistemas transportadores mediante permeasas incluyen la difusión facilitada (en la dirección del gradiente de concentraciones) y el transporte activo (en contra del gradiente de concentraciones, por lo que necesita un aporte energético). La endocitosis incluye la entrada en la célula de gotitas (pinocitosis) o de partículas (fagocitosis). En la exocitosis se invierte el proceso de la endocitosis.

La división celular en los eucariontes incluye la mitosis, o división de los cromosomas del núcleo, y la citocinesis, o división del citoplasma. La mitosis por sí misma es sólo una pequeña parte del ciclo celular. En la interfase se han reconocido los períodos G_1 , S y G_2 ; el período S es el tiempo durante el cual se sintetiza el DNA (se replican los cromosomas).

Los cromosomas replicados de cada par

se mantienen unidos por el centrómero. En la profase, los cromosomas replicados se condensan en unos cuerpos reconocibles. Entre los centrosomas se forma un huso a medida que se van separando hacia polos opuestos de la célula. Al final de la profase, la envuelta nuclear se desintegra y los cinetocoros de cada cromosoma aparecen unidos a los centrosomas por medio de unos microtúbulos (fibras del cinetocoro). En la metafase, las cromátidas hermanas emigran hacia el centro de la célula. En la anafase, el centrómero se divide y uno de cromosomas de cada tipo es llevado hacia uno de los centrosomas, por las fibras del cinetocoro que lo sujetan. En la telofase, los cromosomas quedan en la posición del núcleo de cada célula hija y la cromatina vuelve a formar un entramado difuso. Reaparece la membrana nuclear y se produce la citocinesis.

Las células se dividen rápidamente durante el desarrollo embrionario, y después lo hacen más lentamente, según aumenta la edad. Algunas células continúan dividiéndose a lo largo de toda la vida del animal, para reponer células perdidas por desgaste y por desprendimiento, mientras que otras, como las células nerviosas o las musculares, completan sus divisiones durante el período del desarrollo y nunca más se vuelven a dividir. Algunas células sufren una muerte celular programada, o apoptosis.

Cuestionario

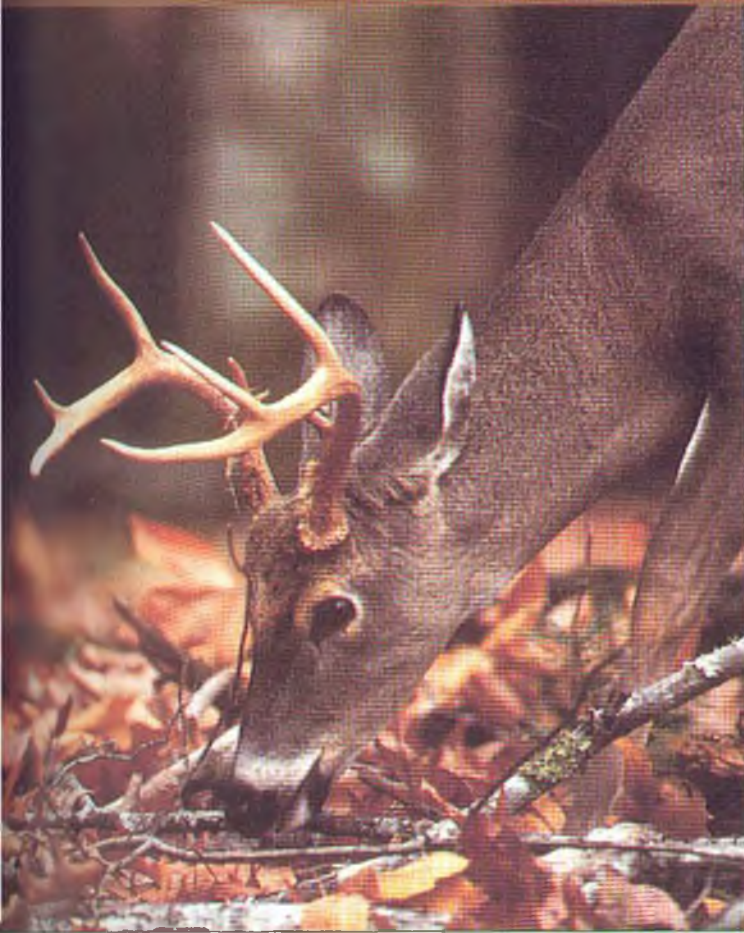
1. Explique las diferencias (fundamentales) entre el microscopio lumínico y el electrónico.
2. Defina brevemente cada uno de los siguientes términos: membrana plasmática, cromatina, núcleo, nucléolo, retículo endoplásmico rugoso (ER rugoso), aparato de Golgi, lisosomas, mitocondrias, microfilamentos, microtúbulos, filamentos intermedios, centriolos, cuerpo basal (cintetoma), unión estrecha, unión en hendidura (gap), desmosoma, glucoproteína, microvellosidades.
3. Nombre dos funciones para la actina y dos para la tubulina.
4. Diferencie entre cilios, flagelos y pseudópodos.
5. ¿Qué funciones tienen cada uno de los componentes principales de la membrana plasmática?
6. Nuestro concepto actual de membrana plasmática se conoce como modelo del mosaico fluido ¿por qué?
7. Se colocan glóbulos rojos en una disolución y se observa que se hinchan y estallan. Otros se colocan en una disolución diferente y se ve que se arrugan. Explique lo que sucede en cada caso.
8. Explique los motivos por los que un vaso que contenga una solución salina, colocado en la mesa del laboratorio, puede tener una elevada presión osmótica, cuando está sujeto a una presión hidrostática de sólo una atmósfera.
9. La membrana celular es una eficaz barrera frente al movimiento de moléculas a través de ella, pero muchas sustancias pueden atravesarla y entrar en la célula. Explique los mecanismos mediante los cuales lo hacen, y comente las fuentes de energía necesarias para cada uno de dichos mecanismos.
10. Diferencie entre fagocitosis, pinocitosis, endocitosis por medio de receptores y exocitosis.
11. Defina los siguientes términos: cromosoma, centrómero, centrosoma, cinetocoro, mitosis, citocinesis y sincitio.
12. Explique las fases del ciclo celular y comente los procesos más importantes que se producen en cada una de ellas. ¿Qué es la fase G₂?
13. Nombre en orden las fases de la mitosis, y describa el comportamiento de los cromosomas en cada una de ellas.
14. Describa brevemente las formas de muerte celular durante la vida normal de un organismo pluricelular.

Bibliografía

- Anderson, R. G. W., B. A. Kamen, K. G. Rothberg, and S. W. Lacey. 1992. Potocytosis: sequestration and transport of small molecules by caveolae, *Science*, **255**:410-413. *Describe el mecanismo de entrada en la célula de moléculas pequeñas.*
- Bretscher, M. S. 1985. The molecules of the cell membrane. *Sci. Am.* **253**:100-108 (Oct.). *Una buena exposición de la estructura molecular de las membranas celulares, uniones intercelulares y del mecanismo de la endocitosis por medio de receptores.*
- Bretscher, M. S., and S. Munro. 1993. Cholesterol and the Golgi apparatus. *Science* **261**:1280-1281. *Una buena descripción del comportamiento del colesterol en la célula y cómo el aparato de Golgi lo concentra en la membrana plasmática.*
- Dautry-Varsat, A., and H. F. Lodish. 1984. How receptors bring proteins and particles into cells. *Sci. Am.* **250**:52-58 (May). *Una exposición muy completa de la endocitosis por medio de receptores.*
- Glover, D. M., C. González, and J. W. Raff. 1993. The centrosome. *Sci. Am.* **268**:62-68 (June). *El centrosoma de las células animales sirve como centro organizador del citoesqueleto.*
- Hartwell, L. H., and M. B. Kastan. 1994. Cell cycle control and cancer. *Science* **266**:1821-1828. *Algunos cambios genéticos en la coordinación de las quinasas dependientes de la ciclina, su control o en sus mecanismos de actuación, pueden llevar a una división celular descontrolada.*
- Lodish, H., D. Baltimore, A. Berk, S. L. Zipursky, P. Matsudaira, and J. Darnell. 1995. *Molecular biology*, ed. 2. New York, Scientific American Books, W. H. Freeman & Company. *Muy actualizado, completo y agradable de leer. Incluye tanto la biología celular, como molecular. Avanzado, pero muy recomendable.*
- McIntosh, J. R., and K. L. McDonald. 1989. The mitotic spindle. *Sci. Am.* **261**:48-56 (Oct.). *Sobre los conocimientos actuales y las hipótesis acerca de la función de los microtúbulos durante la mitosis.*
- Murray, A., and T. Hunt. 1993. *The cell cycle. An introduction.* New York, Oxford University Press. *Una buena revisión de los conocimientos actuales sobre el ciclo celular.*
- Murray, A. W., and M. W. Kirschner. 1991. What controls the cell cycle. *Sci. Am.* **264**:56-63 (Mar.). *Presenta las evidencias disponibles sobre el papel de la cdc2 quinasa y la ciclina en el ciclo celular.*

5

Fisiología celular



La segunda ley

Los seres vivos parecen contradecir la segunda ley de la termodinámica, que establece que la energía de todo el universo está dirigida en un sentido concreto, y éste es, y siempre ha sido, el desorden. Inevitablemente, todas las formas de energía tienden a producir calor. Este incremento del desorden, o aleatoriedad en un sistema cerrado se denomina entropía. No obstante, los seres vivos *disminuyen* su entropía mediante el *aumento* del orden molecular de todas sus estructuras. Ciertamente, un organismo aumenta enormemente su complejidad durante su desarrollo, desde el estado de huevo fecundado hasta el estado adulto. Sin embargo, la segunda ley de la termodinámica se puede aplicar a los sistemas cerrados, y los seres vivos no lo son. Los animales crecen y se mantienen gracias a la energía libre del ambiente. Cuando un ciervo se sacia de bellotas y hayucos durante el verano, transforma la energía potencial almacenada en los enlaces químicos de alta energía de los tejidos de estos productos vegetales. Entonces, siguiendo

rutas bioquímicas con secuencias de tipo «paso a paso», esta energía se va liberando gradualmente en forma de combustible para que el ciervo pueda realizar sus actividades. Así, este animal disminuye su propia entropía, aumentando la entropía de sus alimentos. No obstante, la estructura organizada del ciervo no es permanente, ya que desaparecerá cuando el animal muera.

La fuente última de energía para el ciervo, y para todos los seres vivos de la Tierra, es el Sol. La luz solar es captada por las plantas verdes que, afortunadamente para todos, la almacenan como energía química de enlace, lo que permite la subsistencia tanto de las propias plantas como de los animales que se alimentan de ellas. Así, la segunda ley de la termodinámica no es que no se cumpla, sino que simplemente es ignorada por los seres vivos de la Tierra, que aprovechan el suministro de energía continuo por parte del Sol para mantener la biosfera con un alto orden interno, al menos durante el tiempo en que la vida exista sobre la Tierra. ■

En los Protozoos todos los procesos vitales ocurren dentro de los límites de una única célula. En los Metazoos se distribuyen entre grupos de células especializadas que poseen funciones concretas como la coordinación nerviosa, la digestión o la excreción, que benefician al conjunto del organismo; una «división del trabajo» que ha contribuido a la gran diversidad evolutiva de los animales pluricelulares. No obstante, existen ciertas actividades que son llevadas a cabo por todas las células de los animales, ya se trate de una célula hepática, una nerviosa o una muscular. Todas las células deben producir energía, sintetizar sus propios componentes internos, controlar la mayor parte de su propia actividad y proteger su entorno. En este capítulo consideraremos estas actividades.

LA ENERGÍA Y LAS LEYES DE LA TERMODINÁMICA

El concepto de energía es fundamental en todos los procesos vitales. Generalmente entendemos por energía la capacidad para realizar un trabajo, es decir, para producir algún cambio. Es más, la energía es un ente abstracto, difícil de definir y de medir. La energía no puede verse, y sólo puede definirse y describirse en función de los efectos que produce sobre la materia.

La energía puede existir en dos estados, cinética y potencial. La **energía cinética** es la energía del movimiento. La **energía potencial** es la energía almacenada, es decir, la que en ese momento no está realizando un trabajo, pero puede realizarlo. La energía puede pasar de un tipo a otro. Para los seres vivos es espe-

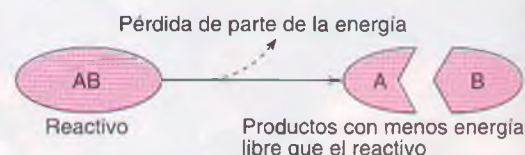
cialmente importante la energía química, una forma de energía potencial almacenada en los enlaces químicos de las moléculas. La energía química puede utilizarse cuando se rompen los enlaces químicos, liberándose energía cinética. La mayoría de los procesos que se dan en los seres vivos implican la transformación de energía potencial en energía cinética.

La transformación de una forma de energía en otra está controlada por dos leyes de la termodinámica. La **primera ley de la termodinámica** establece que la energía ni se crea ni se destruye. Puede pasar de una forma a otra, pero la cantidad total de energía de un sistema permanece estable. En resumen, la energía se conserva. Así, si ponemos gasolina en un motor, no creamos energía nueva, sino que simplemente convertimos la energía química de la gasolina en otra forma de energía, en este caso energía mecánica y calor. La **segunda ley de la termodinámica**, tratada en el prólogo de este capítulo, está relacionada con la transformación de la energía. Esta ley fundamental establece que la energía de un sistema cerrado tiende a alcanzar el máximo nivel de desorden, o entropía, como energía que sale del sistema (Figura 5-1). No obstante, los seres vivos son sistemas abiertos que no sólo mantienen su nivel de organización, sino que tienden a aumentarlo durante todo el desarrollo embrionario del animal desde el estado de huevo al estado adulto.

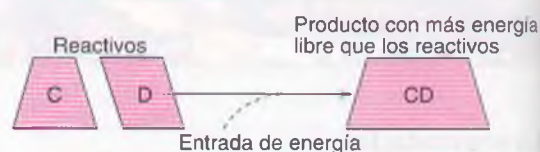
ENERGÍA LIBRE

Para describir las transformaciones de la energía que se producen en las reacciones

químicas, los bioquímicos utilizan el concepto de **energía libre**. La energía libre es simplemente la energía disponible en un sistema para realizar un trabajo. En una molécula, la energía libre equivale a la energía presente en los enlaces químicos, menos la energía que no puede utilizarse. En la mayor parte de las reacciones que tienen lugar en las células se desprende energía libre, y se dice que son **exergónicas** (G. *ex*, fuera + *ergon*, trabajo). Tales reacciones son espontáneas y siempre se producen «cuesta abajo», ya que la energía libre se pierde desde el sistema. Así:



Sin embargo, muchas reacciones importantes en las células requieren la adición de energía libre, y se dice que son **endergónicas** (G. *endon*, dentro + *ergon*, trabajo). Tales reacciones tienen que ser empujadas «cuesta arriba», ya que finalizan con más energía de la que empezaron:



Como veremos en la siguiente sección, el ATP es el intermediario más universal y rico en energía de los utilizados por los seres vivos para impulsar «cuesta arriba» reacciones importantes, como las necesarias para el transporte activo de moléculas a través de las membranas y la síntesis celular.

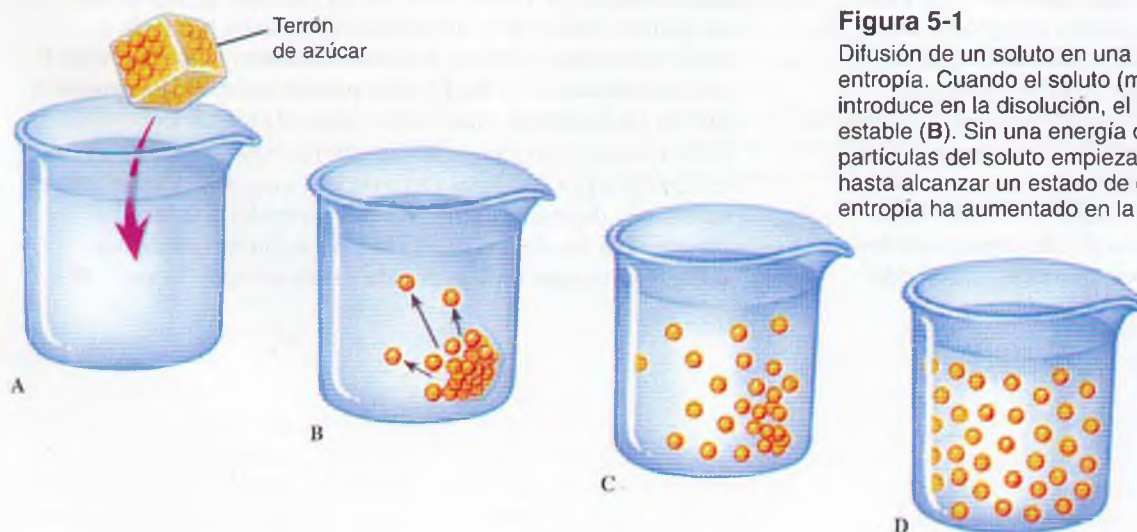


Figura 5-1

Difusión de un soluto en una disolución, un ejemplo de entropía. Cuando el soluto (moléculas de azúcar) se introduce en la disolución, el sistema está ordenado y estable (B). Sin una energía que mantenga dicho orden, las partículas del soluto empiezan a distribuirse por la solución hasta alcanzar un estado de desorden (equilibrio) (D). La entropía ha aumentado en la figura de izquierda a derecha.

EL PAPEL DE LA ENZIMAS

LAS ENZIMAS Y LA ENERGÍA DE ACTIVACIÓN

Para que cualquier reacción que tiende a producirse tenga lugar, incluso si es exergónica, primero deben desestabilizarse los enlaces químicos. Por ejemplo, si la reacción implica la ruptura de un enlace covalente, los átomos que forman dicho enlace deberán separarse primero para hacerlo menos estable. Antes de que el enlace se estire lo suficiente como para que se rompa debe suministrarse una cierta energía, llamada **energía de activación**. Sólo entonces habrá una pérdida completa de energía libre y se dará la formación de los productos de reacción. Este requerimiento puede compararse con la energía necesaria para empujar un carruaje hasta la cima de una colina, antes de que ruede hacia abajo por la otra ladera, liberando su energía potencial, a medida que desciende.

Una forma de activar los reactivos químicos es elevar su temperatura. Al aumentar la tasa de colisiones moleculares y separar los enlaces químicos, el calor puede proporcionar la energía de activación necesaria para que se produzca una reacción. Ahora bien, las reacciones metabólicas deben ocurrir a temperaturas biológicamente tolerables, que son demasiado bajas como para que se produzcan incrementos perceptibles en las reacciones. En vez de eso, los sistemas vivos han desarrollado una estrategia diferente: emplean **catalizadores**.

Los catalizadores son sustancias químicas que aceleran los ritmos de reacción sin afectar a los productos, y que no se alteran ni se destruyen en el curso de dicha reacción. Un catalizador no puede hacer que se produzca una reacción energéticamente imposible; simplemente acelera una reacción que de otra forma se produciría a una velocidad mucho más lenta.

Las **enzimas** son los catalizadores del mundo viviente. El especial valor como catalizador de una enzima es su poder para reducir la cantidad de energía de activación necesaria para que se produzca una reacción. En efecto, una enzima dirige la reacción hacia uno o más pasos intermedios, cada uno de los cuales requiere mucha menos energía de activación que la necesaria para una reac-

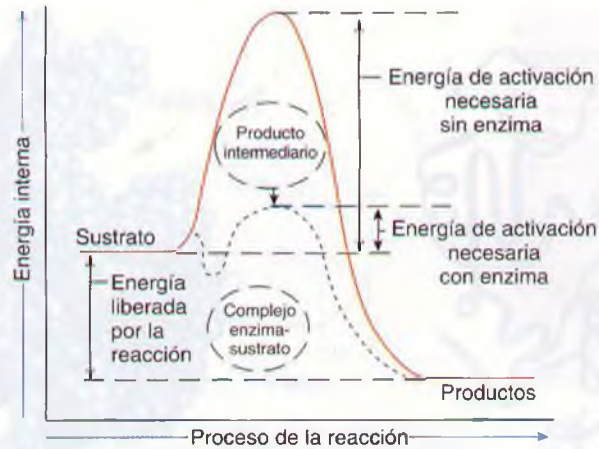


Figura 5-2

Cambios energéticos durante la catálisis enzimática de un sustrato. La reacción completa se produce con liberación de energía (reacción exergónica). En ausencia de enzima, el sustrato es estable debido a la gran cantidad de energía de activación necesaria para romper enlaces químicos fuertes. La enzima reduce el umbral energético, mediante la formación de un intermediario químico con un estado de energía interna mucho menor.

ción en un único paso (Figura 5-2). Hay que hacer notar que las enzimas no proporcionan la energía de activación, sino que disminuyen el umbral de la misma, haciendo que la reacción se produzca más fácilmente. Las enzimas sólo afectan a la velocidad de reacción; en modo alguno alteran el cambio de energía libre de dicha reacción, ni cambian las proporciones de reactivos y productos de la misma.

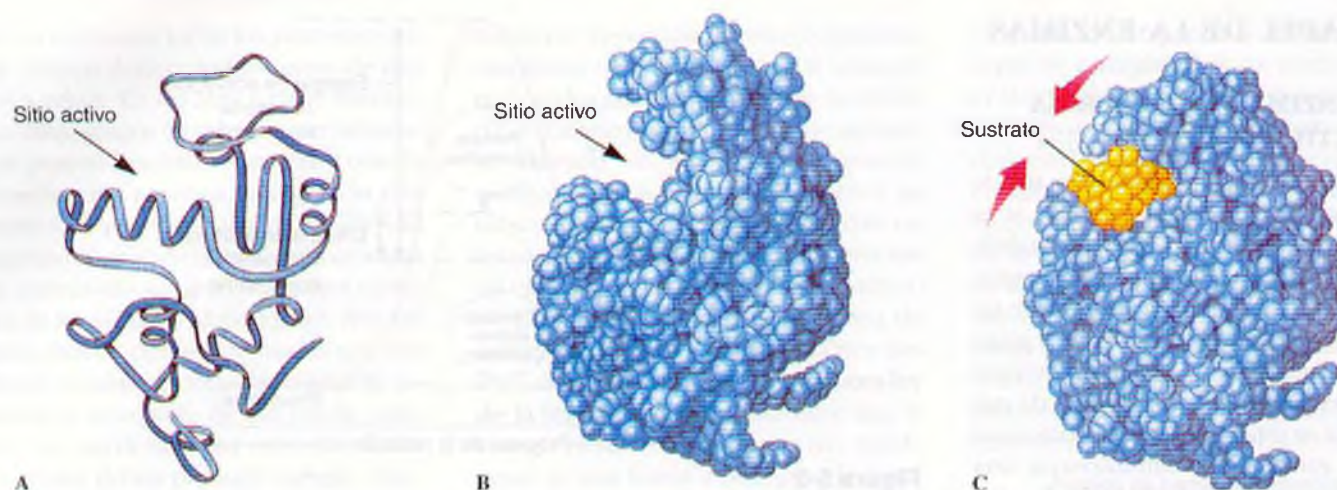
NATURALEZA DE LAS ENZIMAS

Las enzimas son moléculas complejas, que varían en tamaño desde pequeñas proteínas con un peso molecular de 10 000, hasta moléculas sumamente complicadas con pesos moleculares de más de 10^6 . Muchas enzimas son proteínas puras, es decir, cadenas de aminoácidos, plegadas y unidas. Otras enzimas, para poder desempeñar su papel enzimático, necesitan de la participación de pequeños grupos no proteicos, llamados **cofactores**. En algunos casos, estos cofactores son iones metálicos (por ejemplo, iones de hierro, cobre, zinc, magnesio, potasio o calcio) que forman una parte funcional de la enzima. Algunos ejemplos son la anhidrasa carbónica, que contiene zinc; los citocromos, que contienen hierro; y la troponina (una enzima que actúa en la contracción muscular), que contiene calcio. Otro tipo de cofactores, llamados **coenzimas**, son orgánicos. Todas las coenzimas contienen grupos derivados de las vitaminas, compuestos que deben ser

suministrados por la dieta. Todas las vitaminas del complejo B actúan como coenzimas. Ya que los animales han perdido la capacidad de sintetizar estas vitaminas que actúan como coenzimas, es obvio que un déficit de vitaminas puede producir una enfermedad grave. Sin embargo, a diferencia de los combustibles y nutrientes de la dieta, que han de ser repuestos después de ser consumidos o utilizados como materiales estructurales, las vitaminas se recuperan en su forma original y pueden usarse en repetidas ocasiones. Algunos ejemplos de coenzimas que llevan vitaminas son el nicotín adenín dinucleótido (NAD), que contiene ácido nicotínico (niacina); la coenzima A, que contiene ácido pantoténico; y el flavín adenín dinucleótido (FAD), que contiene riboflavina (vitamina B₂).

ACCIÓN DE LAS ENZIMAS

Una enzima funciona combinándose de forma sumamente específica con un **sustrato**, la molécula cuya reacción cataliza. La enzima posee un sitio activo, localizado dentro de una hendidura o hueco, que presenta una configuración molecular única. El sitio activo tiene una superficie flexible, que envuelve y se adapta al sustrato (Figura 5-3). La unión de la enzima con el sustrato forma un **complejo enzima-sustrato (complejo ES)**, en el cual el sustrato está sujeto mediante enlaces covalentes a uno o más puntos del lugar activo de la enzima. El com-

**Figura 5-3**

Forma de actuar de una enzima. Este modelo tridimensional muestra que la enzima lisozima posee una oquedad en la que se encuentra su centro activo. Cuando una cadena de azúcar (sustrato) entra en la oquedad, la proteína que constituye la enzima cambia ligeramente de forma, de manera que la molécula de sustrato queda englobada. En esta configuración se activa un centro de la enzima (un aminoácido de la proteína), situado junto a uno de los enlaces entre moléculas de azúcar adyacentes, produciéndose la ruptura de la cadena del azúcar.

plejo ES no es fuerte y se disociará rápidamente, pero durante ese momento fugaz la enzima proporciona un entorno químico único, que actúa sobre ciertos enlaces químicos del sustrato de manera que se necesita mucha menos energía para completar la reacción.

¿Cómo pueden estar los bioquímicos seguros de la existencia de un complejo enzima-sustrato? La prueba original, puesta de manifiesto por Leonor Michaelis en 1913, es que cuando la concentración del sustrato aumenta y la de enzima permanece constante, la tasa de reacción alcanza la velocidad máxima. Este *efecto de saturación* se interpreta en el sentido de que todos los lugares catalíticos se llenan a altas concentraciones de sustrato. Esto no se observa en una reacción sin catalizar. Otra evidencia se basa en la observación de que el complejo ES presenta características espectroscópicas únicas, que ni la enzima ni el sustrato poseen por separado. Además, algunos complejos ES pueden aislarse en estado puro, y al menos un tipo (los ácidos nucleicos y sus enzimas polimerasas) han sido vistos directamente con el microscopio electrónico.

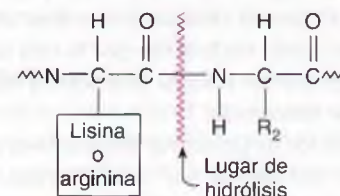
Las enzimas que intervienen en algunos procesos importantes, como por ejemplo las reacciones que se están produciendo constantemente y que están encaminadas a suministrar la energía para

la célula, parecen operar como conjuntos enzimáticos, y no como enzimas aisladas. Por ejemplo, la conversión de la glucosa a dióxido de carbono y agua se realiza a través de 19 reacciones consecutivas, cada una de las cuales requiere una enzima específica. En la célula, las enzimas fundamentales se encuentran en concentraciones relativamente altas, y pueden formar parte de secuencias enzimáticas bastante complejas y muy integradas. Una enzima lleva a cabo un primer paso y cede el producto a otra enzima que cataliza el paso siguiente, y así sucesivamente, hasta que se completa la ruta enzimática. Se podría decir que las reacciones están acopladas. Tales reacciones acopladas se estudiarán más adelante cuando se trate de la energía aportada por el ATP.

ESPECIFICIDAD DE LAS ENZIMAS

Una de las características más importantes de las enzimas es su elevada especificidad. Esta es una consecuencia del ajuste molecular exacto necesario entre enzima y sustrato. Además, una enzima cataliza sólo una reacción. A diferencia de las reacciones que se realizan en los laboratorios de química orgánica, no se dan reacciones colaterales ni se obtienen subproductos. Obviamente, la especificidad, tanto del sustrato como de la reacción, es esencial para impedir que la célula se llene con subproductos inútiles.

Sin embargo, existe alguna variación en el grado de especificidad. Algunas

**Figura 5-4**

La elevada especificidad de la tripsina. Sólo rompe los enlaces peptídicos adyacentes a unidades de lisina o arginina.

enzimas catalizan la oxidación (deshidrogenación) de un único sustrato; por ejemplo, la succinil deshidrogenasa solamente cataliza la oxidación del ácido succínico. Otras, como es el caso de las proteasas (por ejemplo, la pepsina o la tripsina), pueden actuar sobre casi todas las proteínas, pero cada proteasa tiene su punto particular de ataque en la proteína (Figura 5-4). Normalmente una enzima acepta una molécula de sustrato cada vez, cataliza su cambio químico, libera el producto, y vuelve a repetir el proceso con otra molécula de sustrato. La enzima puede repetir este proceso miles de millones de veces, hasta que finalmente queda inservible (tras unas pocas horas o después de varios años) y es destruida, dentro de la célula, por otras enzimas eliminadoras de residuos. Algunas enzimas experimentan sucesivos ciclos catalíticos a velocidades vertiginosas de más de un millón de ciclos por minuto, pero la mayoría actúa a ritmos mucho más lentos.

REACCIONES CATALIZADAS POR ENZIMAS

Las reacciones catalizadas por enzimas son reversibles. Esto se representa mediante una doble flecha entre los sustratos y los productos. Por ejemplo:



Sin embargo, por diferentes razones, las reacciones catalizadas por la mayoría de las enzimas tienden a ocurrir en una sola dirección. Por ejemplo, la enzima proteolítica pepsina puede degradar una proteína a aminoácidos (una reacción **catabólica**), pero no puede acelerar la reagrupación de aminoácidos para que se forme una cantidad significativa de proteína (una reacción **anabólica**). Lo mismo ocurre con la mayoría de las enzimas que catalizan la hidrólisis de moléculas grandes como ácidos nucleicos, polisacáridos, lípidos o proteínas. Normalmente existe un conjunto de reacciones y enzimas que rompen estas sustancias (catabolismo), pero para que sean resintetizadas son necesarios conjuntos de reacciones diferentes, que han de ser catalizadas por otras enzimas distintas (anabolismo). Esta irreversibilidad aparente existe porque el equilibrio químico normalmente favorece la formación de productos pequeños de degradación.

La fabricación, por parte de los seres vivos, de moléculas complejas a partir de otras más simples se conoce como **anabolismo** (G. *anabole*, elevar): la ruptura de moléculas complejas es lo que se denomina **catabolismo** (G. *catabole*, derribar).

La **dirección** de cualquier reacción química depende del contenido energético relativo de las sustancias involucradas. Si hay un cambio pequeño en la energía de los enlaces del sustrato y los productos, la reacción es más fácilmente reversible. Sin embargo, si se desprenden grandes cantidades de energía mientras la reacción ocurre en una dirección determinada, es necesario suministrar de alguna manera una mayor cantidad de energía para que la reacción se produzca en dirección contraria. Por este motivo, muchas de las reacciones catalizadas por enzimas, si no la mayoría, en

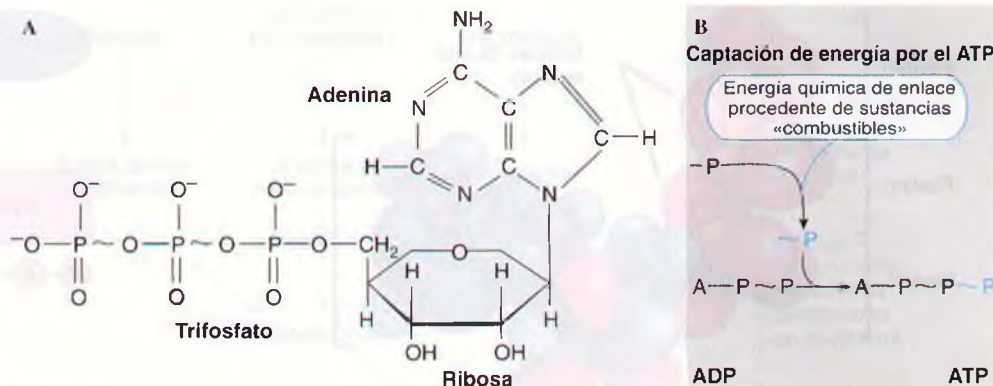


Figura 5-5

A, Estructura del ATP. B, Formación del ATP a partir del ADP.

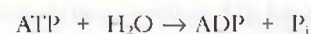
la práctica son irreversibles, a menos que la reacción esté acoplada a otra que aporte la energía necesaria. En la célula, tanto las reacciones reversibles como las irreversibles están combinadas de manera compleja, para hacer posible tanto la síntesis como la degradación.

Hidrólisis literalmente significa «romper con agua». En las reacciones de hidrólisis, se rompe una molécula al añadirle agua. Un hidrógeno se une a una subunidad y un grupo hidroxilo (-OH) a la otra subunidad. Esto hace que se rompa el enlace covalente entre ambas subunidades. Las reacciones de hidrólisis son contrarias a las de condensación (=deshidratación; pérdida de agua), en las que las subunidades se unen entre sí, cuando se pierde agua. Las macromoléculas se forman por reacciones de condensación.

APORTE DE ENERGÍA QUÍMICA POR PARTE DEL ATP

Hemos visto que las reacciones endergónicas son aquellas que no suceden espontáneamente porque los productos necesitan un aporte de energía libre. Sin embargo, las reacciones endergónicas pueden producirse, cuando se acoplan la reacción que necesita de energía y otra productora de la misma. El ATP es el intermediario más común en las **reacciones acopladas**, y ya que puede conducir tales reacciones energéticamente desfavorables, es de enorme importancia en los procesos metabólicos.

La molécula de ATP está formada por adenosina (adenina, una base púrica, y ribosa, un azúcar con cinco átomos de carbono) y un grupo trifosfato (Figuras 5-5 y 5-6). La mayor parte de la energía libre del ATP se encuentra almacenada en el grupo trifosfato, en especial en los dos **enlaces fosfoanhidrido** que hay entre los tres grupos fosfato. Estos dos enlaces se conocen como **enlaces de alta energía**, ya que una gran parte de la energía libre de los enlaces se libera cuando el ATP se hidroliza a adenosina difosfato (ADP) y fosfato inorgánico.



donde P_i representa el fosfato inorgánico (i = inorgánico). Los grupos de alta energía en el ATP se representan con el símbolo ~. Un enlace fosfato de alta energía se representa como ~P, y un enlace de baja energía (como el enlace que une el grupo trifosfato a la adenosina) como -P. Por tanto, el ATP puede simbolizarse como A-P~P~P y el ADP como A-P~P.

La forma en que el ATP puede actuar para llevar a cabo una reacción acoplada se muestra en la Figura 5-7. Una reacción acoplada realmente es un sistema que supone dos reacciones unidas por una lanzadera de energía (ATP). La conversión del sustrato A en producto A es endergónica, ya que el producto tiene más energía libre que el sustrato. Por tanto, la energía debe ser suministrada por acoplamiento de la reacción con otra exergónica, la conversión del sustrato B en un producto B. En esta reacción, el sustrato B es a lo que generalmente se denomina **combustible** (por ejemplo, la glucosa o los lípidos). La energía de enlace que se libera en la reacción B se trans-

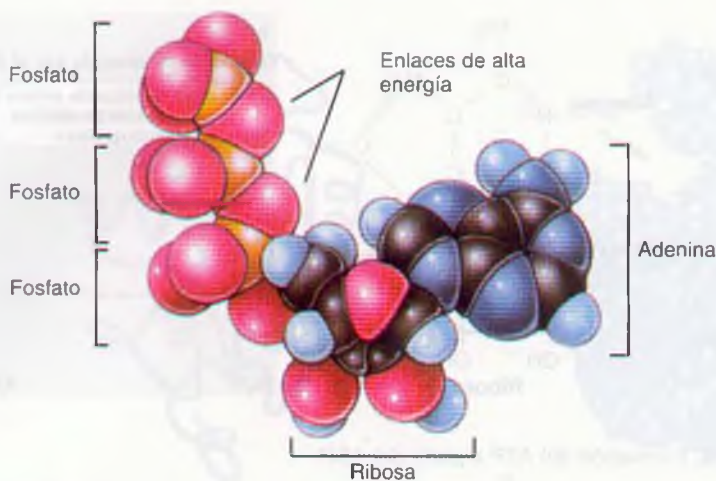


Figura 5-6

Modelo tridimensional del ATP. En este modelo, el carbono se ha representado en negro; el nitrógeno en azul; el oxígeno en blanco; y el fósforo en amarillo.

fiere al ADP, que a su vez se convierte en ATP. Ahora, el ATP contribuye con la energía de sus enlaces fosfato a la reacción A, y de nuevo se produce ADP.

Los enlaces de alta energía del ATP, en realidad son bastante débiles, es decir, inestables. Debido a esta inestabilidad, la energía del ATP se libera cuando esta molécula se hidroliza en las reacciones celulares. Hay que señalar que el ATP es un **agente acoplador de energía** y no un combustible. No se trata de un depósito de energía que se almacene para ser utilizado en el futuro cuando sea necesario. En lugar de ello, se produce por un conjunto de reacciones y casi inmediatamente es consumido en otro. El ATP se forma según se necesita, principalmente por procesos oxidativos en las mitocondrias. El oxígeno no se consume a menos que se disponga de ADP y moléculas fosfato, y éstas no están disponibles hasta que se hidroliza el ATP por algún proceso en el que se consuma energía. *Por tanto, el metabolismo se autorregula en su mayor parte.*

RESPIRACIÓN CELULAR

CÓMO SE UTILIZA EL TRANSPORTE DE ELECTRONES PARA ATRAPAR LA ENERGÍA QUÍMICA DE ENLACE

Una vez que hemos visto que el ATP es el común denominador energético por

el cual se impulsa toda la maquinaria celular, estamos en disposición de preguntarnos cómo se capta esta energía a partir de los sustratos combustibles. Esta cuestión nos lleva a una generalización importante: *todas las células satisfacen sus necesidades de energía química mediante reacciones de oxidación-reducción*. Esto simplemente significa que, en la degradación de las moléculas de combustibles, los átomos de hidrógeno (electrones y protones) pasan de agentes donantes de electrones a agentes aceptores de los mismos, con liberación de energía. Una parte de esta energía es capturada y se usa para formar los enlaces de alta energía del ATP.

Ya que son tan importantes, recordemos lo que se entiende por reacciones de oxidación-reducción (-redox-). En estas reacciones hay una transferencia de electrones desde un donante (el agente reductor), hasta un aceptor de electrones (el agente oxidante). Cuando el donante pierde sus electrones se oxida. Cuando el aceptor recibe electrones, se reduce (Figura 5-8). En otras palabras, un agente reductor se oxida cuando reduce a otro compuesto, y un agente oxidante se reduce cuando oxida a otro compuesto. Así, por cada oxidación, debe existir la correspondiente reducción.

En una reacción de oxidación-reduc-

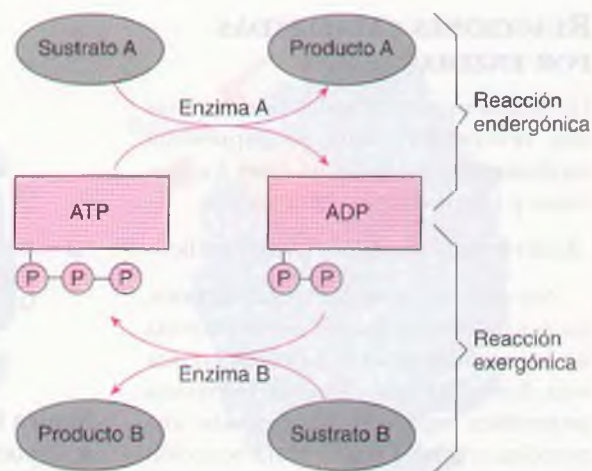


Figura 5-7

Una reacción acoplada. La conversión endergónica del sustrato A en producto A no se produce de manera espontánea, sino que requiere un aporte energético procedente de otra reacción que implique una gran liberación de energía. El ATP es el intermediario a través del cual se canaliza la energía.

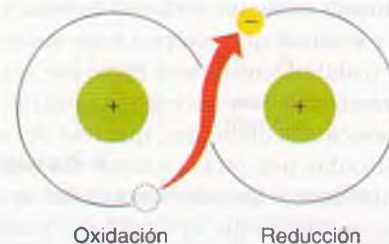
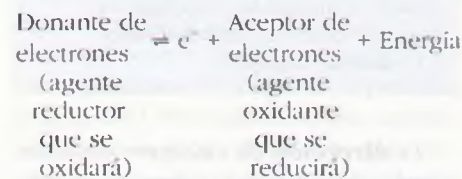


Figura 5-8

Un par redox. La molécula de la izquierda se oxida al perder un electrón. La molécula de la derecha se reduce al ganar un electrón.

ción el donante y el aceptor de electrones forman un par redox:



Cuando los electrones son aceptados por el agente oxidante, se libera energía debido a que los electrones pasan a ocupar una posición más estable. En la célula, los electrones pasan a través de una serie de transportadores. Cada transportador se reduce cuando acepta los electrones, y entonces se reoxida cuando los electrones pasan al siguiente transportador de la serie. De esta forma, al transferirse los electrones paso a paso, la energía se libera gradualmente y se consigue una cantidad de ATP máxima.

METABOLISMO AEROBIO FRENTE A METABOLISMO ANAEROBIO

Finalmente, los electrones son transferidos a un **aceptor final de electrones**. La naturaleza de este aceptor final es la clave que determina la eficacia total del metabolismo celular. Los organismos heterótrofos (aquellos que no pueden sintetizar sus propios alimentos, sino que deben obtener sus nutrientes a partir del ambiente, es decir, los animales, hongos, y muchos protistas y bacterias) pueden dividirse en dos grandes grupos: **aerobios**, que utilizan oxígeno molecular como aceptor final y **anaerobios**, que emplean alguna otra molécula como aceptor final.

Como se ha indicado en el Capítulo 3, la vida se originó en ausencia de oxígeno, y el abundante oxígeno de la atmósfera actual se produjo después de la evolución de los organismos fotosintéticos (autótrofos). Aún existen algunos organismos estrictamente anaerobios, e incluso cumplen importantes papeles en algunos hábitat concretos. No obstante, la evolución ha favorecido el metabolismo aerobio, no sólo por la disponibilidad del oxígeno, sino también porque el metabolismo aerobio es muchísimo más eficaz que el metabolismo anaerobio. En ausencia de oxígeno, solamente puede liberarse una pequeña parte de la energía de enlace presente en los nutrientes. Por ejemplo, cuando un microorganismo anaerobio degrada glucosa, el aceptor final de electrones (por ejemplo, el ácido pirúvico) todavía contiene la mayor parte de la energía de la molécula original de glucosa. Por otra parte, un organismo aerobio, que utiliza oxígeno como aceptor final de electrones, puede oxidar completamente la glucosa hasta dióxido de carbono y agua. Se desprende casi 20 veces más energía cuando la glucosa se oxida completamente que cuando sólo se degrada hasta el estado de ácido pirúvico. Una ventaja obvia del metabolismo aerobio es que para mantener una determinada tasa metabólica requiere una cantidad de nutrientes mucho menor que el anaerobio.

DESCRIPCIÓN GENERAL DE LA RESPIRACIÓN

El metabolismo aerobio se conoce más familiarmente como la verdadera **respiración celular**, que se define como la

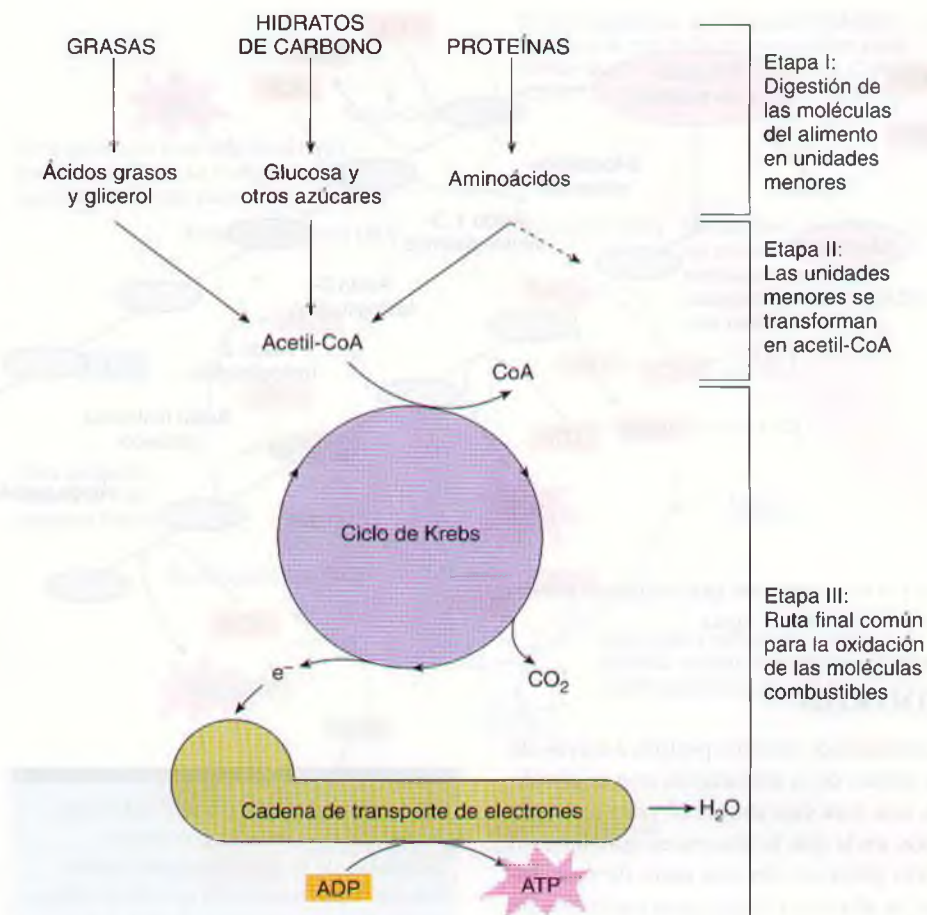


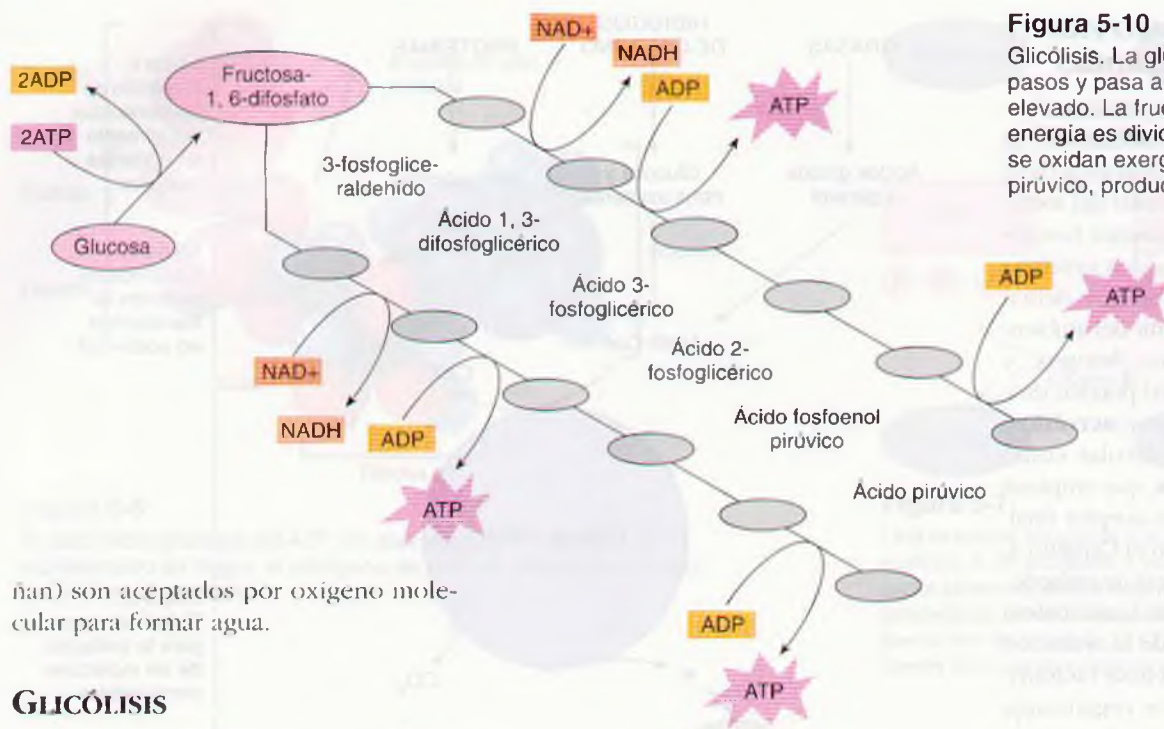
Figura 5-9

Panorámica de la respiración, en la que pueden verse las tres etapas de la oxidación completa de las moléculas de los alimentos hasta dióxido de carbono y agua.

oxidación de moléculas de combustible cuando el aceptor final de electrones es el oxígeno molecular. Como se ha mencionado antes, la oxidación de las moléculas de combustible, implica el *desprendimiento de electrones* y no la combinación directa del oxígeno molecular con dichas moléculas de combustible. Vamos a considerar este proceso en general, antes de estudiarlo en detalle.

Hans Krebs, el bioquímico británico que tanto contribuyó a aumentar nuestros conocimientos sobre la respiración, describió tres etapas en la oxidación completa de las moléculas de los combustibles, hasta dióxido de carbono y agua (Figura 5-9). En la etapa I, los nutrientes son escindidos en moléculas pequeñas que pueden ser absorbidas hacia el torrente circulatorio. Durante la digestión, que se trata en el Capítulo 35, no hay producción de energía. En la etapa II, la mayoría de los nutrientes degradados son convertidos en dos unidades con tres

átomos de carbono (ácido pirúvico). Esta etapa se produce en el citoplasma. Entonces, las moléculas de ácido pirúvico entran en las mitocondrias, en donde se unen a una coenzima (coenzima A) para formar acetil coenzima A (acetil-CoA). En esta etapa II se genera una cierta cantidad de ATP, pero el rendimiento es pequeño, en comparación con el que se obtiene en la última etapa de la respiración. En la etapa III se produce la oxidación final de las moléculas de combustible, con una gran producción de ATP. Esta etapa tiene lugar en las mitocondrias. La acetil-CoA es canalizada hacia el ciclo de Krebs, donde el grupo acetilo es oxidado completamente hasta dióxido de carbono. Los electrones que se liberan desde los grupos acetilo, se transfieren a unos transportadores especiales, que los ceden en la cadena de transporte a compuestos aceptores de electrones. Al final de la cadena, los electrones (y los protones que los acompa-



nan) son aceptados por oxígeno molecular para formar agua.

GLICÓLISIS

Comenzamos nuestro periplo a través de las etapas de la respiración con la glicólisis, una ruta casi universal para los seres vivos, en la que la glucosa se convierte en ácido pirúvico. En una serie de reacciones, la glucosa y otros monosacáridos de seis carbonos, se escinden en fragmentos de tres carbonos, el **ácido pirúvico** (Figura 5-10). Durante la glicólisis, se produce una única oxidación, y cada molécula de glucosa produce un rendimiento de dos moléculas de ATP. En esta ruta la molécula de hidrato de carbono sufre una fosforilación a cargo del ATP, primero para formar glucosa-6-fosfato (no representada en la Figura 5-10), y después para formar fructosa-1,6-difosfato. Así, en estas reacciones de preparación el combustible ha sido «mejorado» con grupos fosfato y es lo suficientemente reactivo como para que se produzcan las reacciones subsiguientes. Éste es un tipo de déficit de inversión, necesario para que al final se obtenga una ganancia de energía muchas veces mayor que el gasto energético inicial.

En el siguiente paso de la glicólisis, la fructosa-1,6-difosfato se divide en dos azúcares de tres carbonos, que entonces sufren una oxidación (pierden electrones), y los electrones extraídos de uno de los iones de hidrógeno son aceptados por el nicotín-adenín-dinucleótido (NAD, un derivado de la vitamina niacina) para pasar a su forma reducida, a la que se conoce como NADH. El NADH funciona

El término «glicólisis» («rotura dulce») se acuñó para describir la conversión anaerobia de la glucosa a ácido láctico. Sin embargo, muchos bioquímicos utilizan hoy dicho término para referirse a la degradación de azúcar a ácido pirúvico, la secuencia inicial de reacciones que conduce al ciclo de Krebs. Éste es el sentido en que usamos el término aquí. La rotura anaerobia de azúcar a ácido láctico, se denomina glicólisis anaerobia. La distinción entre «glicólisis» y «glicólisis anaerobia» es una cuestión meramente formal, ya que la secuencia enzimática desde la glucosa hasta el ácido pirúvico es la misma tanto en condiciones aerobias como anaerobias.

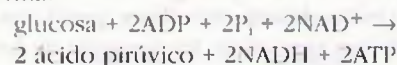
como una molécula transportadora que conduce los electrones de alta energía a la cadena final de transporte de electrones, en la que se producirá ATP.

Los dos azúcares de tres carbonos (triosas) entran después en una cadena de reacciones que termina con la formación de dos moléculas de ácido pirúvico (Figura 5-10). En dos de estos pasos se produce una molécula de ATP. En otras palabras, cada triosa tiene un rendimiento de dos moléculas de ATP, y como hay dos moléculas de triosa, se generan cuatro moléculas de ATP. Si recordamos que inicialmente se utilizaron dos moléculas de ATP para «mejorar» la glucosa, el ren-

Figura 5-10

Glicólisis. La glucosa se fosforila en dos pasos y pasa a un nivel energético más elevado. La fructosa-1,6-difosfato de alta energía es dividida en triosas-fosfato, que se oxidan exergónicamente hasta ácido pirúvico, produciendo ATP y NADH.

dimiento neto hasta este punto es de dos moléculas de ATP. Las 10 reacciones, enzimáticamente catalizadas, de la glicólisis, pueden resumirse de la siguiente forma:



ACETIL COENZIMA A: UN INTERMEDIARIO FUNDAMENTAL EN LA RESPIRACIÓN

En el metabolismo aerobio, las dos moléculas de ácido pirúvico formadas durante la glicólisis entran en una mitocondria. Una vez allí, cada molécula de ácido pirúvico sufre una oxidación y uno de sus carbonos se libera como dióxido de carbono (Figura 5-11). El resto de dos car-

Ácido pirúvico es la forma indisociada

del ácido: $\text{CH}_3 - \text{C}(\text{O}) - \text{COOH}$. En condiciones fisiológicas, el ácido pirúvico generalmente se disocia en

piruvato ($\text{CH}_3 - \text{C}(\text{O}) - \text{COO}^-$) y H^+ . El uso de ambos términos es totalmente correcto para describir éste y otros ácidos orgánicos (por ejemplo, ácido láctico y lactato) en los procesos metabólicos.

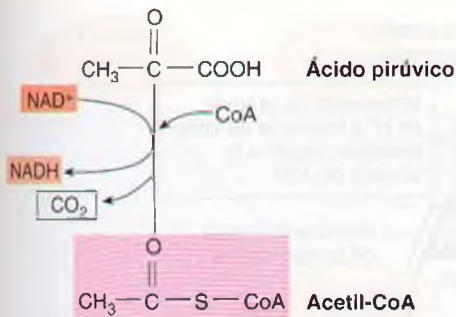


Figura 5-11

Formación de la acetil coenzima A, a partir del ácido pirúvico.

bonos, se une con la **coenzima A** para formar **acetil coenzima A** (acetil-CoA).

La acetil-CoA es un compuesto sumamente importante. Su oxidación final en el ciclo de Krebs (a continuación) proporciona los electrones de alta energía que se utilizan para generar ATP y es un intermediario fundamental en el metabolismo de los lípidos (p. 75).

EL CICLO DE KREBS: OXIDACIÓN DE LA ACETIL COENZIMA A

La degradación (oxidación) del grupo acetilo de dos carbonos de la acetil-CoA se produce en una secuencia cíclica denominada **ciclo de Krebs** (también llamado ciclo del ácido cítrico o ciclo del ácido tricarboxílico [ciclo TCA]) (Figura 5-12). La acetil-CoA se une a un ácido de cuatro carbonos (el ácido oxalacético), liberándose la coenzima A que vuelve a reaccionar con ácido pirúvico. Mediante una serie de reacciones los dos carbonos del grupo acetilo se liberan como dióxido de carbono, y se regenera ácido oxalacético. Los iones de hidrógeno y los electrones son transferidos en las oxidaciones al NAD y al FAD (flavín-adenín-dinucleótido, otro aceptor de electrones) y se produce un enlace pirofosfato formándose guanosín trifosfato (GTP). Este grupo fosfato de alta energía, pasa casi inmediatamente a una molécula de ADP, formándose otra de ATP. En total, en el ciclo de Krebs se obtienen los siguientes productos: CO_2 , ATP, NADH y FADH_2 :



Las moléculas de NADH y FADH_2 formadas pueden producir 11 moléculas de

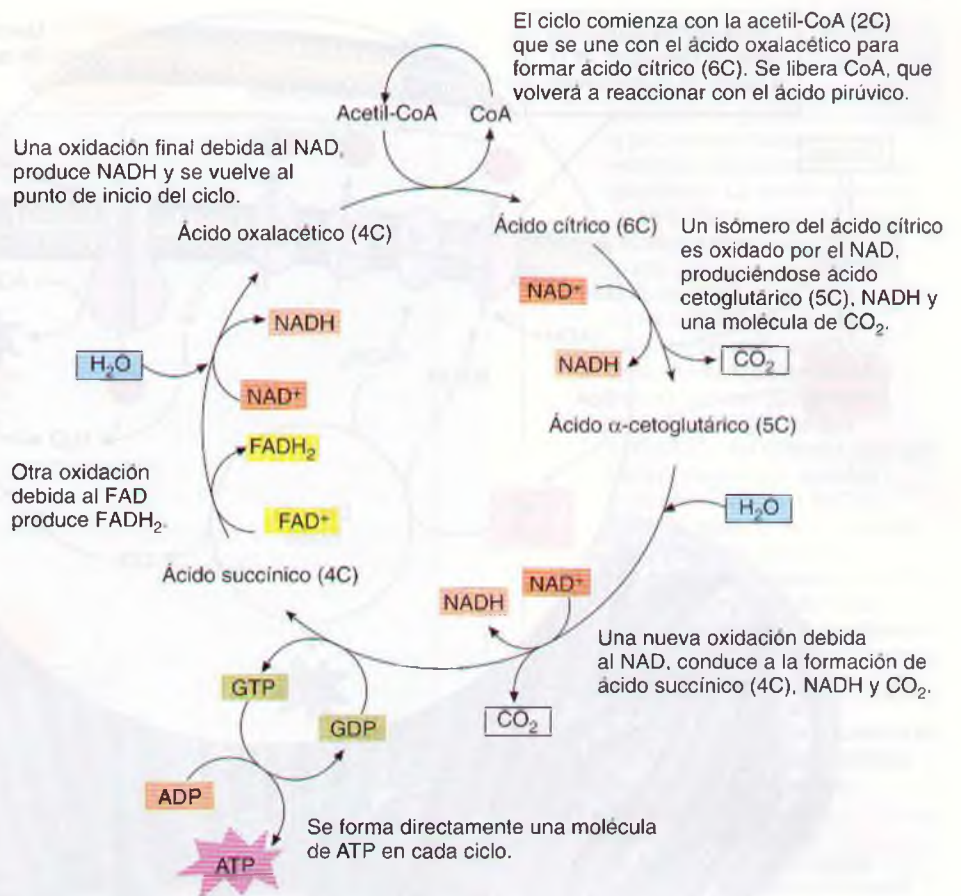


Figura 5-12

Esquema del ciclo de Krebs mostrando la producción de tres moléculas de NAD reducido, una molécula de FAD reducido, una molécula de ATP y dos moléculas de dióxido de carbono. Las moléculas de NADH y FADH_2 producen 11 moléculas de ATP a medida que se van oxidando a lo largo de la cadena de transporte de electrones.

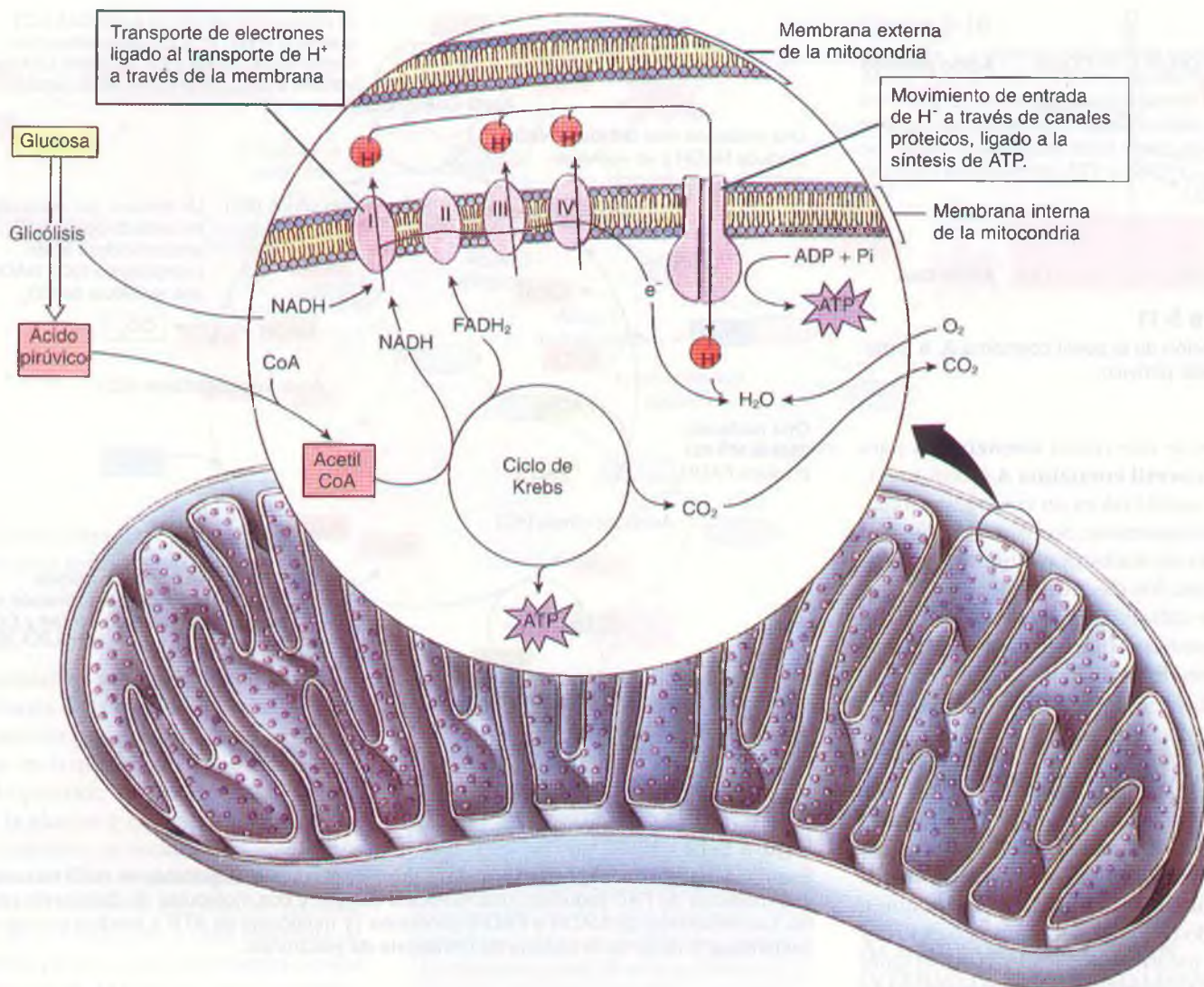
ATP, cuando sean oxidadas por el oxígeno en la cadena de transporte de electrones. Las otras moléculas actúan como reactivos intermediarios y productos que se están regenerando constantemente a medida que se produce el ciclo.

CADENA DE TRANSPORTE DE ELECTRONES

La transferencia de iones de hidrógeno y electrones desde el NAD y el FAD reducidos hasta el aceptor final, el oxígeno molecular, se produce a lo largo de una complicada cadena de transporte de electrones, que tiene lugar en la membrana interna de las mitocondrias (Figura 5-13, ver también p. 49). Cada molécula transportadora de la cadena (rotuladas de I a IV en la Figura 5-13) es un complejo a base de proteínas, que acepta y libera electrones a un nivel de energía inferior que el transportador anterior de la cadena. A medida que

los electrones pasan de una molécula transportadora a la siguiente, se va liberando energía libre. Parte de esta energía se utiliza para la síntesis de ATP, mediante la creación de un gradiente de H^+ a través de la membrana de la mitocondria. La producción de ATP mediante la fosforilación del ADP se da en tres puntos de la cadena. Por este procedimiento, la oxidación de un NADH lleva a la producción de 3 moléculas de ATP. El FADH_2 , procedente del ciclo de Krebs, entra en la cadena a un nivel inferior que el NADH y por ello sólo conduce a la formación de 2 moléculas de ATP. Este método de captación de energía se conoce como **fosforilación oxidativa**, ya que la formación de fosfato de alta energía está ligada al consumo de oxígeno, y éste depende de la demanda de ATP por el resto de los procesos metabólicos en la célula.

¿Cómo se produce realmente el ATP durante la fosforilación oxidativa? Actual-

**Figura 5-13**

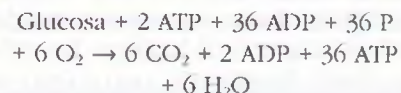
Fosforilación oxidativa. La mayoría del ATP de los seres vivos se produce a lo largo de la cadena de transporte de electrones. Los electrones que se liberan a partir de las moléculas combustibles, en el curso de las reacciones de oxidación que se producen en el interior de las células (glucólisis y ciclo de Krebs) van recorriendo toda la cadena de transporte de electrones, en la cual, los principales compuestos son son cuatro complejos de proteínas (I, II, III y IV). La energía de los electrones es captada por los complejos y es empleada para empujar H^+ , que atravesarán la membrana de la mitocondria. El gradiente de H^+ que se crea, hace que estos H^+ vuelvan a entrar en la mitocondria, a través de canales específicos, a cuyo nivel, el movimiento de los H^+ está acoplado a la síntesis de ATP.

mente, la explicación más ampliamente aceptada de este mecanismo es la hipótesis quimiosmótica (Figura 5-13). De acuerdo con este modelo, a medida que los electrones aportados por el NADH y el $FADH_2$ van recorriendo la cadena de transporte de electrones, se van activando una serie de canales de bombeo de protones (iones de hidrógeno), que hacen que éstos vayan saliendo y penetrado en el espacio que hay entre las dos membranas mitocondriales. Esto hace que la concentración de protones aumente en el espacio exterior, creándose una presión de difusión que conduce a los protones de regreso al interior de la mito-

condria, a través de unos canales protónicos especiales. Estos canales son complejos proteicos formadores de ATP, que utilizan el paso de los protones para producir ATP. La manera exacta en que el movimiento de protones esta ligado a la síntesis de ATP aún no se conoce con exactitud.

EFICACIA DE LA FOSFORILACIÓN OXIDATIVA

Ya estamos en condiciones de calcular el rendimiento total de ATP de la oxidación completa de la glucosa (Figura 5-14). La reacción general es:



El ATP se produce en varios puntos a lo largo de la ruta (Tabla 5-1). El NADH citoplasmático producido en la glucólisis necesita una molécula de ATP para entrar en la mitocondria; por tanto, cada NADH procedente de la glucólisis tiene un rendimiento de dos moléculas de ATP (en total cuatro), en lugar de las tres moléculas de ATP por cada una de NADH (en total seis) que se producen en el interior de las mitocondrias. Contando los dos ATP empleados en las primeras reaccio-

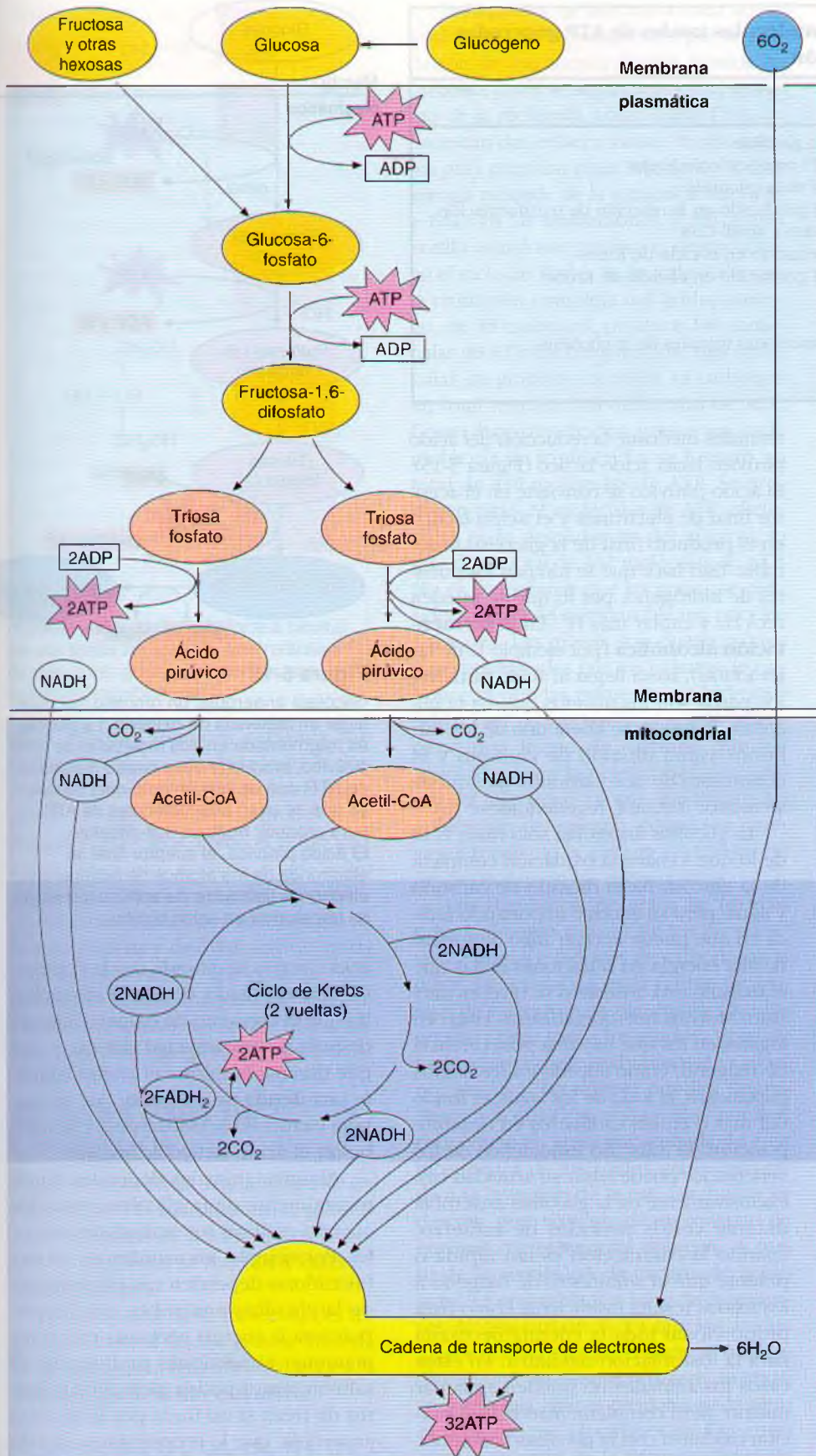


Figura 5-14

Ruta de la oxidación de la glucosa y otros hidratos de carbono. La glucosa se degrada a piruvato por la acción de enzimas citoplasmáticas (ruta glicolítica). La acetil coenzima A, se forma a partir del ácido pirúvico y entra en el ciclo de Krebs. Un grupo acetilo (dos carbonos) se oxida para dar dos moléculas de dióxido de carbono en cada vuelta del ciclo. En varios puntos de la ruta se extraen pares de electrones de la cadena carbonada del sustrato, que son transportados por agentes oxidantes, NADH o FADH₂, hasta la cadena de transporte de electrones, donde se producen 32 moléculas de ATP. También se producen otras 4 moléculas de ATP mediante la fosforilación del sustrato en la ruta glicolítica, y en el ciclo de Krebs se forman otras 2 moléculas de ATP (inicialmente GTP). Así, por cada molécula de glucosa se producen 38 moléculas de ATP (rendimiento neto de 36 moléculas). El oxígeno molecular sólo está implicado en el extremo final del proceso.

Tabla 5-1		Cálculo de las moléculas totales de ATP generadas en la respiración
ATP generado	Fuente	
4	Directamente de la glicólisis	
2	Como GTP (\rightarrow ATP) en el ciclo de Krebs	
4	A partir del NADH en la glicólisis	
6	A partir del NADH producido en la reacción de transformación del ácido pirúvico a acetil-CoA	
4	A partir del FAD reducido en el ciclo de Krebs	
18	A partir del NADH producido en el ciclo de Krebs	
38 Total		
-2	Utilizados en las reacciones iniciales de la glicólisis	
36 Neto		

nes de la glicólisis, el rendimiento neto total es de 36 moléculas de ATP por cada molécula de glucosa (la producción de 36 moléculas de ATP es el máximo teórico, ya que parte del gradiente de H^+ producido por el transporte de electrones, puede emplearse para otras funciones, por ejemplo, para el transporte de sustancias hacia el exterior o el interior de las mitocondrias). El rendimiento medio de la oxidación aerobia de la glucosa es aproximadamente del 38%, comparativamente mucho más eficaz que cualquier sistema de conversión de energía diseñado por el hombre, que raramente sobrepasan el 5-10% de eficacia.

GLICÓLISIS ANAEROBIA: PRODUCCIÓN DE ATP SIN OXÍGENO

Hasta este punto hemos descrito la respiración celular aerobia. Veamos ahora cómo generan los animales ATP sin oxígeno, esto es, anaeróbicamente.

En condiciones anaerobias, la glucosa y otros azúcares de seis carbonos primero se fragmentan por etapas en un par de moléculas de ácido pirúvico de tres carbonos, produciéndose dos moléculas de ATP y cuatro átomos de hidrógeno (cuatro equivalentes reducidos, lo que se presenta como $2 NADH + H^+$). Pero en ausencia de oxígeno molecular no puede producirse la oxidación posterior del ácido pirúvico, ya que el ciclo de Krebs y la cadena de transporte de electrones no pueden tener lugar y, por tanto, falta el mecanismo para que tenga lugar la reoxidación del NADH producido en la glicólisis. El problema se salva limpiamente en la mayoría de las células de los

animales mediante la reducción del ácido pirúvico hasta ácido láctico (Figura 5-15). El ácido pirúvico se convierte en el aceptor final de electrones y el ácido láctico en el producto final de la glicólisis anaerobia. Esto hace que se rompan los puentes de hidrógeno, por lo que se pueden reciclar y captar más H^+ . En la **fermentación alcohólica** (por ejemplo la de las levaduras), hasta llegar al ácido pirúvico, los pasos son los mismos que en la glicólisis. Entonces se libera uno de los carbonos como dióxido de carbono y el compuesto de dos carbonos que queda se reduce a etanol, regenerándose NAD.

La glicólisis anaerobia sólo rinde 1/18 de lo que lo hace la oxidación completa de la glucosa hasta dióxido de carbono y agua, pero su enorme importancia radica en que puede aportar algo de fosfato de alta energía en situaciones en las que el oxígeno está ausente o su nivel es muy bajo. Muchos microorganismos viven en lugares en los que hay una gran carencia de oxígeno, como sucede en los suelos pantanosos, el lodo de los lagos, el fondo del mar o en los cadáveres en descomposición. El músculo esquelético de los vertebrados puede basar su actividad casi exclusivamente en la glicólisis anaerobia durante cortos períodos de esfuerzo, cuando la contracción es tan rápida o potente que el suministro de oxígeno a los tejidos resulta insuficiente como para proporcionar toda la energía necesaria para la fosforilación oxidativa. En estos casos los animales no pueden aguantar mucho, pero complementan la fosforilación oxidativa con la glicólisis anaerobia. Una actividad intensa siempre va seguida de un período en el que aumenta el consumo de oxígeno, a medida que el

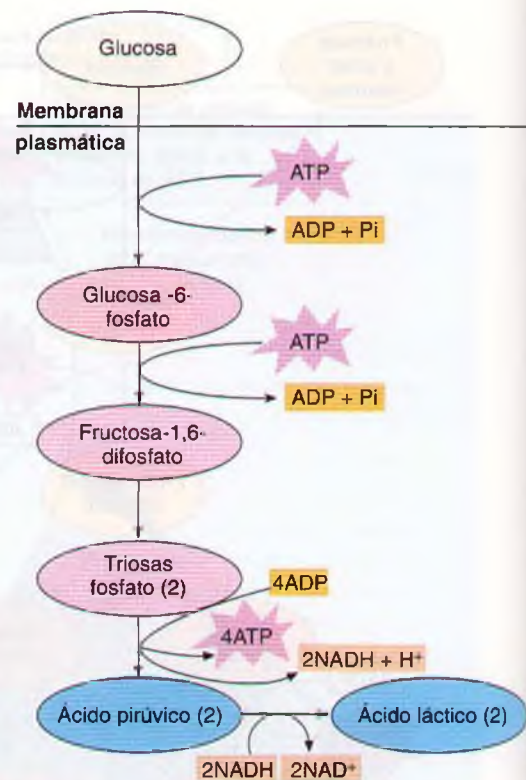


Figura 5-15

Glicólisis anaerobia, un proceso que tiene lugar en ausencia de oxígeno. La glucosa es fragmentada en dos moléculas de ácido pirúvico, produciéndose cuatro moléculas de ATP, con un rendimiento neto de dos, ya que se usan dos moléculas de ATP para producir fructosa-1,6-difosfato. El ácido pirúvico, el aceptor final de electrones de los átomos de hidrógeno y electrones liberados durante su formación, se transforma en ácido láctico.

ácido láctico se difunde desde el músculo hasta el hígado, donde se metaboliza. Ya que el consumo de oxígeno aumenta después de una actividad violenta, se dice que durante la misma el animal adquiere una **deuda de oxígeno**, que se recupera cuando la actividad cesa y se metaboliza el ácido láctico acumulado.

Algunos animales dependen fundamentalmente de la glicólisis anaerobia cuando realizan sus actividades normales. Por ejemplo, los mamíferos y las aves buceadoras dependen casi por completo de la glicólisis anaerobia, que les proporciona la energía necesaria para poder mantener inmersiones prolongadas. El salmón nunca podría alcanzar sus lugares de freza si no fuera por la glicólisis anaerobia, que le proporciona casi todo el ATP que utiliza durante los grandes esfuerzos musculares que tiene que realizar, corriente arriba, por rápidos y cas-

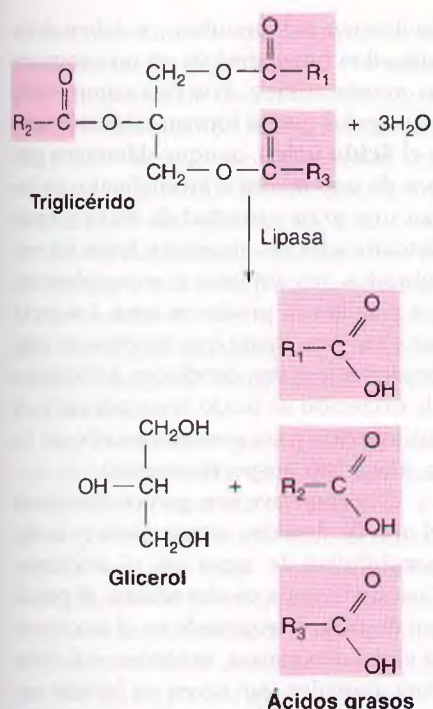


Figura 5-16

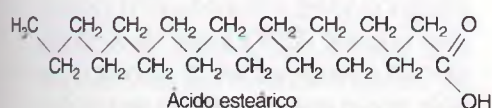
Hidrólisis de un triglicérido (grasa neutra) por una lipasa intracelular. Los radicales R de cada ácido graso representan una cadena hidrocarbonada.

cadras. Muchos animales parásitos han prescindido totalmente de la fosforilación oxidativa. Estos, en su metabolismo energético, secretan productos finales relativamente reducidos, como el ácido succínico, el ácido acético o el ácido propiónico. Estos compuestos se producen en las reacciones que tienen lugar en las mitocondrias y de ellos derivan varias moléculas más de ATP que en la glicólisis hasta ácido láctico, aunque estas secuencias son mucho menos eficaces que el sistema clásico de transporte de electrones.

METABOLISMO DE LOS LÍPIDOS

El primer paso en la degradación de un triglicérido es la hidrólisis hasta glicerol y tres moléculas de ácidos grasos (Figura 5-16). El glicerol se fosforila y entra en la ruta glicolítica.

Lo que queda de la molécula del triglicérido son los ácidos grasos. Uno de los ácidos grasos más abundantes en la naturaleza es el **ácido esteárico**:



La larga cadena hidrocarbonada de un ácido graso se va rompiendo por la oxidación de fragmentos de dos átomos de carbono. Estos se separan desde el extremo de la molécula, como acetyl-CoA. Se necesitan dos enlaces fosfato de alta energía para preparar cada fragmento, y esta energía procede de la reducción del NAD y FAD en las oxidaciones y del grupo acetilo cuando se produce la degradación en el ciclo de Krebs. Se ha calculado que la oxidación completa del ácido esteárico, de 18 carbonos, produce 146 moléculas de ATP. En comparación, tres moléculas de glucosa (también 18 carbonos en total) rinden 108 moléculas de ATP. Como hay tres ácidos grasos en cada molécula de triglicérido, se forman un total de 440 moléculas de ATP. Se producen otras 22 moléculas de ATP adicionales en la degradación del glicerol, lo que da un total de 462 moléculas de ATP. No es de extrañar que las grasas se consideren como el combustible rey para los animales. Las grasas son combustibles más concentrados que los hidratos de carbono, ya que las primeras son hidrocarburos casi puros, contienen más hidrógeno por átomo de carbono que los azúcares, y son los electrones energéticos del hidrógeno los que dan lugar a los enlaces de alta energía, cuando se mueven a través de la cadena de transporte de electrones en las mitocondrias.

Los depósitos de grasa se forman principalmente a partir de los excedentes de grasas e hidratos de carbono de la dieta. La acetyl-CoA es la fuente de átomos de carbono para construir los ácidos grasos. Como todos los grandes tipos de moléculas orgánicas (hidratos de carbono, grasas y proteínas) pueden degradarse a acetyl-CoA, todas ellas pueden convertirse en grasa almacenada. La ruta biosintética de los ácidos grasos recuerda a la inversión de la ruta catabólica ya descrita, pero requiere de un conjunto de enzimas completamente diferente. A partir de la acetyl-CoA, la cadena de ácido graso es ensamblada a base de fragmentos de dos carbonos. Ya que los ácidos grasos liberan energía cuando se oxidan, obviamente su síntesis requiere un aporte de energía, que es proporcionada principalmente por electrones de alta energía procedentes de la degradación de la glucosa. Así, el total de ATP derivado de la oxidación de una molécula de triglicérido no es tan grande como hemos calculado antes, ya que se requieren cantidades variables de energía para su síntesis y almacenamiento.

Las grasas almacenadas son la mayor reserva de combustible del cuerpo. La mayor parte de la grasa utilizable se localiza en el tejido adiposo, que está constituido por células especiales rellenas de glóbulos de triglicéridos. El tejido adiposo se reparte por toda la cavidad abdominal, los músculos, alrededor de los vasos sanguíneos profundos, y especialmente bajo la piel. Las mujeres tienen aproximadamente un 30% más de grasa que los hombres, y ésta es la responsable del contorno más redondeado de la figura femenina. Los humanos también podemos acumular grandes cantidades de grasa con demasiada facilidad, que generan una gran insatisfacción personal y un serio riesgo de caer enfermos.

Los aspectos fisiológicos y psicológicos de la obesidad, actualmente, están siendo investigados por numerosos científicos. Han aumentado las evidencias que indican que la acumulación de grasa en el cuerpo está regulada por un centro de control de la alimentación localizado en las zonas laterales y ventral del hipotálamo, una región situada en la parte inferior del encéfalo. Aquí se regula el peso normal del individuo, que puede mantenerse de forma persistente por encima, o por debajo, del que se considera como «normal» para la población humana. De este modo, la obesidad no siempre se debe a los excesos y la falta de autocontrol, aunque normalmente se piense lo contrario.

METABOLISMO DE LAS PROTEÍNAS

Ya que las proteínas están formadas por aminoácidos, generalmente 20 diferentes (p. 27), el tema central a considerar es el metabolismo de los aminoácidos. Éste es sumamente complejo. Por una parte, cada uno de los 20 aminoácidos requiere rutas de biosíntesis y degradación propias. Por otra, los aminoácidos son precursores de las proteínas tisulares, enzimas, ácidos nucleicos y otros compuestos nitrogenados, que forman el auténtico entramado de la célula. El

objetivo principal de la oxidación de los hidratos de carbono y las grasas es proporcionar energía para construir y mantener estas importantes macromoléculas.

Comencemos con la **reserva de aminoácidos** de la sangre y del fluido extracelular, de la que se surten los tejidos para satisfacer sus necesidades. Cuando los animales ingieren proteínas, la mayor parte de éstas se digiere en el tubo digestivo, liberándose los aminoácidos que las constituyen, que son absorbidos (Figura 5-17). Las proteínas tisulares también son hidrolizadas durante el crecimiento, reparación y reestructuración normales de los tejidos; sus aminoácidos, junto con los derivados de los nutrientes proteicos, pasan a formar parte de la reserva de aminoácidos. Una parte de dicha reserva se utiliza para reconstruir proteínas tisulares, pero la mayoría de los animales ingiere un exceso de proteínas. Ya que los aminoácidos no se excretan como tales en cantidades significativas, deben ser utilizados de alguna manera. De hecho, los aminoácidos pueden ser, y son, metabolizados a través de rutas oxidativas para proporcionar fosfato de alta energía. En suma, el exceso de proteínas se utiliza como combustible, como ocurre con los hidratos de carbono y las grasas. Su importancia como combustible depende, por supuesto, de la naturaleza de la dieta. En los carnívoros, que ingieren una dieta compuesta casi exclusivamente por proteínas y grasas, casi la mitad de su fosfato de alta energía procede de la oxidación de los aminoácidos.

Antes de formar parte del depósito de combustible, debe extraerse el nitrógeno de la molécula de aminoácido. Esto se puede conseguir por desaminación (el grupo amino se divide para formar amoníaco y un cetoácido) o por transaminación (el grupo amino se transfiere a un cetoácido para producir un nuevo aminoácido). Así, la degradación de los aminoácidos da lugar a dos productos principales, amoníaco y cadenas carbonadas, que son tratados de diferente manera. Una vez que se han extraído los átomos de nitrógeno, las cadenas carbonadas de los aminoácidos pueden oxidarse de forma completa, generalmente por medio del ácido pirúvico o del ácido acético. Estos residuos se incorporan entonces a las rutas normales del metabolismo de los hidratos de carbono y de las grasas.

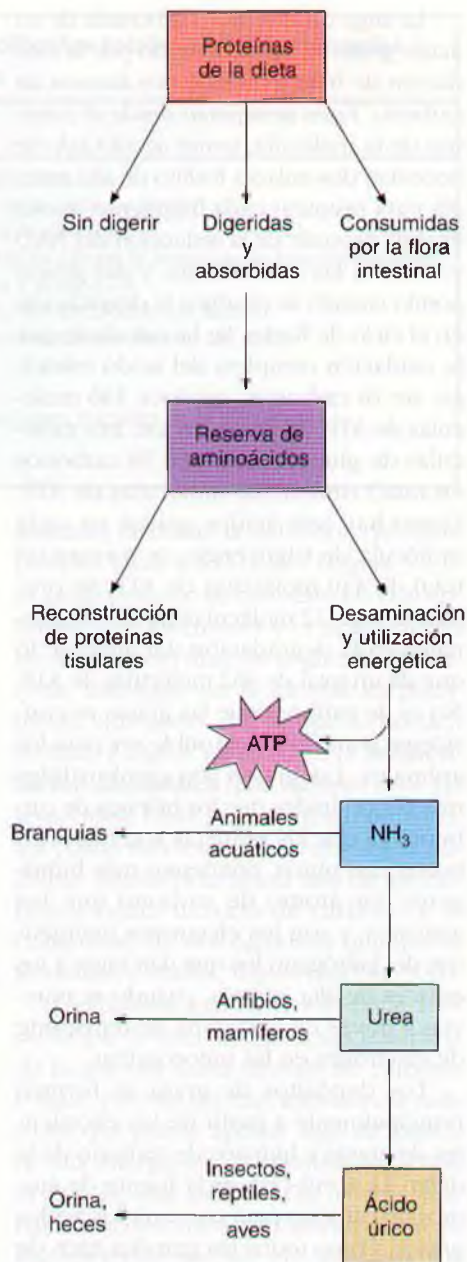


Figura 5-17

Destino de las proteínas de la dieta.

El otro producto de la degradación de los aminoácidos es el amoníaco. Este es un producto de desecho muy tóxico, ya que reacciona con el ácido α -cetoglutarico para formar ácido glutámico (un aminoácido). Cualquier acúmulo de amoníaco elimina este importante intermediario del ciclo de Krebs (Figura 5-12) e inhibe la respiración. Deshacerse del amoníaco supone poco problema para los animales acuáticos, ya que es soluble y se difunde a través de las superficies respiratorias hacia el medio externo. Las formas terrestres no pueden librarse tan

fácilmente del amoníaco, y deben detoxificarlo convirtiéndolo en un compuesto menos tóxico. Los dos compuestos principales que se forman así son la **urea** y el **ácido úrico**, aunque diferentes grupos de vertebrados e invertebrados excretan una gran variedad de otras formas detoxificadas de amoníaco. Entre los vertebrados, los anfibios y, especialmente, los mamíferos, producen urea. Los reptiles y las aves, igual que muchos invertebrados terrestres, producen ácido úrico (la excreción de ácido úrico por parte de los insectos y las aves se describe en las p. 419 y 586, respectivamente).

El hecho clave que parece determinar el tipo de desecho nitrogenado es la disponibilidad de agua en el ambiente. Cuando el agua es abundante, el principal desecho nitrogenado es el amoníaco. Si el agua es escasa, entonces es la urea. Para animales que viven en hábitat verdaderamente áridos es el ácido úrico. El ácido úrico es muy insoluble y precipita fácilmente, lo que permite su excreción en forma sólida. Los embriones de las aves y reptiles se aprovechan mucho de la excreción de los residuos nitrogenados en forma de ácido úrico, ya que los desechos no pueden ser eliminados del interior del huevo. Durante el desarrollo embrionario, el inofensivo ácido úrico en estado sólido se va almacenando en una de las membranas extraembrionarias. Cuando la cría irrumpe en su nuevo mundo, el ácido úrico acumulado, junto con la cáscara del huevo y las membranas que mantuvieron el desarrollo, son abandonados por el recién nacido.

GESTIÓN DEL METABOLISMO

El complejo patrón de las reacciones enzimáticas que constituye el metabolismo no puede explicarse totalmente de acuerdo con las leyes fisicoquímicas o por acontecimientos casuales. Aunque algunas enzimas actúan «dejándose llevar por la corriente», la actividad de otras está estrechamente controlada. En el primer caso, suponiendo que la función de una enzima es convertir A en B, si B se gasta por conversión en otro compuesto, la enzima tenderá a restablecer la proporción original de B a partir de A. Como muchas enzimas actúan de manera reversible según sea la situación metabólica

en ese momento, la reacción puede ser de síntesis o de degradación. Por ejemplo, un exceso de un metabolito intermediario del ciclo de Krebs podría producir una síntesis de glucógeno; una escasez de tal metabolito conduciría a la degradación del glucógeno. Esta compensación automática (equilibrio) no es, sin embargo, suficiente para explicar todo lo que realmente ocurre en un organismo, como, por ejemplo, qué sucede en los dos puntos de ramificación de una ruta metabólica.

Hay mecanismos que regulan las enzimas de forma estricta, tanto en *cantidad* como en *actividad*. En las bacterias, los genes que conducen a la síntesis de una enzima son activados o desactivados, dependiendo de la presencia o ausencia de un sustrato determinado. De esta forma se puede controlar la *cantidad* de una enzima. Éste es un proceso relativamente lento.

Los mecanismos que alteran la actividad de las enzimas pueden ajustar, rápida y exactamente, los procesos metabólicos a medida que cambian las condiciones

en el interior de la célula. La presencia, o el aumento en la concentración, de algunas moléculas puede cambiar la forma (configuración) de determinadas enzimas, activando o inhibiendo a la enzima (Figura 5-18). Por ejemplo, la fosfofructoquinasa, que cataliza la fosforilación de la glucosa-6-fosfato a fructosa-1,6-difosfato (Figura 5-14), es inhibida por las altas concentraciones de ATP o de ácido cítrico, ya que la presencia de estas moléculas significa que ha llegado una cantidad suficiente de precursores al ciclo de Krebs, y por tanto no se necesita más glucosa.

Además de estar sujetas a estos cambios en su forma física, algunas enzimas pueden existir en estado activo o inactivo, y éstos pueden ser químicamente diferentes. Las enzimas que degradan el glucógeno (fosforilasas) y que lo sintetizan (sintetasas) son un buen ejemplo. Las condiciones que llevan a la activación de la fosforilasa inhiben a la síntesis y viceversa.

Se conocen muchos casos de regulación enzimática, pero los ejemplos selec-

cionados son suficientes para ilustrar la importancia de la regulación enzimática en la integración del metabolismo.

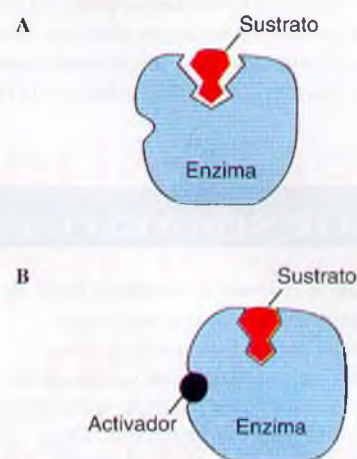


Figura 5-18

Regulación enzimática. **A**, El punto activo de una enzima sólo se une débilmente a su sustrato en ausencia de un activador. **B**, Cuando el punto regulador de la enzima es ocupado por el activador, la enzima se acopla al sustrato y el punto resulta catalíticamente activo.

Resumen

Los seres vivos están sujetos a las mismas leyes termodinámicas que gobiernan a los sistemas inanimados. La primera ley establece que la energía no se destruye, aunque puede transformarse. La segunda ley dice que la estructura de un sistema está dirigida hacia el desorden total o, lo que es lo mismo, a aumentar la entropía, en forma de energía, que se disipa de él. La energía solar captada por fotosíntesis como energía química de enlace pasa a través de la cadena alimentaria, donde se utiliza para biosíntesis, transporte activo y movimiento, siendo finalmente degradada a energía calorífica. Los seres vivos son capaces de disminuir su entropía y mantener un elevado orden interno debido a que la biosfera es un sistema abierto, del cual se puede captar y utilizar energía. La energía utilizable en las reacciones bioquímicas se denomina «energía libre».

Las enzimas son proteínas asociadas a cofactores no proteicos, que aceleran enormemente la velocidad de las reacciones químicas en los seres vivos. Una enzima realiza su función mediante la unión temporal a un reactivo (sustrato) a nivel de un lugar activo, sumamente específico. En esta configuración, el umbral energético de activación interna disminuye lo suficiente como para modificar el sustrato, y la enzima vuelve a su forma original.

Las células utilizan la energía almacenada en los enlaces químicos de los combustibles orgánicos, degradándolos a través de cadenas de reacciones controladas enzimáticamente. Esta energía de enlace es transferida al ATP y almacenada en forma de enlaces fosfato de «alta energía». El ATP se produce en las células a medida que se necesita para que su energía sea utilizada en diversas reacciones de síntesis y de secreción, o en procesos mecánicos.

La glucosa es una fuente de energía importante para las células. En el metabolismo aerobio (respiración) la molécula de la glucosa (de seis carbonos) se fragmenta en dos moléculas de ácido pirúvico (de tres carbonos). Éste sufre una descarboxilación para formar acetil coenzima A (de dos carbonos), un intermediario fundamental que es conducido al ciclo de Krebs. La acetil-CoA también puede proceder de la degradación de las grasas. En el ciclo de Krebs, la acetil-CoA se oxida hasta dióxido de carbono en una serie de reacciones, produciéndose en ellas electrones de alta energía que pasan hasta moléculasceptoras de los mismos (NAD y FAD). Al final, los electrones de alta energía pasan a través de una cadena de transporte de electrones, formada por una serie de moléculas transportadoras, que se localizan en la mem-

brana interna de las mitocondrias. Se produce ATP en tres puntos de la cadena, a medida que los electrones pasan de un transportador a otro, hasta ser captados por el aceptor final, el oxígeno molecular. En total hay un rendimiento neto de 34 moléculas de ATP por cada molécula de glucosa.

En ausencia de oxígeno (glicólisis anaerobia), la glucosa se divide en dos moléculas de ácido láctico (de tres carbonos), produciendo dos moléculas de ATP. Aunque la glicólisis anaerobia es mucho menos eficaz que la respiración, proporciona al animal la energía necesaria para las contracciones musculares, cuando las necesidades energéticas superan el sistema dependiente del oxígeno; además es la única fuente de energía para los microorganismos que viven en ambientes desprovistos de oxígeno libre.

Los triglicéridos (grasas neutras) son depósitos de energía metabólica especialmente ricos, debido a que los ácidos grasos de que están compuestos son muy anhídridos y están fuertemente reducidos. Los ácidos grasos se degradan mediante la separación secuencial de unidades de dos carbonos, que entran en el ciclo de Krebs en forma de acetil-CoA.

Los aminoácidos que exceden las necesidades para la síntesis de proteínas y otras

biomoléculas grandes se utilizan como combustibles. Se degradan por desaminación o por transaminación para producir amoníaco y cadenas carbonadas. Estas últimas se incorporan al ciclo de Krebs para ser oxidadas. El amoníaco es un producto de desecho, muy tóxico, del que los animales acuáticos se desprenden rápidamente a través

de sus superficies respiratorias. Sin embargo, los animales terrestres convierten el amoníaco en compuestos mucho menos tóxicos, urea y ácido úrico, para su excreción.

La integración de las rutas metabólicas está rígidamente regulada por mecanismos que controlan tanto la cantidad como la actividad

de las enzimas. La cantidad de enzimas es regulada por ciertas moléculas que activan o desactivan la síntesis enzimática. La actividad enzimática puede alterarse por la presencia o ausencia de metabolitos que producen cambios de configuración en las enzimas y, por tanto, aumentan o disminuyen su eficacia como catalizadores.

Cuestionario

1. Enuncie la primera y segunda leyes de la termodinámica. Los seres vivos parecen violar la segunda de estas leyes, ya que mantienen un alto grado de organización a pesar de la tendencia universal hacia el incremento de la desorganización; ¿cuál es la explicación de esta paradoja?
2. Explique lo que se entiende por «energía libre» de un sistema. Una reacción que se produce espontáneamente, ¿tendrá un intercambio positivo o negativo de energía libre?
3. Muchas reacciones bioquímicas se producen lentamente, hasta que se supera el umbral energético para el cambio. ¿Cómo se lleva esto a cabo en los seres vivos?
4. ¿Qué sucede en la formación de un complejo enzima-sustrato que favorece la rotura de los enlaces del sustrato?
5. ¿Qué se conoce como «enlaces de alta energía»?
6. Si el ATP es capaz de proporcionar energía a una reacción endergónica, ¿por qué no puede considerarse como un combustible?
7. ¿Qué es una reacción de oxidación-reducción y por qué se consideran tan importantes en el metabolismo celular?
8. Cite un ejemplo de aceptor final de electrones en los organismos aerobios y en los anaerobios. ¿Por qué es más eficaz el metabolismo aerobio que el anaerobio?
9. ¿Por qué es necesario que la glucosa sea «mejorada» con un enlace fosfato de alta energía antes de ser degradada en la ruta glicolítica?
10. ¿Qué les ocurre a los electrones extraídos durante la oxidación de las triosas fosfato en la glicólisis?
11. ¿Por qué se considera a la acetil coenzima A como un intermediario fundamental en la respiración?
12. ¿Por qué los átomos de oxígeno son importantes en la fosforilación oxidativa?
13. Explique cómo pueden los animales producir ATP sin oxígeno. Ya que la glicólisis anaerobia es mucho menos eficaz que la fosforilación oxidativa, ¿por qué no se ha descartado la glicólisis anaerobia durante la evolución animal?
14. ¿Por qué se denomina a la grasa de los animales «combustible rey»? ¿Cuál es el significado de la acetil-CoA en el metabolismo de los lípidos?
15. La degradación de los aminoácidos da lugar a dos productos, amoníaco y cadenas carbonadas. ¿Qué les ocurre a estos productos?
16. Explique la relación que hay entre la cantidad de agua en el ambiente en que vive un animal y el tipo de desecho nitrogenado que produce.
17. Explique tres maneras por las que pueden regularse las enzimas en las células.

Bibliografía

- Dickerson, R. E. 1980. Cytochrome c and the evolution of energy metabolism. *Sci. Am.* **242**:136-153 (Mar.). *Cómo ha evolucionado el metabolismo de los organismos modernos.*
- Hinkle, P., and R. McCarty. 1978. How cells make ATP. *Sci. Am.* **238**:104-123 (Mar.). *Buena descripción de la hipótesis quimiosmótica de la formación de ATP a partir de los electrones desprendidos de los combustibles ingeridos.*
- Lodish, H., D. Baltimore, A. Berk, S. L. Zipursky, P. Matsudaira, and J. Darnell. 1995. Molecular cell biology, ed. 2. New York, Scientific American Books, Inc. *El Capítulo 15 trata el metabolismo de una forma extensa y está bien ilustrado.*
- Stryer, L. 1988. Biochemistry, ed. 3. San Francisco, W. H. Freeman & Company Publishers. *Uno de los mejores tratados de bioquímica para estudiantes.*
- Wolfe, S. L. 1993. Molecular and cellular biology. Belmont, California, Wadsworth Publishing Company. *El Capítulo 9 explica, de forma bien organizada, los procesos energéticos del metabolismo.*

II

Continuidad y evolución de la vida animal

6

El proceso reproductor

7

Principios del desarrollo

8

Principios de Genética: un repaso

9

Evolución orgánica

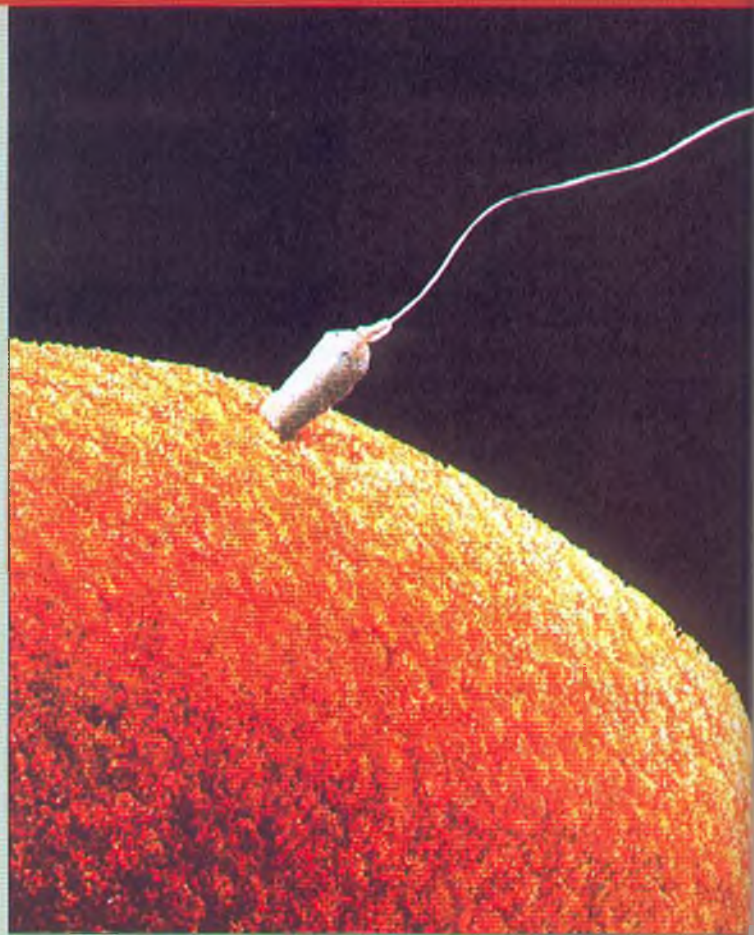


6

El proceso reproductor

Omne vivum ex ovo

En 1651, al final de su larga vida, William Harvey, el fisiólogo inglés que inició los experimentos para explicar la circulación sanguínea, publicó un tratado sobre la reproducción. En él aseguraba que todo ser vivo procede del desarrollo de un huevo (*omne vivum ex ovo*). Curiosamente, esta afirmación era intuitiva, ya que Harvey no disponía de medios para poder ver los huevos de muchos animales, en particular los huevos microscópicos de muchos mamíferos, muchos de los cuales no son mayores que una pequeña mota de polvo. Además, Harvey indicó que el huevo inicia su desarrollo por algún tipo de influencia debida al semen; ésta no era más que otra suposición acertada, ya que los espermatozoides también eran invisibles para Harvey. Estas ideas se apartaban enormemente de los conceptos que en aquel tiempo se tenían sobre la biogénesis, que señalaban que la vida podía proceder de diversas fuentes, entre las cuales los huevos sólo eran una más. Harvey describió



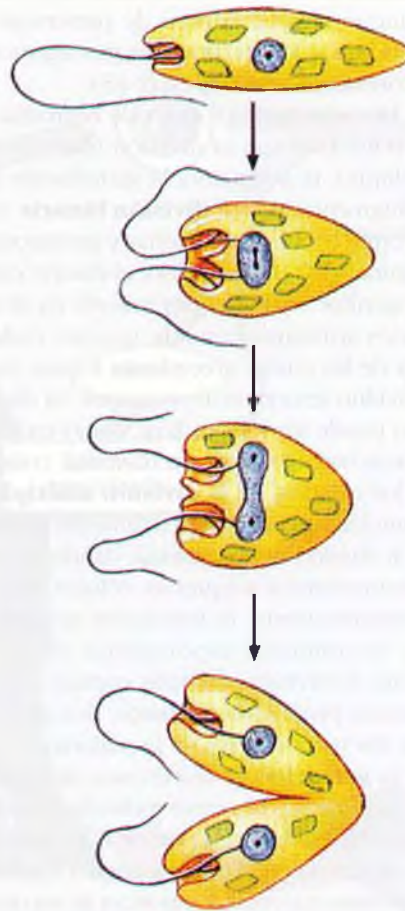
las características de la reproducción sexual, en la que, según él, se necesitaba la unión física de los dos progenitores, macho y hembra, para asegurar así la unión de sus respectivos gametos.

A pesar de la importancia del aforismo de Harvey de que todo lo que vive procede de un huevo, hay que desechar que se trate de una afirmación totalmente cierta. La vida surge a partir de la reproducción de vida preexistente, y puede haber reproducción sin huevos ni esperma. La reproducción asexual, la aparición de individuos genéticamente idénticos por gemación, por fragmentación o por fisión, a partir de un único progenitor, es bastante común, e incluso característica en algunos filos. La mayoría de los animales han desarrollado el sexo como una estrategia favorable, probablemente debido a que la reproducción sexual favorece la diversidad, aumentando enormemente la supervivencia de las estirpes en un mundo que está cambiando constantemente. ■

La reproducción es una de las características milagrosas y omnipresentes de la vida. La evolución está ligada de forma inseparable al proceso reproductor, ya que las formas ancestrales van siendo reemplazadas incesantemente por animales nuevos que intentan responder y adaptarse a los cambios ambientales, a medida que la Tierra misma va cambiando a lo largo del tiempo. En el presente capítulo aprenderemos a diferenciar la reproducción asexual y la sexual, y veremos las razones por las que la reproducción sexual aparentemente es un ventaja en comparación con la reproducción asexual, al menos en los animales pluricelulares. También veremos cuál es el origen y cómo maduran los gametos, cómo son los órganos reproductores y cómo son los patrones de reproducción en los animales, y finalmente se estudiarán los fenómenos endocrinos que controlan la reproducción.

NATURALEZA DEL PROCESO REPRODUCTOR

Los dos tipos fundamentales de reproducción son la asexual y la sexual. En la **asexual** (Figura 6-1A y B) sólo hay un progenitor, que no tiene diferenciados ni órganos ni células reproductoras especiales. Cada individuo puede producir copias genéticamente idénticas de él mismo tan pronto como llega al estado adulto. La producción de tales copias es asombrosamente simple y directa, además de rápida. La reproducción **sexual** (Figura 6-1C y D), generalmente necesita de la participación de dos progenitores, cada uno de los cuales contribuye aportando unas **células sexuales** especiales (también conocidas como células germinales o **gametos**), que al unirse (fecundación) desarrollan un nuevo individuo. El **zigoto** formado de esta unión recibe el material genético de *ambos* padres y normalmente es diferente del de los dos progenitores. La combinación de genes produce un individuo genéticamente único, que aunque posee las características de la especie a que pertenece, también lleva rasgos que hacen que sea diferente a sus padres. La reproducción sexual, por recombinación de caracteres parentales tiende a multiplicar las variaciones, y esto hace posible la existencia de un proceso evolutivo más rico y diversificado.



A Bipartición (división binaria) en *Euglena*

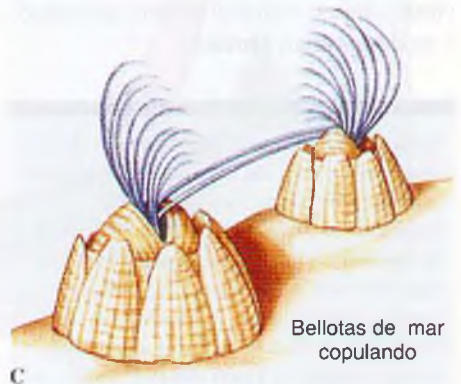
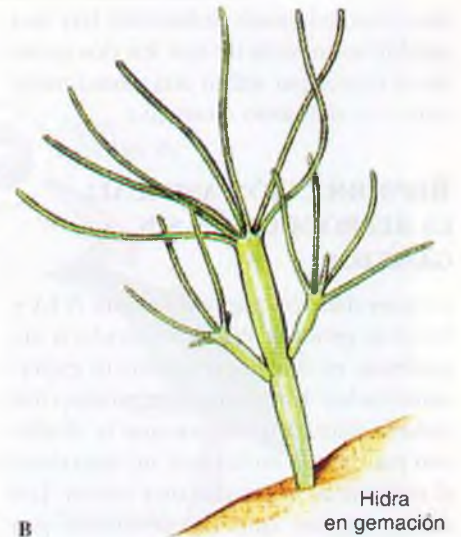


Figura 6-1

Reproducción asexual y sexual en los animales. **A**, La fisión binaria en *Euglena*, un protozoo flagelado, da origen a dos individuos. **B**, La gemación es una manera sencilla de reproducción asexual, como la que presenta la hidra de agua dulce, un animal radiado. Las yemas terminan separándose y crecen hasta dar lugar a nuevos individuos totalmente desarrollados. **C**, Las bellotas de mar se reproducen sexualmente, pero son hermafroditas, por lo que cada individuo posee órganos reproductores, tanto masculinos como femeninos. Cada ejemplar posee un par de penes enormemente alargados —lo que representa una gran ventaja para estos animales sésiles— que pueden extender hasta sobrepasar varias veces la longitud de su propio cuerpo, con lo que pueden fecundar a otro individuo que esté relativamente alejado. **D**, Las ranas, aquí representadas en la posición del apareamiento (amplexo), son un buen ejemplo de la reproducción biparental, la forma más común de reproducción sexual, que implica la existencia de machos y hembras.

Los mecanismos de intercambio de genes entre los individuos son mucho más limitados en los organismos que sólo se reproducen asexualmente. Por supues-

to, en los organismos asexuales que son haploides (tienen solamente un juego de genes) las mutaciones se manifiestan inmediatamente, y la evolución puede actuar con gran rapidez. Por otra parte, en los animales sexuales, la mutación de un gen a menudo no se expresa inmediatamente, sino que puede quedar enmascarada por su pareja normal en el cromosoma homólogo (los cromosomas homólogos, que se tratan en la p. 87, son los que forman pareja durante la meiosis, y poseen genes que controlan las mis-

mas características). Solamente hay una posibilidad remota de que los dos genes de un mismo par sufran una misma mutación y en el mismo momento.

REPRODUCCIÓN ASEXUAL: LA REPRODUCCIÓN SIN GAMETOS

La reproducción asexual (Figura 6-1A y B) es la producción de individuos sin gametos, es decir, sin óvulos ni espermatozoides. Este tipo de reproducción incluye distintos procesos que se describen más abajo, en los que no interviene el sexo ni es necesaria una pareja. Los descendientes que se producen por reproducción asexual a partir de un individuo, tienen todos el mismo genotipo, y se denominan **clones**.

Sería un error llegar a la conclusión de que la reproducción asexual es, de alguna manera, una forma «defectuosa» de reproducción, limitada a algunas especies de pequeño tamaño que aún no han descubierto las bondades del sexo. Los hechos dan fe de su abundancia, ya que las formas asexuales se han mantenido sobre la faz de la Tierra durante 3500 millones de años, y además constituyen la base sobre la que se sustenta la cadena alimentaria de la que dependen los demás organismos; los seres unicelulares asexuales son extraordinariamente abundantes y sumamente importantes. Para estos organismos, las principales ventajas de la reproducción asexual son su rapidez (muchas bacterias se dividen cada media hora), y su simplicidad (no tienen que producir gametos y no necesitan gastar tiempo ni energía en encontrar la pareja).

La reproducción asexual se presenta en bacterias y protistas, y en muchos filos de invertebrados como los cnidarios, los briozoos, los anélidos, los equinodermos y los hemicordados. Incluso en aquellos filos animales en los que se presenta, la mayoría de los individuos recurren preferentemente a la reproducción sexual. En estos grupos, la reproducción asexual asegura un aumento rápido del número de individuos antes de que éstos alcancen el estado adulto y puedan producir gametos. La reproducción asexual está totalmente ausente entre los vertebrados

(aunque algunas formas de partenogénesis han sido interpretadas por algunos autores como asexuales; p. 83).

Las principales formas de reproducción asexual son la división (binaria o múltiple), la gemación, la gemulación y la fragmentación. La **división binaria** es la forma común en bacterias y protozoos (Figura 6-1A). En este caso, el cuerpo del progenitor se divide por mitosis en dos partes aproximadamente iguales, cada una de las cuales crece hasta formar un individuo semejante al progenitor. La división puede ser longitudinal, como en los protozoos flagelados, o transversal, como en los ciliados. En la **división múltiple** el núcleo se divide repetidamente antes de la división del citoplasma, dando lugar a numerosas y pequeñas células hijas simultáneamente. La formación de esporas, denominada esporogonia, es una forma de división múltiple, común entre algunos protozoos parásitos, por ejemplo, los responsables de la malaria.

La **gemación** es una división desigual del organismo. El nuevo individuo surge como un bulto (yema) desde el progenitor, desarrolla órganos semejantes a los del organismo parental, y entonces se separa de él. La gemación ocurre en diversos filos de animales y es especialmente importante en los cnidarios (Figura 6-1B).

La **gemulación** es la formación de un nuevo individuo a partir de una gémula, es decir, un agregado de células rodeadas por una cápsula resistente. En muchas esponjas de agua dulce las gémulas se forman durante el otoño y soportan el invierno en el interior del cuerpo, seco o congelado, de su progenitor. Al llegar la primavera, las células internas de la gémula se activan, salen de la cápsula y crecen hasta formar una nueva esponja.

En la **fragmentación**, un animal pluricelular puede romperse en dos o más fragmentos, cada uno de los cuales es capaz de convertirse en un animal completo. Muchos invertebrados pueden reproducirse asexualmente, simplemente rompiéndose en dos; cada fragmento regenera entonces las partes perdidas.

REPRODUCCIÓN SEXUAL: LA REPRODUCCIÓN A BASE DE GAMETOS

La principal característica de la reproducción sexual es la *producción de des-*

cendientes formados por la unión de gametos procedentes de dos progenitores genéticamente distintos (Figuras 6-1C y D, y 6-2). Los descendientes poseerán un genotipo diferente del de sus padres. Los individuos progenitores que participan son de diferente **sexo**, macho y hembra (hay algunas excepciones en la reproducción sexual de bacterias y protozoos, en los que los sexos están ausentes). La diferenciación entre macho y hembra se basa no en diferencias de tamaño o apariencia de los progenitores, sino en el tamaño y movilidad de los gametos (células sexuales) que producen. El **óvulo** (huevo) es producido por la hembra. Los óvulos son grandes (ya que almacenan sustancias alimenticias para aportarlas al principio del desarrollo), inmóviles, y se producen en un número relativamente escaso. Los **espermatozoides** producidos por el macho; son pequeños, móviles y se forman en cantidades enormes (esperma). Cada uno de ellos es un «apetonamiento» de material genético muy condensado y preparado para la única misión de encontrar y fecundar al óvulo.

Hay un acontecimiento fundamental que distingue la reproducción sexual de la asexual: la **meiosis**, una forma especial de división nuclear para formar los gametos. Como se describirá más tarde (p. 87), la meiosis se diferencia de la división normal de las células (mitosis), en que es una división doble. Los cromosomas se dividen una sola vez, mientras que la célula se divide *dos veces*, produciendo cuatro células, cada una de las cuales lleva la mitad (el número haploide) de los cromosomas originales. La meiosis es seguida de la **fecundación**, en la cual los dos gametos haploides se unen para restaurar la cantidad normal de cromosomas (número diploide) propia de la especie.

La nueva célula (zigoto) empieza ahora a dividirse por mitosis y tiene el mismo número de cromosomas que sus padres y, naturalmente, es diferente (genéticamente) a ellos. Es un ser único portador de una recombinación de las características de los parentales. Ésta es la gran importancia de la reproducción sexual; a partir de ella se pueden obtener nuevas combinaciones genéticas en la población.

Muchos protozoos se reproducen tanto asexual como sexualmente. Cuan-

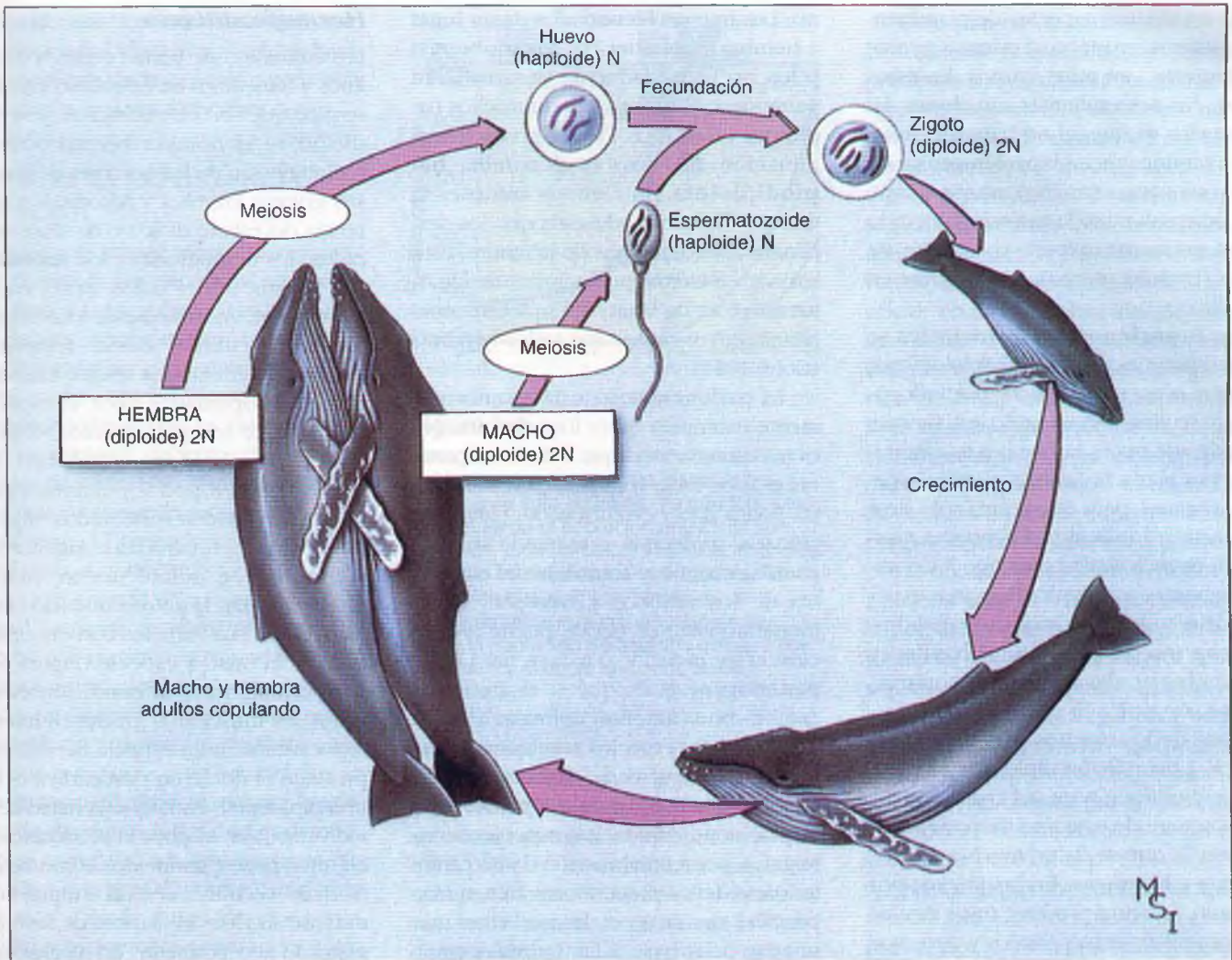


Figura 6-2

Un ciclo vital sexual. El ciclo se inicia con los gametos haploides, formados por meiosis, que se unen para formar un cigoto diploide, que se dividirá y crecerá por mitosis, hasta alcanzar el estado adulto. La mayor parte del ciclo está representada por un organismo diploide.

do existe reproducción sexual, puede o no haber formación de gametos masculinos y femeninos. En algunos casos, dos individuos sexualmente maduros pueden unirse para intercambiar material nuclear o fusionar sus citoplasmas (conjugación, p. 235). En estos casos no se pueden diferenciar ambos sexos.

La distinción macho-hembra es mucho más clara en los metazoos. En ellos los órganos que producen células germinales se conocen con el nombre de **gónadas**. La gónada que produce espermatozoides se llama **testículo** (Figura 6-13), y la que forma óvulos, **ovario** (Figura 6-14). Las gónadas representan los **órganos sexuales primarios**; los únicos órganos sexuales que hay en ciertos grupos de animales. Sin embargo, la mayor parte de los metazoos poseen tam-

bién **órganos sexuales accesorios** (como pene, vagina, oviductos y útero) que transfieren o reciben las células sexuales. En los órganos sexuales primarios las células sexuales sufren muchos y complicados cambios durante su maduración; los detalles de todo esto se describirán más adelante. En esta discusión separaremos la reproducción biparental de otros dos tipos de reproducción sexual: la partenogénesis y el hermafroditismo.

Reproducción biparental

Es el método más común y frecuente de reproducción sexual, e implica la participación de individuos diferentes: machos y hembras (Figura 6-2). Cada uno tiene su propio sistema reproductor y forma

solamente un tipo de células sexuales, espermatozoides u óvulos, pero nunca ambos. Casi todos los vertebrados y la mayoría de los invertebrados tienen sexos separados, condición que recibe el nombre de **diccia** (G. *di-*, dos + *oikos*, casa), y se dice que son **dioicos**.

Partenogénesis

La partenogénesis («origen virgen») es el desarrollo de un embrión a partir de un óvulo sin fecundar o, si un espermatozoide ha logrado penetrar en él, sin que haya unión de los pronúcleos masculino y femenino. Hay muchos tipos de partenogénesis. En uno de ellos denominado **partenogénesis ameiótica**, no hay meiosis, y el óvulo se forma por mitosis. Esta forma «asexual» de partenogénesis

se da en algunas especies de platelmintos, rotíferos, crustáceos, insectos y, probablemente, en otros grupos. En estos casos, los descendientes son clones del progenitor ya que, al no haber meiosis, no se produce recombinación génica en los cromosomas (un importante suceso que ocurre durante la meiosis, conocido como entrecruzamiento o trueque de genes (*crossing over*), que se describe en la p. 88).

En la **partenogénesis meiótica** se forman por meiosis óvulos haploides que pueden, o no, ser activados por influencia masculina. Por ejemplo, en algunas especies de peces la hembra es inseminada por el macho, como en otras especies próximas, pero el esperma sólo sirve para activar los óvulos. El genoma masculino es rechazado, si es que ha podido penetrar en el óvulo. En varias especies de platelmintos, rotíferos, anélidos, ácaros e insectos, los óvulos haploides empiezan su desarrollo espontáneamente, sin que sea necesaria la intervención de los machos para activar los óvulos. La condición diploide se restaura por duplicación de los cromosomas. Una variante de este tipo de partenogénesis es la que se da en muchas abejas, avispas y hormigas. En las abejas, por ejemplo, la reina produce unos óvulos que necesitan ser fecundados y otros que

no. Los huevos fecundados darán lugar a hembras diploides (reinas u obreras) y los no fecundados se desarrollarán partenogénicamente dando machos haploides (zánganos); este tipo de determinación del sexo se denomina **haplodiploidía**. En algunos animales la meiosis está tan modificada que los descendientes son clones de la madre. Esto sucede en ciertas poblaciones de lagartos con cola de látigo del sudoeste americano, cuyos clones son todos hembras (Cole, 1984).

La partenogénesis está asombrosamente extendida entre los animales. No es más que un atajo que reduce los pasos necesarios en la reproducción biparental. Podría haber evolucionado para solucionar el problema —que puede ser muy grande en algunos animales— del encuentro de los machos y hembras en el momento justo en el que puede producirse la fecundación. La desventaja de la partenogénesis es que si el ambiente cambia bruscamente, como ocurre en ocasiones, las especies partenogénicas tienen una capacidad de recombinación genética limitada, para adaptarse a las nuevas condiciones. Las especies biparentales, por recombinación de las características de los progenitores, tienen más posibilidades de tener descendientes que puedan adaptarse a las nuevas condiciones ambientales.

Hermafroditismo

Los animales que tienen órganos masculinos y femeninos en un mismo individuo se dice que son hermafroditas, y su condición se denomina hermafroditismo (combinación de los nombres de los dioses griegos Hermes y Afrodita). A diferencia del estado dioico o de sexos separados, los hermafroditas son **monoicos** (G. *monos*, uno + *oikos*, casa), encontrándose en un mismo individuo órganos tanto masculinos como femeninos. Muchos invertebrados sésiles, excavadores o endoparásitos (por ejemplo, la mayoría de los platelmintos, algunos hidroideos y anélidos, y todos los cirrípedos y gasterópodos pulmonados) así como unos pocos vertebrados (algunos peces) son hermafroditas. Algunos hermafroditas se autofecundan, pero la mayoría evitan la autofecundación intercambiando sus gametos con otro individuo de la misma especie (Figura 6-3). Una ventaja de esta condición es que todos los individuos producen huevos; teóricamente, una especie hermafrodita produce el doble de descendientes que una biparental, en la que la mitad de los individuos son machos improductivos. En algunos peces, conocidos como hermafroditas secuenciales, el animal sufre durante su vida un cambio de sexo programado genéticamente. En muchas especies de peces de los arrecifes, por ejem-

De vez en cuando se afirma que, en la especie humana, se produce algún caso de partenogénesis espontánea a término. En una investigación realizada en el Reino Unido, sobre 100 casos en los que las madres negaban haber mantenido relaciones sexuales, en casi todos, los niños presentaban algunas características que no tenían sus madres y, en consecuencia, tenían que tener un padre. No obstante, en algunos casos muy raros, los óvulos de los mamíferos pueden empezar a desarrollar un embrión sin que se haya producido la fecundación. En algunas razas de ratones, estos embriones pueden desarrollarse hasta producir fetos, que finalmente acaban muriendo. El caso más destacable de desarrollo partenogénico entre los vertebrados superiores es el de algunos pavos, que han sido seleccionados por su capacidad para desarrollarse sin fecundación y crecer hasta llegar a ser adultos reproductores.



Figura 6-3

Dos caracoles hermafroditas en el momento del apareamiento. Los gasterópodos pulmonados son hermafroditas «simultáneos»; durante el apareamiento, cada individuo introduce su pene en el orificio genital femenino del otro.

plo los lábridos, los individuos empiezan su vida siendo bien machos o bien hembras (depende de la especie), pero más tarde cambian al sexo contrario.

¿CUÁL ES LA IMPORTANCIA DEL SEXO?

Esta pregunta parece tener una respuesta fácil: está al servicio de la reproducción. Pero si la pregunta se modifica, ¿por qué tantos animales se reproducen sexualmente y no asexualmente?, la respuesta ya no es tan evidente. Dado que la reproducción sexual es casi universal entre los animales, debemos deducir que debe ser muy ventajosa. Pero es más fácil enumerar las desventajas que las ventajas del sexo. La reproducción sexual es complicada, requiere más tiempo y gasta mucha más energía que la reproducción asexual. La pareja reproductora tiene que reunirse o al menos aproximarse y coordinar sus actividades para producir la descendencia. Muchos biólogos creen que un problema aún más importante es el «coste de la meiosis». Una hembra que se reproduzca asexualmente transmite la totalidad de sus genes a sus descendientes, pero si se reproduce sexualmente, su genoma tiene que dividirse durante la meiosis y sólo la mitad de sus genes pasarán a la siguiente generación. Otro coste es el despilfarro en la producción de machos, muchos de los cuales no llegan a reproducirse y entonces consumen unos recursos que podrían utilizar las hembras. Los lagartos de cola de látigo del sudoeste americano son un fantástico ejemplo de la ventaja potencial que representa la partenogénesis. Cuando especies unisexuales y bisexuales de un mismo género se someten a unas condiciones similares en el laboratorio, la población unisexual crece más rápidamente. Esto sucede ya que todos los lagartos unisexuales (todos hembras) ponen huevos, mientras que solamente el 50% de los lagartos bisexuales lo hacen (Figura 6-4).

Claramente, el coste de la reproducción sexual es importante. ¿Por qué este despilfarro? Los biólogos han debatido esta pregunta durante años, sin encontrar una respuesta que satisfaga a todos. Muchos están de acuerdo en que una de las ventajas de la reproducción sexual es que la separación y recombinación de

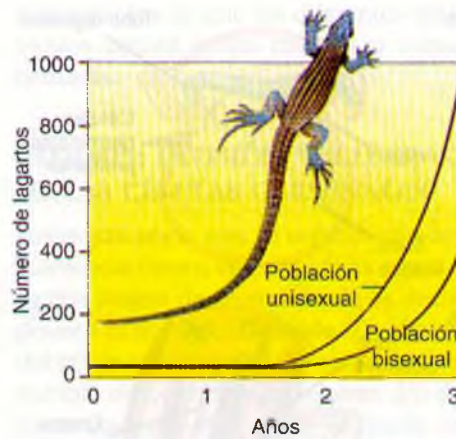


Figura 6-4

Comparación del crecimiento de una población unisexual y otra bisexual de lagartos de cola de látigo. Ya que todos los individuos de la población unisexual son hembras, todos producen huevos, mientras que sólo la mitad de los individuos de la población bisexual son hembras productoras de huevos. Al cabo de tres años, la población de lagartos unisexuales es superior al doble de la población bisexual.

genomas asegura la producción de genotipos nuevos que, en *tiempos de cambios en las condiciones ambientales*, pueden sobrevivir y reproducirse mientras que otros perecen. La variabilidad, argumentada por los que defienden este punto de vista, es la «carta en la manga» de la reproducción sexual.

La variabilidad puede hacer de la reproducción sexual una estrategia ventajosa en ambientes inestables, pero algunos biólogos opinan que, en muchos vertebrados, la reproducción sexual no es necesaria e incluso es inadecuada. En los animales en los que la mayor parte de los jóvenes sobreviven hasta alcanzar la edad reproductora (por ejemplo, el hombre), no son necesarias nuevas recombinaciones para resguardarse de los posibles cambios ambientales. Cada generación es tan afortunada en su ambiente como la siguiente. Resulta bastante llamativo que la partenogénesis se haya desarrollado en varias especies de peces y en unos pocos anfibios y reptiles. Tales especies son exclusivamente partenogenéticas, lo que sugiere que allí donde ha sido posible sobreponerse a las restricciones para hacer este cambio, se ha perdido la reproducción biparental.

Pero ¿merece la variabilidad el coste biológico de la reproducción sexual? El problema subyacente se mantiene, pues los seres asexuales, debido a que pueden tener más descendencia en un tiempo dado, parecen ser los más aptos en términos darwinianos. Y sin embargo, la sexualidad se mantiene decididamente entre los metazoos. Hay numerosas pruebas de que la reproducción sexual es más eficaz en la colonización de nuevos ambientes. Cuando los hábitat están vacíos, lo más importante es la reproducción rápida; la variabilidad importa poco. Pero cuando se van saturando, aumenta la competencia entre las especies por los recursos. La selección se va intensificando y, como en la reproducción sexual se producen nuevos genotipos por recombinación, la variabilidad genética proporciona la diversidad que permite que la población pueda sobrevivir. Por consiguiente, a una escala geológica del tiempo, las estirpes asexuales, debido a que carecen de flexibilidad genética, son más propensas a la extinción que las estirpes sexuales. La reproducción sexual está, por tanto, favorecida por la selección de las especies (esta selección de las especies se describe en la p. 178).

Hay muchos invertebrados que se reproducen tanto sexual como asexualmente, por lo que aprovechan las ventajas de ambas estrategias.

FORMACIÓN DE LAS CÉLULAS REPRODUCTORAS

En el cuerpo de un animal vertebrado hay, básicamente, dos tipos de células diferentes: las **células somáticas**, que están diferenciadas para realizar funciones concretas y mueren con el individuo, y **células germinales**, que constituyen los gametos: óvulos y espermatozoides. Las células germinales son las responsables de la continuidad de la vida de generación en generación y a ellas se debe la supervivencia de las especies. Las células germinales, o sus precursoras, las **células germinales primarias**, se originan al comienzo del desarrollo embrionario, generalmente en el endodermo, y luego emigran a las gónadas. Aquí, sólo se pueden desarrollar como óvulos y espermatozoides. La continuidad de las células germinales, desde una generación

a la siguiente, es lo que se conoce como **linaje de las células germinales**. Las otras células de las gónadas son células somáticas. No pueden formar ni óvulos ni espermatozoides, pero son necesarias ya que facilitan soporte, protección y nutrición a las células germinales durante su desarrollo (gametogénesis).

Un linaje de las células germinales, como el que se puede seguir en los vertebrados, no se puede ver tan claramente en la mayor parte de los demás animales. En muchos invertebrados, en cierto período de la vida de los individuos, las células germinales se desarrollan directamente a partir de células somáticas.

ORIGEN Y MIGRACIÓN DE LAS CÉLULAS GERMINALES

En los vertebrados, el verdadero tejido a partir del cual se forman las gónadas aparece precozmente en el desarrollo como un par de **crestas genitales**, que crecen hacia la cavidad celomática a partir de la porción dorsal del revestimiento celomático, a cada lado del intestino, y cerca del extremo anterior del riñón (mesonefros).

Quizá resulta algo sorprendente que, durante el desarrollo, las células germinales primarias no se originen en las gónadas sino a partir del endodermo del saco vitelino (p. 118). A partir de estudios con ranas y renacuajos, ha sido posible seguir el linaje de las células germinales a partir del huevo fecundado, en el que hay un área concreta de citoplasma germinal (denominada **plasma germinal**) que puede reconocerse en el polo vegetativo de la masa del huevo aún no segmentado. Este material puede seguirse a través de las sucesivas divisiones celulares del embrión, hasta que se sitúa, como células sexuales primarias, junto al endodermo digestivo. A partir de ahí emigran, gracias a movimientos ameboides, hacia las crestas genitales. En los mamíferos hay una migración similar de las células germinales primarias (Figura 6-5). Las células germinales primarias son el futuro depósito de gametos del animal. Una vez en la gónada, comienzan a dividirse por mitosis, aumentando su número desde unas pocas docenas a varios miles.

Al principio, la gónada no está sexualmente diferenciada. En los mamíferos, la gónada indiferenciada tiene una tenden-

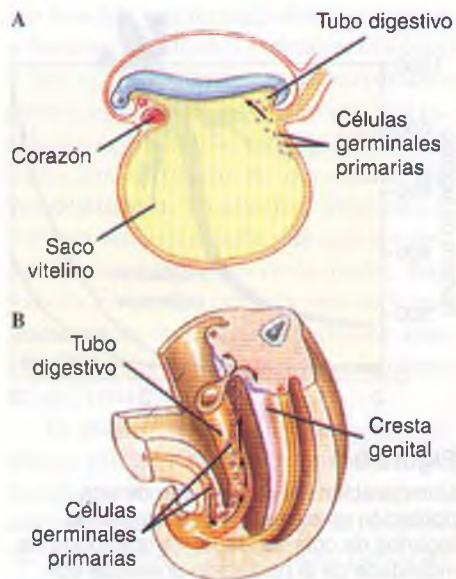


Figura 6-5

Migración de las células germinales primarias en los mamíferos. A, Estas células emigran desde el saco vitelino hacia la zona del tubo digestivo, a través de las crestas genitales. B, En el embrión humano, la migración se completa hacia el final de la quinta semana de gestación.

cia inherente a convertirse en ovario. Por ejemplo, en los conejos, la extirpación de las gónadas fetales antes de producirse la diferenciación invariablemente producirá una hembra, con oviductos, útero y vagina, aun cuando ese conejo fuese genéticamente un macho.

Sin embargo, en el macho normal los genes determinantes de la masculinidad, que están en el cromosoma Y, controlan la formación de una sustancia testículo-determinante que hace que la gónada en desarrollo forme un testículo y no un ovario. Una vez formado, el testículo produce el esteroide **testosterona**. Esta hormona masculiniza el feto, provocando la formación del pene, el escroto, los conductos y las glándulas masculinas. Además, destruye el esbozo mamario, quedando los pezones como recuerdo de la organización primitiva a partir de la cual se desarrolla uno de los sexos. La testosterona también es la responsable de la masculinización del cerebro, si bien de forma indirecta. Sorprendentemente, en el cerebro la testosterona se convierte enzimáticamente en estrógenos, y son éstos los que determinan que el cerebro se «organice» para poder dar un comportamiento típicamente masculino.

Si el animal es genéticamente una hembra, no se necesita ningún estímulo

Cada estructura del aparato reproductor masculino o femenino tiene su homólogo en el otro sexo. Esto es así porque durante las primeras etapas del desarrollo, las características masculinas y femeninas empiezan a desarrollarse a partir de la cresta genital embrionaria, y los dos sistemas de conductos, al principio, son idénticos en ambos sexos. Bajo la influencia de las hormonas sexuales, la cresta genital se transforma. En el macho, en los testículos y, en la hembra, en los ovarios. En el macho, un grupo de conductos (los de Wolff) dan origen a los espermiductos y, en la hembra, quedan como una estructura vestigial junto a los ovarios. En la hembra, el otro grupo de conductos (los de Müller) dan lugar a los oviductos, útero y vagina, mientras que, en el macho, forman un pequeño apéndice vestigial en los testículos. De forma similar, el clítoris y los labios de la vulva de la hembra, son homólogos al pene y el escroto del macho, ya que se desarrollan a partir de las mismas estructuras embrionarias.

especial para su desarrollo. La *ausencia* de los genes masculino-determinantes permite a la gónada seguir su tendencia inherente a convertirse en ovario. Entonces, en ausencia de testosterona, el embrión desarrollará órganos sexuales femeninos: vagina, clítoris y útero. Todo este dispositivo tiene sentido en los mamíferos, en los cuales el embrión se desarrolla en el interior del cuerpo de la hembra (la madre) y está expuesto constantemente a las hormonas sexuales maternas. Ya que las hormonas femeninas favorecen el desarrollo de hembras, los embriones machos no se desarrollarían normalmente si no tuvieran una protección especial frente a las hormonas maternas. En efecto, para que se desarrolle un cerebro femenino, es necesaria una protección especial frente a los efectos de los estrógenos, ya que, como se ha mencionado antes, producen la masculinización del cerebro. Para evitar que esto suceda en las hembras, hay una proteína sanguínea (alfa-fetoproteína) que se une a los estrógenos y les impide alcanzar el cerebro.

La determinación genética del sexo se tratará en el Capítulo 8 (p. 134). En los mamíferos, las aves, los anfibios, en

muchos reptiles y probablemente en la mayoría de los peces, la determinación del sexo es estrictamente cromosómica. A pesar de ello, muchos peces y reptiles carecen de cromosomas sexuales; en estos casos, los géneros no vienen determinados por factores genéticos, sino por otros como la temperatura o el comportamiento. En los cocodrilos, en muchas tortugas y en algunos lagartos, la temperatura de incubación en el nido es la que determina los porcentajes de los sexos, aunque aún se desconoce cuál es el mecanismo concreto de determinación. Por ejemplo, los huevos de caimán, cuando se incuban a temperaturas relativamente bajas dan lugar a hembras, mientras que si lo hacen a temperaturas relativamente elevadas, producen machos (Figura 6-6). En muchos peces, la determinación del sexo depende del comportamiento. Muchas de estas especies son hermafroditas, por lo que poseen gónadas tanto masculinas como femeninas. Son determinados estímulos del «ambiente» social de estos peces los

responsables de que los diferentes individuos actúen como machos o como hembras.

MEIOSIS: DIVISIÓN NUCLEAR DE LAS CÉLULAS GERMINALES

Los organismos que se reproducen sexualmente tienen en cada célula somática dos juegos de cromosomas; es decir, poseen el número **diploide** (G. *diplos*, doble) de cromosomas. En el hombre, el número diploide (abreviadamente $2N$) de cromosomas es 46. Pueden agruparse en parejas y los miembros de cada una de ellas son los denominados cromosomas **homólogos**. Cada una de las células del cuerpo tiene *dos* series de genes responsables de la codificación de una característica concreta, una en cada uno de los cromosomas homólogos. Puede tratarse de formas alternativas del mismo gen, en cuyo caso se dice que son los **genes alélicos** o **alelos** (los alelos múltiples se describen en la p. 134). A veces solamente uno de estos alelos tiene efecto sobre el organismo, aunque en cada célula están los dos y, tanto uno como otro, pueden haber pasado a la descendencia como resultado de la meiosis y de la correspondiente fecundación.

Durante el crecimiento del individuo, todos los cromosomas de las células que se están dividiendo mitóticamente se replican durante el período S de cada ciclo celular (Figura 4-21, p. 55), de forma que cada célula nueva contiene un juego doble de cromosomas. Estas células tienen el número diploide de cromosomas y se denominan **células diploides**. En las gónadas, los gametos (óvulos y espermatozoides) se forman por un tipo de división de maduración, llamada meiosis, en la que *se separan* los dos juegos de cromosomas homólogos de cada pareja. Los gametos que se producen mediante este proceso de la meiosis sólo contienen un juego de cromosomas, por lo que se dice que tienen el número **haploide** (G. *haploos*, simple) de cromosomas (abreviadamente N). En el hombre, el número haploide de cromosomas en los gametos es 23.

La principal diferencia entre la mitosis (que se ha descrito en la p. 58) y la meiosis es que el número de cromosomas se reduce a la mitad en la meiosis, pero no en la mitosis. En la mitosis se

producen células diploides que son genéticamente idénticas entre sí y con respecto a las células de las que proceden. En la meiosis se producen células germinales haploides (gametos), que difieren entre sí y con respecto a las células a partir de las que se han originado. Si no se produjese este tipo de división reduccional durante la meiosis, la unión de un óvulo y un espermatozoide daría lugar a un individuo con un número de cromosomas doble que el de sus progenitores. Si esto sucediese de manera constante durante unas pocas generaciones, el resultado sería que las células del cuerpo llegarían a tener un número astronómico de cromosomas.

La meiosis consiste en *dos* divisiones del núcleo en las cuales los cromosomas se dividen solamente una vez (Figura 6-7). La mayor parte de los acontecimientos exclusivos de la meiosis se producen durante la profase de la primera división meiótica. Los dos miembros de cada par de cromosomas homólogos se colocan unidos lateralmente (**sinapsis**) para formar una diada o **cromosoma bivalente**. Cada cromosoma bivalente ya ha sufrido la replicación para formar las dos cromátidas, cada una de las cuales llegará a ser un nuevo cromosoma. Las dos cromátidas están reunidas en un punto, el **centrómero**. Ya que cada bivalente está formado por dos pares de cromátidas o *cuatro* futuros cromosomas, es por lo que se le da el nombre de **tétrada** (G. *tetra*, cuatro). La posición o localización de cada gen en un cromosoma es el **locus** (pl., **loci**) y en la sinapsis, todos los loci de los genes de un cromosoma normalmente se sitúan exactamente enfrente de los correspondientes loci del cromosoma homólogo. Hacia el final de la profase, los cromosomas se acortan y engrosan, y quedan dispuestos para entrar en la siguiente división meiótica. A diferencia de lo que ocurre en la mitosis, los centrómeros que unen las cromátidas *no se dividen* al principio de la anafase. Como consecuencia, uno de cada par de cromosomas dobles (**diada**) es empujado hacia uno de los polos por los microtúbulos del huso mitótico. De esta forma, al terminar la primera división meiótica, también conocida como división reduccional, las células hijas contienen sólo *uno de cada par* de cromosomas homólogos, de manera que el

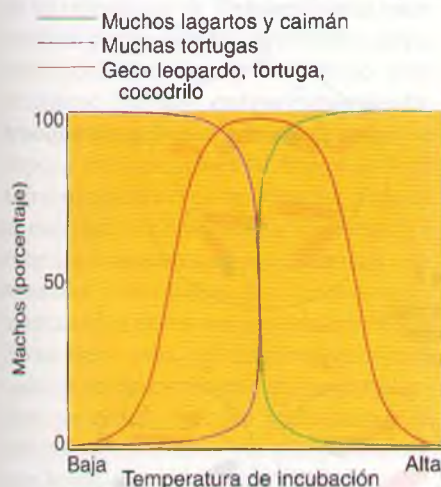


Figura 6-6

Determinación del sexo en función de la temperatura. En muchos reptiles que carecen de cromosomas sexuales, la temperatura de incubación en el nido es la que determina el sexo. El gráfico muestra que los embriones de muchas tortugas dan lugar a machos a bajas temperaturas, mientras que en muchos lagartos y en el caimán, los machos se originan a temperaturas altas. Los embriones de los cocodrilos originan machos a temperaturas intermedias, y hembras a temperaturas bajas y altas.

Tomado de David Crews, «Animal sexuality», Scientific American 270(1):108-114, enero 1994. Copyright © 1994 Scientific American, Inc. Todos los derechos reservados. Reproducido con autorización.

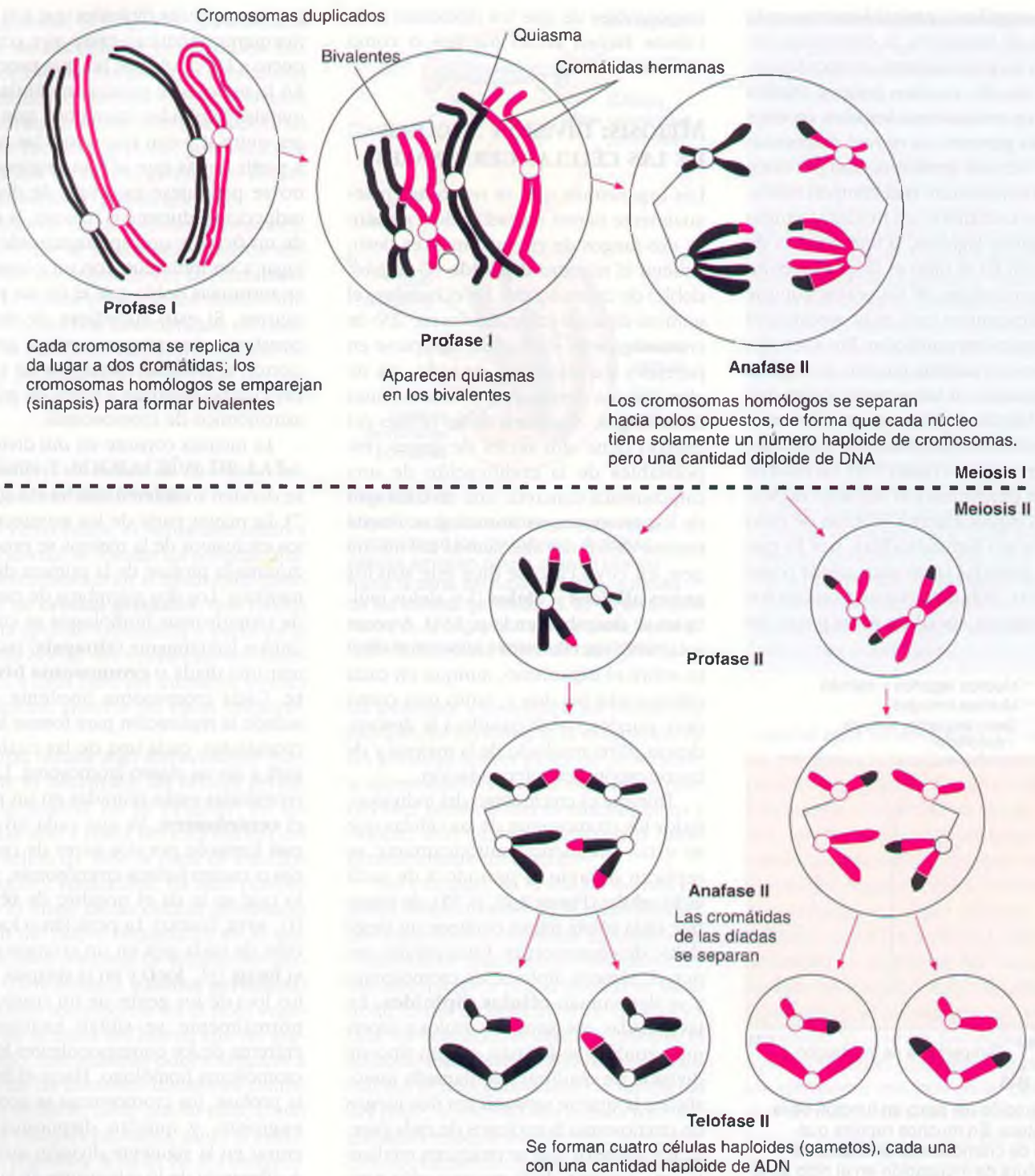


Figura 6-7

Meiosis de una célula germinal con dos pares de cromosomas ($2N = 4$, es decir, el número diploide es 4), mostrando el comportamiento de los cromosomas en dos divisiones sucesivas. Comparar con la Figura 4-24, p. 59, en la que se representa la mitosis.

número total de cromosomas se ha reducido al número haploide (N). Sin embargo, debido a que las cromátidas están todavía unidas por el centrómero, cada célula tiene una cantidad $2N$ de DNA.

La segunda división meiótica es mucho más parecida a una división mitótica normal. Las diadas se separan al empezar la anafase por división de los centrómeros y cada cromosoma sencillo se mueve hacia cada uno de los polos. Así pues, al final de la segunda división meiótica las células tienen el número haploide de cromosomas y una cantidad N de DNA. Cada cromátida de la tétrada original se encuentra en un núcleo diferente. Se han formado cuatro células (gametos) a partir de una única célula germinal inicial, cada una con una dotación haploide de cromosomas y solamente un alelo de cada gen.

Entrecruzamiento (Crossing Over)

Un suceso importante se produce cuando las cromátidas de un cromosoma intercambian partes con las cromátidas adyacentes del cromosoma homólogo. Este fenómeno, llamado **entrecruzamiento**, **trueque de genes** o **crossing over**, se expone claramente en la Figura 6-7. El entrecruzamiento es importante porque el material hereditario se redistribuye entre las cromátidas de los diferentes cromosomas homólogos. Los cromosomas intercambian secciones equivalentes que llevan alelos para los mismos genes; así, cada cromátida contiene un juego completo de genes, pero los alelos están en una nueva combinación en los cromosomas homólogos.

Mientras los cromosomas están en sinapsis, una hebra de cada cromátida se adosa a la cromátida homóloga. Cuando continúa la profase, los cromosomas homólogos empiezan a separarse y entonces aparecen los **quiasmas**, es decir, los puntos de unión entre cromátidas *no hermanas* con probabilidad de entrecruzamiento (ver profase I en la Figura 6-7; ver también la discusión sobre el entrecruzamiento en el Capítulo 8, p. 137). Puede haber uno o mas quiasmas en cada bivalente, según el número de puntos de unión entre los homólogos adyacentes. Cuando los quiasmas se separan, el intercambio se completa. Los

cuatro gametos resultantes al final de la meiosis son genéticamente diferentes (Figura 6-7).

GAMETOGENÉISIS

La serie de transformaciones que ocurren durante la formación de los gametos maduros se llama gametogénesis. Aunque el proceso es esencialmente el mismo en la maduración de los espermatozoides y los óvulos, hay algunas diferencias importantes. La gametogénesis en los testículos se llama **espermatogénesis** y en el ovario, **ovogénesis**.

Espermatogénesis

Las paredes de los túbulos seminíferos contienen las células sexuales en diferenciación, dispuestas en un epitelio grueso y estratificado, en el que hay de cinco a ocho capas de células superpuestas (Figura 6-8). En la capa más externa se encuentran las **espermatogonias** (Figura 6-9), unas células diploides cuyo número ha aumentado por mitosis normal. Cada espermatogonia aumenta de tamaño y se convierte en un **espermatocono primario**. Cada espermatocono primario sufre entonces la primera división meiótica, tal y como se ha descrito antes, y se convierte en dos **espermatoconos secundarios**.

Cada espermatocono secundario entra entonces en la segunda división meiótica sin que haya un período de interfase. Mediante estas dos divisiones, cada espermatocono da origen a cuatro **espermátidas**, cada una con un número haploide de cromosomas (23 en el hombre). Una espermátida puede contener únicamente cromosomas que el macho ha heredado de su madre, todos los que ha heredado de su padre, o una mezcla de cromosomas maternos y paternos. Sin que se produzcan más divisiones, las espermátidas se transforman en espermatozoides maduros al perder gran parte de su citoplasma, condensando el núcleo en una cabeza y formando una cola flagelar en forma de látigo para la locomoción (Figura 6-9). La cabeza está formada por el núcleo, que contiene los cromosomas para la herencia, y un **acrosona**, una estructura que está presente en los espermatozoides de casi todos los metazoos (algunas excepciones son los peces teleosteos y determinados inverte-

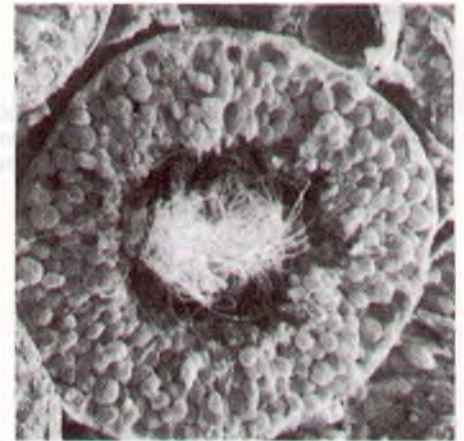


Figura 6-8

Sección de un túbulo seminífero en el que hay espermatozoides. En cada testículo humano hay más de 200 túbulos seminíferos, largos y apretados unos contra otros. En esta micrografía electrónica de barrido, se puede apreciar, en la zona central de la luz del túbulo, una gran cantidad de colas de espermatozoides maduros, que se han formado a partir de las células germinales de las paredes del túbulo. ($\times 525$).

Tomado de *Tissues and Organs: A Text-Atlas of Scanning Electron Microscopy*, de Richard G. Kessel and Randy H. Kardon, W. H. Freeman and Co., © 1979.

brados). En muchas especies, tanto de invertebrados como de vertebrados, el acrosoma contiene una lisina que ataca la membrana de los óvulos, lo que facilita la creación de un punto de entrada en la membrana que forma una barrera de protección alrededor del óvulo. Al menos en los mamíferos, la lisina es en realidad la enzima hialuronidasa. Una estructura notable de los espermatozoides de muchos invertebrados es el filamento acrosómico, de longitud variable en las diferentes especies, que se dispara de forma brusca desde la cabeza del espermatozoide cuando ésta entra en contacto con la membrana de un óvulo. Su unión con la membrana plasmática del óvulo es el primer paso de la fecundación (ver contacto y reconocimiento entre el óvulo y el espermatozoide, p. 105).

La longitud total de los espermatozoides humanos oscila entre 50 y 70 μm . Algunos sapos poseen espermatozoides de más de 2 mm (2000 μm) de longitud (Figura 6-10) y pueden verse a simple vista. No obstante, la mayoría de los espermatozoides tienen un tamaño microscópico (ver en la p. 19 los dibujos,

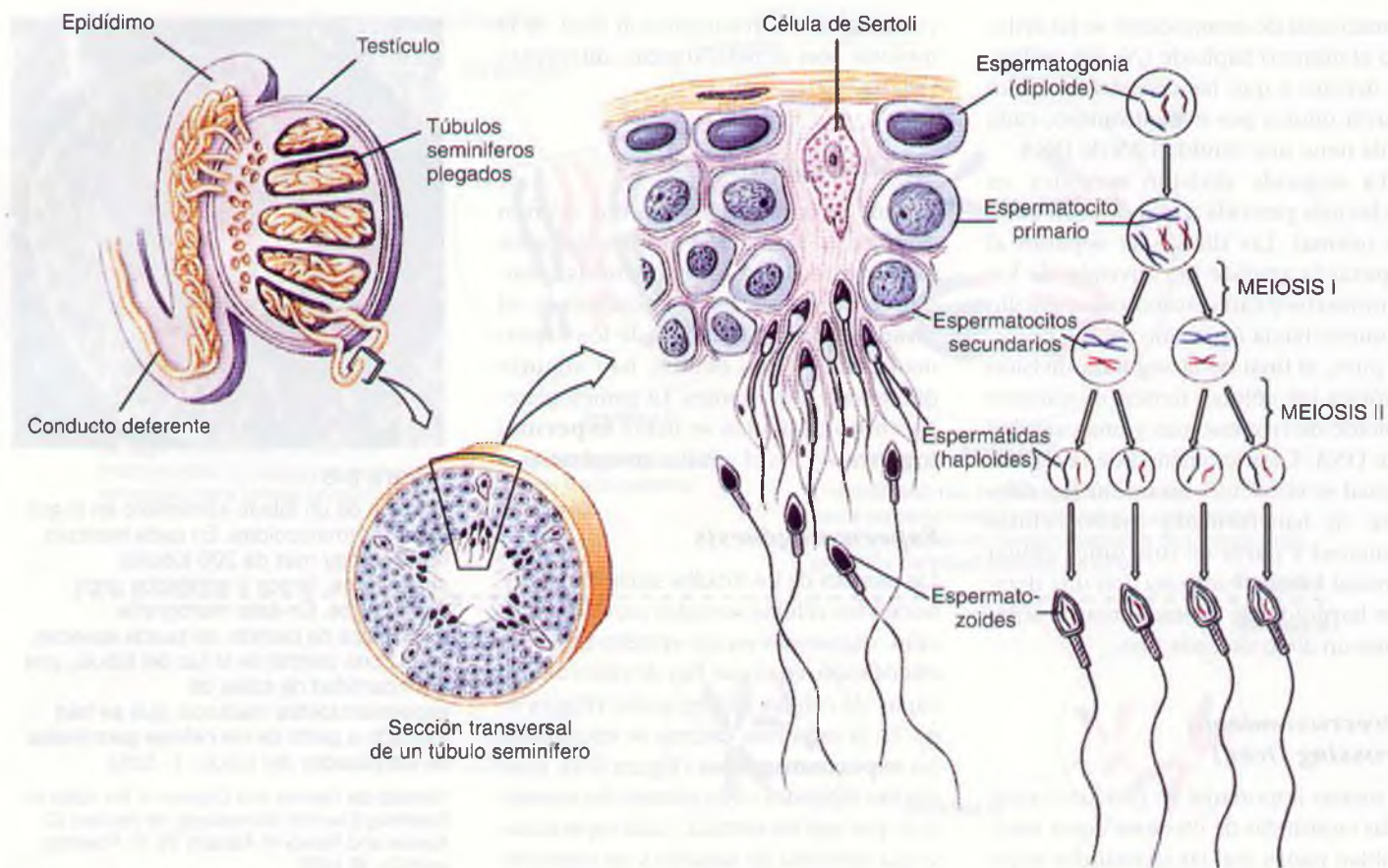


Figura 6-9

Espermatogénesis. Sección de un tubo seminífero mostrando la espermatogénesis. Las células germinales se desarrollan con la colaboración de unas grandes células de Sertoli, que se extienden desde la periferia del tubo seminífero hacia la luz de éste y que proporcionan alimentos a las células germinales. Las células germinales a partir de las que se forman los espermatozoides son las espermatogonias, unas células diploides que se encuentran en la periferia del tubo. Estas células se dividen por mitosis para producir nuevas espermatogonias, o bien espermatocitos primarios. La meiosis comienza cuando los espermatocitos primarios se dividen para producir espermatocitos secundarios haploides, dotados de cromosomas de doble hebra. Tras la segunda división meiótica se forman cuatro espermátidas haploides con cromosomas sencillos. A partir de aquí, cada espermatozoide se va desarrollando gradualmente, mientras va desprendiéndose hacia la luz del tubo seminífero.

de principios del siglo XIX, de los espermatozoides de varios vertebrados, que fueron interpretados por los biólogos de entonces como «gusanos» parásitos del semen). En todos los animales que se reproducen sexualmente el número de espermatozoides producidos por los machos es muchísimo mayor que el de óvulos producidos por las hembras. El número de huevos está en relación con las oportunidades del joven para nacer y alcanzar la madurez. Esto explica el enorme número de huevos producidos por ciertos peces en comparación con el pequeño número producido por los mamíferos.

Ovogénesis

Las primitivas células germinales del ovario, las **oogonias** u **ovogonias**, también

aumentan su número por mitosis ordinaria. Cada ovogonia contiene un número diploide de cromosomas. En la mujer y después de la pubertad, cada mes se desarrolla una de estas ovogonias, dando un óvulo maduro. Después de que las ovogonias dejan de multiplicarse, crecen en tamaño y se convierten en **ovocitos primarios** (Figura 6-11). Antes de la primera división meiótica, los cromosomas en cada ovocito primario se reúnen por parejas de cromosomas homólogos, uno materno y otro paterno, igual que ocurre en la espermatogénesis. Cuando se produce la primera división de maduración (reducción), el citoplasma se divide desigualmente. Una de las dos células hijas, el **ovocito secundario**, es grande y recibe la mayor parte del citoplasma; la otra es muy pequeña y se denomina **primer**

cuerpo polar (Figura 6-11). Sin embargo, cada una de estas células hijas ha recibido la mitad de los cromosomas.

En la segunda división meiótica, el ovocito secundario se divide en una gran **ovótida** y un pequeño cuerpo polar. Si el primer cuerpo polar también se divide en esta división, lo que en ocasiones sucede, habrá ahora tres cuerpos polares y una ovótida (Figura 6-11). La ovótida crece y se desarrolla hasta convertirse en un óvulo maduro. Los cuerpos polares no son funcionales y se desintegran. La formación de estos cuerpos polares no es necesaria para descargar al óvulo del exceso de cromosomas, y la división citoplasmática desigual hace que se pueda producir una célula grande, con suficientes reservas para el desarrollo de un nuevo individuo. Así pues, el óvulo

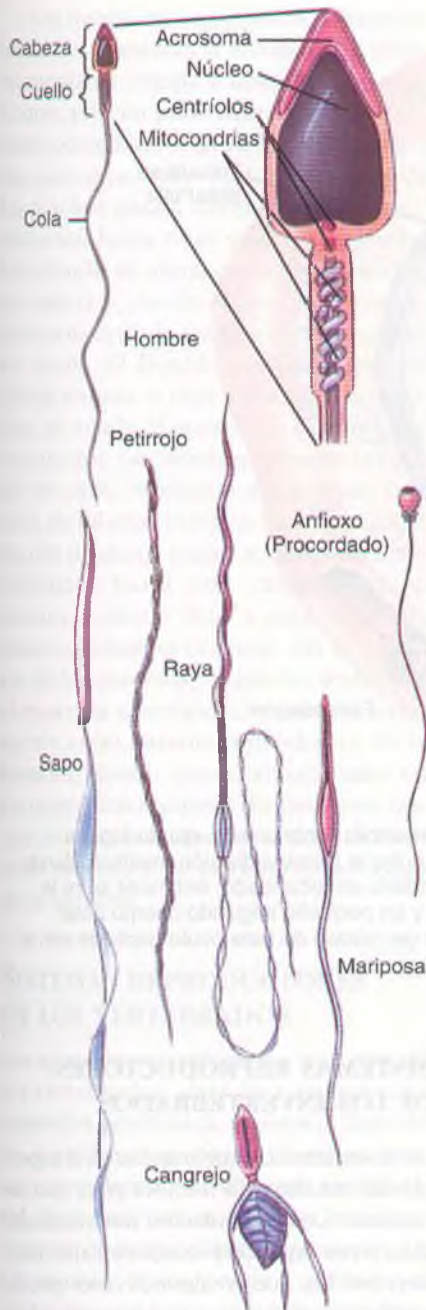


Figura 6-10
Espermatozoides de algunos vertebrados e invertebrados.

maduro tiene un número N (haploide) de cromosomas, lo mismo que el espermatozoide. Sin embargo, cada ovocito primario da lugar sólo a *un* gameto funcional, mientras que en la espermatogénesis se producen *cuatro* espermatozoides.

En la mayoría de los vertebrados, y también en muchos invertebrados, el óvulo no completa la división meiótica antes de que ocurra la fecundación. Lo normal es que el huevo se mantenga en

el estado de profase de la primera división meiótica (meiosis I). La meiosis se completa, bien en el momento de la ovulación (es lo que sucede en las aves y en la mayoría de los mamíferos), o bien un poco antes de la fecundación (como ocurre en muchos invertebrados, en los peces teleósteos, los anfibios y los reptiles). En la especie humana, los ovocitos empiezan a sufrir la primera división meiótica alrededor de la semana decimotercera del desarrollo fetal y a partir de aquí se mantienen en estado de profase. En este estado permanecen durante un tiempo de hasta 20 ó 30 años. La primera división meiótica se completa, y el primer cuerpo polar se separa, inmediatamente antes de la ovulación. La segunda división meiótica (meiosis II) tiene lugar cuando el espermatozoide entra en el ovocito secundario.

El hecho más llamativo de la maduración del óvulo es la acumulación de vitelo en él. El vitelo generalmente se almacena como gránulos más o menos organizados en forma de plaquitas; no se trata de una sustancia química concreta, sino que puede estar constituido por lípidos, proteínas o por ambos tipos de sustancias. En los insectos y los vertebrados, los huevos tienen una cantidad variable de vitelo, que puede originarse directamente en el interior del huevo, a partir de sustancias aportadas por las células foliculares que lo rodean, o puede ser un vitelo lipídico o proteínico, ya formado, que se transfiere por pinocitosis desde las células foliculares al ovocito.

El resultado de la enorme acumulación de gránulos de vitelo y otras sustancias nutritivas (glucógeno y gotas de grasa) es que un huevo crece tanto que sobrepasa el límite normal que generalmente obliga a las células normales (somáticas) a dividirse. Por ejemplo, un ovocito temprano de rana mide unos 50 μm de diámetro, crece hasta alcanzar 1500 μm de diámetro cuando madura, después de tres años de crecimiento en el ovario, y su volumen aumenta unas 27 000 veces. El huevo de las aves alcanza un tamaño todavía más grande: un huevo de gallina puede aumentar su tamaño hasta 200 veces en solamente los últimos 6 de los 14 días de rápido crecimiento que precede a la ovulación.

Así pues, los huevos son importantes excepciones a la regla, generalmente uni-

versal, de que los organismos están compuestos de unidades celulares relativamente pequeñas. Esto crea un problema respecto a la relación superficie-volumen, ya que todo lo que entra o sale del huevo (alimentos, gases respiratorios, desechos, etc.) debe pasar a través de la membrana celular. A medida que el huevo se hace más grande, la superficie disponible por unidad de volumen de citoplasma (masa) se hace más pequeña. Como se puede suponer, el ritmo metabólico del huevo disminuye gradualmente hasta que, cuando el huevo ha madurado, se queda en una especie de vida latente esperando la fecundación.

PROTECCIÓN MATERNA DEL EMBRIÓN

La mayor parte de los invertebrados, y también muchos vertebrados, depositan sus huevos en el medio en que viven para que se desarrollen. A estos animales se les da el nombre de **ovíparos** («nacidos de huevos»). La fecundación puede ser interna (los huevos se fecundan en el interior del cuerpo de la hembra antes de que ésta realiza la puesta) o externa (los huevos son fecundados por el macho después de que la hembra los haya puesto). Mientras que muchos animales ovíparos simplemente abandonan sus huevos al azar, otros ponen un cuidado especial en encontrar lugares que puedan proporcionar fuentes de alimento inmediatas y abundantes para cuando nazcan sus hijos.

Algunos animales retienen sus huevos en el cuerpo (generalmente en el oviducto) mientras se desarrollan, y el embrión, durante su desarrollo, recibe todo el alimento a partir del vitelo almacenado en el interior del propio huevo. Estos animales son los llamados **ovovivíparos** («nacidos de huevos vivos»). Hay ovoviviparismo en varios grupos de invertebrados (por ejemplo, en varios anélidos, braquiópodos, insectos y moluscos gasterópodos) y es común entre ciertos peces y reptiles.

Hay una tercera modalidad, los **vivíparos** («nacido vivo»), en los cuales el huevo se desarrolla en el oviducto o en el útero, y el embrión obtiene sus alimentos directamente de la madre. Por lo general, se establece alguna forma de conexión anatómica entre el embrión en

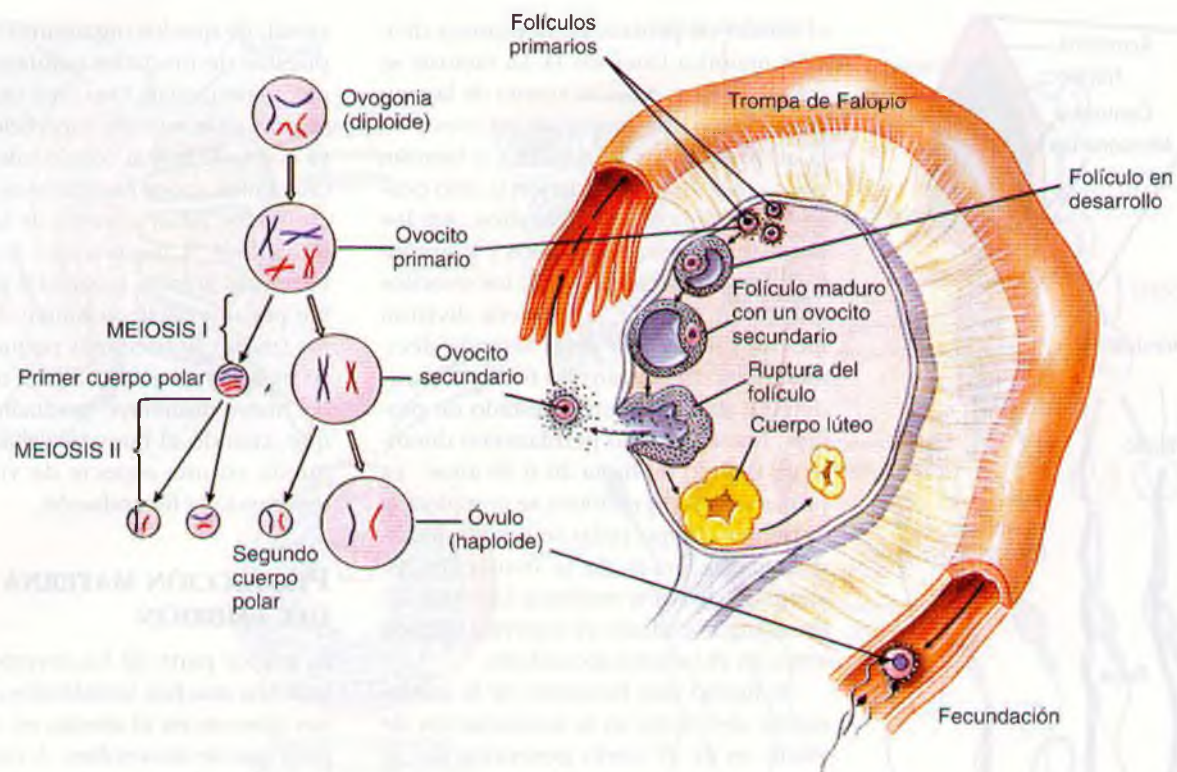


Figura 6-11

Ovogénesis. Las células germinales primarias (ovogonias) se multiplican por mitosis durante el desarrollo embrionario, dando lugar a ovocitos primarios. Después de la pubertad, en cada ciclo menstrual, un ovocito primario diploide sufre la primera división meiótica, dando origen a un ovocito secundario haploide y a un cuerpo polar, también haploide. Si el ovocito secundario es fecundado, entonces sufre la segunda división meiótica. Los cromosomas de doble hebra se separan y se forma un gran óvulo y un pequeño segundo cuerpo polar. Tanto el óvulo, como el segundo cuerpo polar, contienen ahora una cantidad N de DNA. La unión del núcleo de este óvulo haploide con el núcleo, también haploide, del espermatozoide, da origen a la formación de un cigoto diploide ($2N$).

desarrollo y la madre. Tanto en el ovoviviparismo como en el viviparismo, la fecundación tiene que ser interna (es decir, en el interior del cuerpo de la hembra), y la madre da lugar al nacimiento de los jóvenes en un estado de desarrollo avanzado. El viviparismo es casi exclusivo de los mamíferos y de algunos elasmobranchios, aunque también hay algunos invertebrados vivíparos (por ejemplo algunos escorpiones), así como algunos anfibios y reptiles. El desarrollo de los embriones dentro del cuerpo de la madre, tanto en vivíparos como en ovovivíparos proporciona, evidentemente, más protección a los descendientes que la simple puesta de huevos.

ESTRUCTURA DE LOS SISTEMAS REPRODUCTORES

Esta estructura básica es semejante en todos los animales sexuales, aunque haya diferencias en sus hábitos de

reproducción, métodos de fecundación y otras características, que hacen que haya una enorme variabilidad. Los sistemas reproductores de los animales que se reproducen sexualmente están formados por dos tipos de componentes: (1) **órganos primarios**, las gónadas, que producen los óvulos y espermatozoides, así como las hormonas sexuales esteroides, y (2) **órganos accesorios**, que ayudan a las gónadas en los procesos de formación y liberación de los gametos, y que en muchos casos también sirven para dar acogida y protección al embrión; pueden ser muy variables, y entre ellos se encuentran los gonoductos (espermiductos y oviductos), los órganos para la transferencia de espermatozoides a la hembra, los órganos para el almacenamiento de espermatozoides o de vitelo, los órganos dedicados a formar cubiertas protectoras para los huevos, y los órganos nutritivos, como las glándulas vitelógenas y la placenta.

SISTEMAS REPRODUCTORES DE LOS INVERTEBRADOS

Los invertebrados que transfieren el espermatozoide del macho a la hembra para que se produzca una fecundación interna, necesitan tener órganos y conductos que faciliten este fin, que en algunos casos puede ser tan complejo como en los vertebrados. Por el contrario, los sistemas reproductores de los invertebrados que, simplemente, liberan sus gametos en el agua para que se produzca una fecundación externa, son, atendiendo a su complejidad, poco más que simples centros para la gametogénesis. Los anélidos poliquetos, por ejemplo, no poseen órganos reproductores permanentes; los gametos se originan a partir de la proliferación de las células que tapizan la cavidad general del cuerpo. Cuando han madurado, los gametos se liberan a través de celomoductos o de los conductos excretores, e incluso, en algunas especies, salen al exterior a través de roturas en la pared del cuerpo.

Los insectos son de sexos separados (dioicos), y realizan la fecundación interna mediante cópula e inseminación, por lo que, poseen unos sistemas reproductores complejos (Figura 6-12). El espermatozoide que se produce en los testículos de los machos pasa a través de unos espermiductos hasta unas vesículas seminales (donde se almacenan los espermatozoides) y desde éstas, a un único conducto eyaculador que conduce hasta un pene. El líquido seminal, que se forma en una o más glándulas accesorias, se añade al semen en el conducto eyaculador. Las hembras poseen un par de ovarios, formados a partir de una serie de túbulos ováricos (ovariolas). Los óvulos maduros pasan a través de unos oviductos hasta una cámara genital común y desde ésta a una pequeña bursa copuladora (vagina). En la mayoría de los insectos, el macho transfiere el espermatozoide insertando su pene directamente en el sistema reproductor de la hembra, donde queda almacenado en un receptáculo seminal. Es frecuente que una única cópula, proporcione suficiente espermatozoide para toda la vida reproductora de la hembra.

SISTEMAS REPRODUCTORES DE LOS VERTEBRADOS

Los aparatos reproductor y excretor de los vertebrados, debido a su estrecha conexión anatómica, y, especialmente en el macho, constituyen lo que en ocasiones se denomina **sistema urogenital**. Esta asociación es muy llamativa durante el desarrollo embrionario. En los machos de los peces y anfibios, el conducto que vacía el riñón (**conducto de Wolff**) también sirve como espermiducto. En los machos de los reptiles, las aves y los mamíferos, en los que el riñón desarrolla su propio conducto independiente (**uréter**) para eliminar los desechos, el antiguo conducto de Wolff actúa exclusivamente como espermiducto (**conducto deferente**). En todos estos casos, con la excepción de la mayor parte de los mamíferos, estos conductos desembocan en una **cloaca** (derivado del latín, que significa «alcantarilla»), una cámara común en la que desembocan el intestino y los conductos genitales y excretorios. Casi todos los mamíferos placentarios carecen de clo-

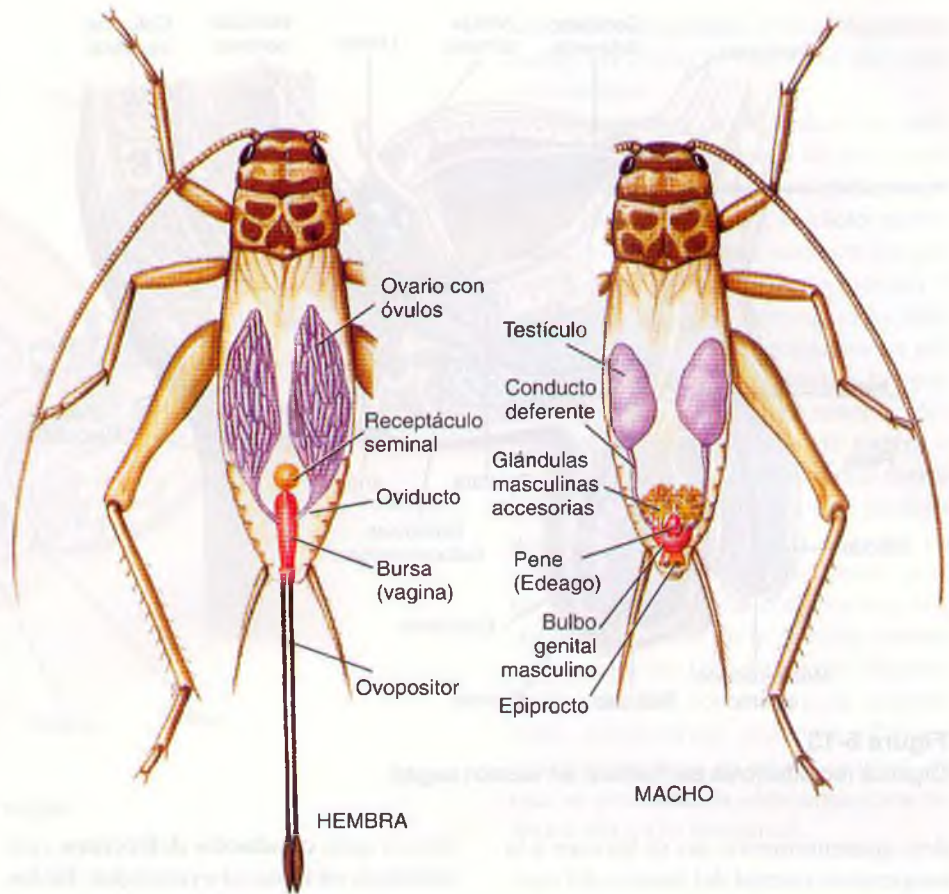


Figura 6-12

Aparato reproductor de los grillos. Los espermatozoides que produce el macho pasan desde la pareja de testículos, a través de los espermiductos (conductos deferentes), hasta el conducto eyaculador, que se encuentra en el interior del pene. En las hembras, los óvulos producidos en los ovarios pasan por los oviductos hasta la bursa genital. En la cópula, los espermatozoides encerrados en el interior de un saco membranoso (espermatóforo), formado gracias a las secreciones de una glándula accesoria, se depositan en la bursa genital de la hembra, y entonces emigran hasta un receptáculo seminal, en el que quedan almacenados. La hembra controla la liberación de unos pocos espermatozoides, que fecundarán sus óvulos en el momento de la puesta, y utiliza un largo ovopositor, en forma de aguja, para poner los huevos en el interior del suelo.

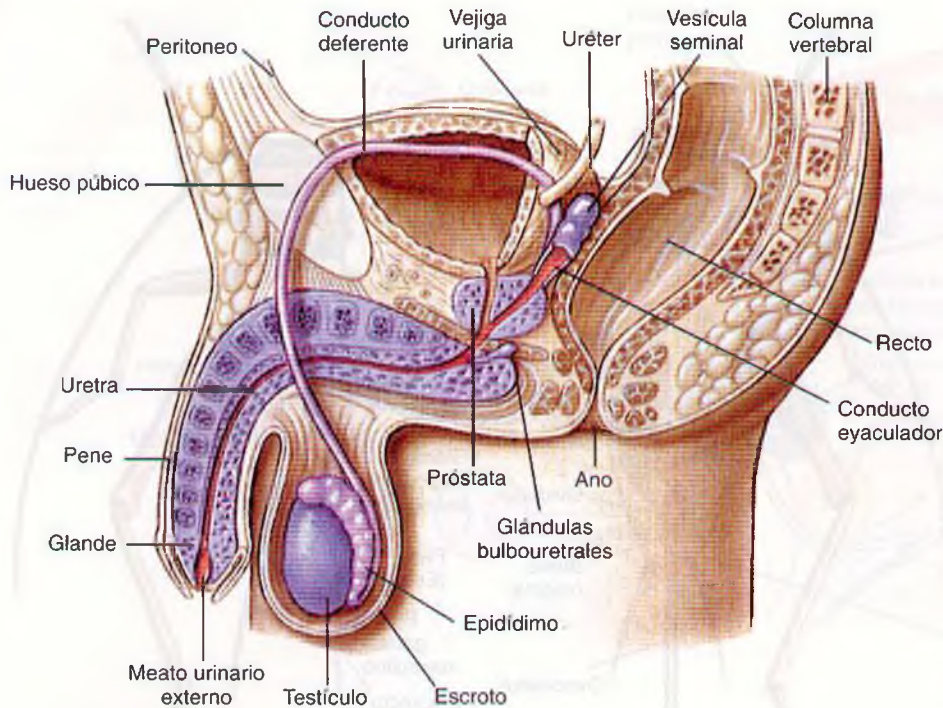
aca; en lugar de ello, el sistema urogenital tiene una abertura independiente del ano. Sin embargo, el **oviducto** de la hembra es un conducto independiente que finaliza en la cloaca, en el caso de que ésta exista.

Aparato reproductor masculino

En los vertebrados, como el hombre (Figura 6-13), este aparato está formado por los testículos, los conductos eferentes y los deferentes, una serie de glándulas, y, en algunas aves y reptiles y en todos los mamíferos, un pene.

Hay un par de **testículos** en los que se producen los espermatozoides. Cada

testículo está formado por numerosos **tubos seminíferos**, en los que se desarrollan los espermatozoides (Figura 6-9), y por el **tejido intersticial**, situado a lo largo de los túbulos, que produce la hormona sexual masculina (testosterona). En la mayoría de los mamíferos, los dos testículos están alojados permanentemente en el interior del saco escrotal que, o bien cuelga hacia el exterior de la cavidad abdominal, o bien los testículos descienden al interior del escroto durante la época de la reproducción. Esta disposición extraña y algo insegura, proporciona un «ambiente» con una temperatura ligeramente más baja que la del resto del cuerpo, ya que en algunos mamíferos (incluido el hombre) los espermatozoi-

**Figura 6-13**

Órganos reproductores del hombre, en sección sagital.

des, aparentemente, no se forman a la temperatura normal del interior del cuerpo. En los mamíferos marinos y en todos los demás vertebrados, los testículos se localizan permanentemente en el interior del abdomen.

Los espermatozoides pasan desde los tubos seminíferos a los **conductos eferentes**, unos pequeños tubos que conducen a un retorcido **epidídimo** (uno por cada testículo) (Figura 6-9) y desde

éstos a unos **conductos deferentes**, que terminan en el canal eyaculador. En los mamíferos, los conductos deferentes se unen a la **uretra**, un conducto que transporta tanto el esperma como los productos urinarios, a través del pene, el órgano de penetración (copulador) externo.

En la mayoría de los mamíferos hay tres pares de glándulas que desembocan en los conductos genitales: las **vesículas seminales**, las **glándulas prostáticas** y las **glándulas bulbouretrales** (Figura 6-13). El fluido secretado por estas glándulas proporciona alimento a los espermatozoides, lubrica el camino que han de recorrer y neutraliza la acidez de la orina para que los espermatozoides no resulten dañados.

Aparato reproductor femenino

Los ovarios de las hembras de los vertebrados producen tanto óvulos como hormonas sexuales femeninas (estrógenos y progesterona). En todos los vertebrados mandibulados, los óvulos maduros procedentes de los ovarios penetran en los **oviductos** a través de unas aberturas en forma de embudo que típicamente se encuentran bordeando los márgenes de los ovarios. El extremo posterior

de los oviductos no está especializado en la mayoría de los peces y los anfibios, pero los peces cartilaginosos, los reptiles y las aves, que producen grandes huevos con cáscara, poseen regiones especializadas en la producción de albúmina y de la cáscara del huevo. En los amniotas (reptiles, aves y mamíferos; ver huevos de los amniotas y los anamniotas, p. 118) la porción terminal del oviducto se dilata para formar un **útero** musculoso, en el que los huevos con cáscara quedan retenidos antes de la puesta, o en el que los embriones completan su desarrollo. En los mamíferos placentarios, las paredes del útero establecen una conexión vascular íntima con las membranas embrionarias a través de una **placenta** (p. 119).

Los dos ovarios de la mujer son algo más pequeños que los testículos del macho, y contienen muchos miles de huevos (óvulos). Cada óvulo se desarrolla en el interior de un **foliculo** que crece y finalmente se rompe para dejar salir el óvulo maduro (Figura 6-11). Durante el período fértil de la mujer, cada año maduran aproximadamente 13 óvulos y, generalmente, los ovarios se alternan en la emisión de un óvulo maduro. Puesto que la mujer es fértil tan sólo durante unos 30 años, únicamente 300 ó 400 óvulos tienen la oportunidad de alcanzar la madurez; los otros degeneran y son absorbidos.

Los **oviductos**, o trompas de Falopio, están recubiertos de cilios para impulsar al óvulo en su recorrido. Los dos oviductos desembocan en los ángulos superiores del útero, o matriz, que está especializado para albergar al embrión durante los 9 meses de su existencia intrauterina. Está provisto de unas paredes musculares gruesas, de muchos vasos sanguíneos y de un revestimiento especial, el **endometrio**. El útero es diferente en los distintos mamíferos. Originalmente era doble, pero sus dos ramas tienden a fusionarse en muchos mamíferos euterios.

La **vagina** es un tubo muscular adaptado para recibir el pene del macho y para servir como canal del parto durante la expulsión del feto desde el útero. En el lugar de unión de la vagina y el útero, éste hace saliente hacia el interior de la vagina para formar el **cérvix** (cuello).

La mayoría de los vertebrados acuáticos no necesitan pene; los espermatozoides y óvulos se liberan en el agua, unos cerca de los otros. No obstante, en los vertebrados terrestres (y en algunos acuáticos), que son vivíparos o que protegen sus huevos mediante una cáscara, los espermatozoides deben transferirse a la hembra. En la mayoría de las aves, el proceso se limita a la yuxtaposición de las cloacas. Sólo los reptiles y los mamíferos tienen un auténtico pene. El de los mamíferos es un órgano, generalmente flácido, que se pone en erección gracias a un aporte extra de sangre. Muchos mamíferos, aunque no el hombre, poseen un hueso peniano (báculo), que posiblemente contribuye a la erección.

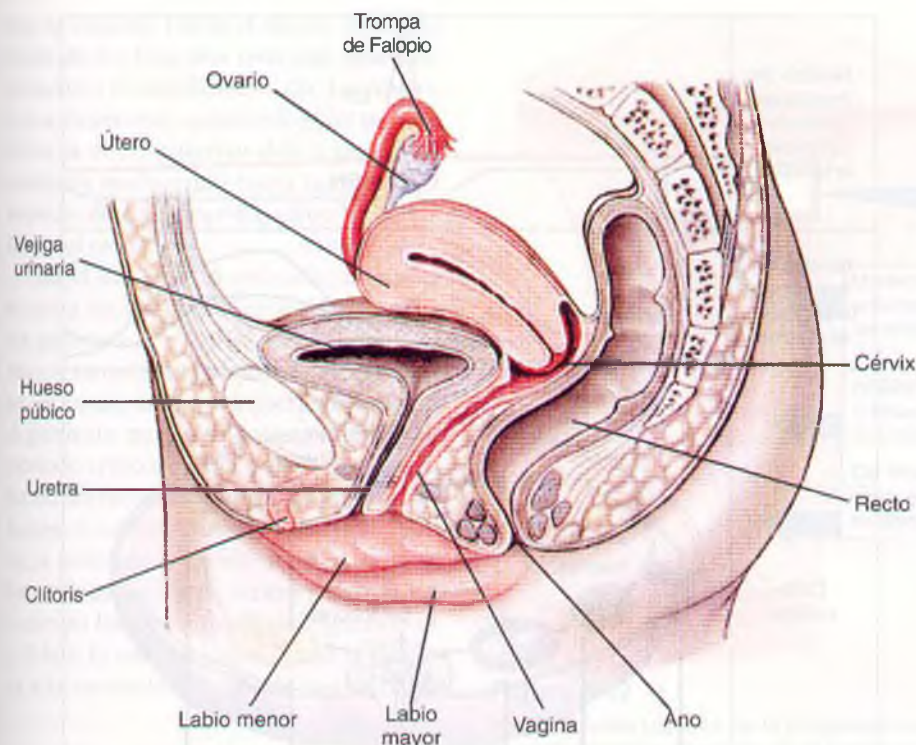


Figura 6-14
Órganos reproductores de la mujer, en sección sagital.

Los órganos genitales femeninos externos, la vulva, están constituidos por una serie de repliegues de la piel, los **labios mayores** y los **labios menores**, y un pequeño órgano eréctil, el **clítoris** (el órgano femenino homólogo al pene masculino). Normalmente la abertura de la vagina tiene reducido su tamaño en el estado virgen de una hembra, debido a la presencia de una membrana de función desconocida, el **himen**.

HORMONAS DE LA REPRODUCCIÓN EN LOS VERTEBRADOS

EL CONTROL HORMONAL DEL RITMO DE LOS CICLOS REPRODUCTORES

Desde los peces hasta los mamíferos, la reproducción en los vertebrados es, generalmente, una actividad estacional o cíclica. Su exactitud es fundamental ya que los jóvenes nacerán cuando el alimento sea abundante y cuando las otras condiciones ambientales sean óptimas para su supervivencia. Una vez que se desencadena por alguna señal

ambiental, como por ejemplo el cambio estacional de temperatura o el fotoperíodo, o por algún condicionante social, el proceso de reproducción sexual se controla por medio de hormonas. Las hormonas de la hipófisis anterior enlazan los centros neurosecretorios del encéfalo y los tejidos endocrinos de las gónadas (la neurosecreción y la hipófisis se describen en el Capítulo 37, p. 746). Este sistema hormonal, extraordinariamente equilibrado, controla el desarrollo de las gónadas, las estructuras sexuales accesorias y las características

sexuales secundarias (ver el siguiente texto) así como la exactitud del ciclo reproductor.

Los patrones de reproducción cíclica en los mamíferos son de dos tipos: el **ciclo estral**, característico de la mayoría de los mamíferos, y el **ciclo menstrual**, que se da solamente en los primates antropoides (monos, simios y humanos). Estos dos tipos de ciclo difieren en dos aspectos importantes: en primer lugar, en los ciclos estrales la hembra es receptiva para el macho sólo durante breves períodos de **estro**, o «celo», mientras que en los ciclos menstruales la receptividad puede prolongarse a lo largo de todo el ciclo; en segundo lugar, el ciclo menstrual, pero no el estral, termina con el colapso y desprendimiento de la porción interna del endometrio (revestimiento uterino). En los animales con estro, cada ciclo termina, simplemente, volviendo el revestimiento uterino a su estado original, sin que se produzca la «descarga» característica del ciclo menstrual.

LOS ESTEROIDES GENITALES Y SU CONTROL

Los ovarios producen dos tipos de hormonas sexuales esteroides: **estrógenos** y **progesterona** (Figura 6-15). Los estrógenos son responsables del desarrollo de las estructuras sexuales accesorias de la hembra (oviductos, útero y vagina) y de la estimulación de la actividad reproductora de la hembra. Los caracteres sexuales secundarios, es decir, las características que no están directamente re-

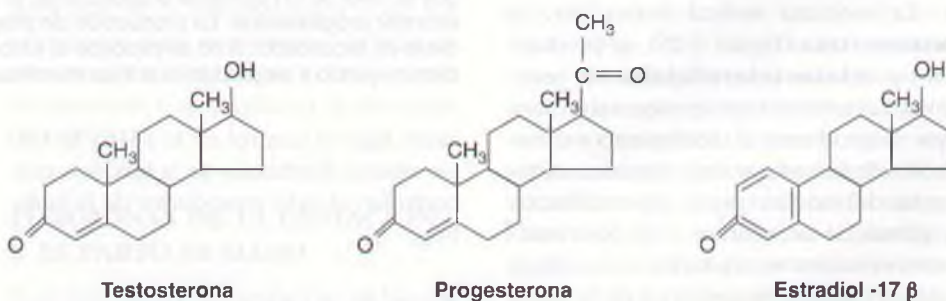


Figura 6-15

Hormonas sexuales. Estas tres hormonas sexuales muestran una estructura esteroide básica con cuatro anillos. La hormona sexual femenina estradiol-17β (un estrógeno), es un esteroide C₁₈ (con 18 átomos de carbono), con un anillo aromático A (el primero de la izquierda). La testosterona, hormona sexual masculina, es un esteroide C₁₉ con un grupo carbonilo (C=O) en el anillo A. La progesterona, la hormona femenina del embarazo, es un esteroide C₂₁ que también posee un grupo carbonilo en el anillo A.

Los anticonceptivos orales (la «píldora») son preparados, por regla general, a base de una combinación de estrógenos y progesterona, que actúan disminuyendo la liberación de las gonadotropinas FSH y LH desde la hipófisis. Esto evita la maduración de los folículos ováricos y la ovulación. Este método de control de la natalidad es sumamente eficaz, con menos del 1% de fallos, si se siguen con exactitud las pautas de administración.

lacionadas con la formación y liberación de los óvulos y el espermatozoides, pero que son fundamentales para el éxito reproductor, tanto a nivel de comportamiento como funcional, también están controlados o deben su mantenimiento a los estrógenos. Entre estos caracteres se pueden citar la coloración característica de la piel o las plumas, el desarrollo óseo, el tamaño corporal y, en los mamíferos, el desarrollo inicial de las glándulas mamarias. En los mamíferos, la progesterona se encarga de preparar al útero para recibir al embrión en desarrollo. Estas hormonas están controladas por las **gonadotropinas de la hipófisis**: la hormona folículo-estimulante (FSH) y la hormona luteinizante (LH) (Figura 6-16). A su vez, las gonadotropinas están controladas por **hormonas liberadoras de las gonadotropinas (GnRH)** que se producen en los centros neurosecretorios del hipotálamo (p. 753 y Tabla 37-1). Por medio de este sistema de control, los factores ambientales como la luz, el estado de nutrición o el estrés, pueden influir en los ciclos reproductores.

La hormona sexual masculina, la **testosterona** (Figura 6-15), se produce en las **células intersticiales** del testículo. La testosterona es necesaria para que se produzca el crecimiento y desarrollo de las estructuras sexuales accesorias del macho (pene, espermioductos y glándulas accesorias) y de los caracteres sexuales secundarios masculinos (desarrollo del esqueleto y de la musculatura, la coloración del plumaje o del pelo, la cornamenta de los cérvidos, y, en el hombre, el tono de la voz) y para que el comportamiento reproductor del macho sea normal. El desarrollo de los testículos y la secreción de testosterona

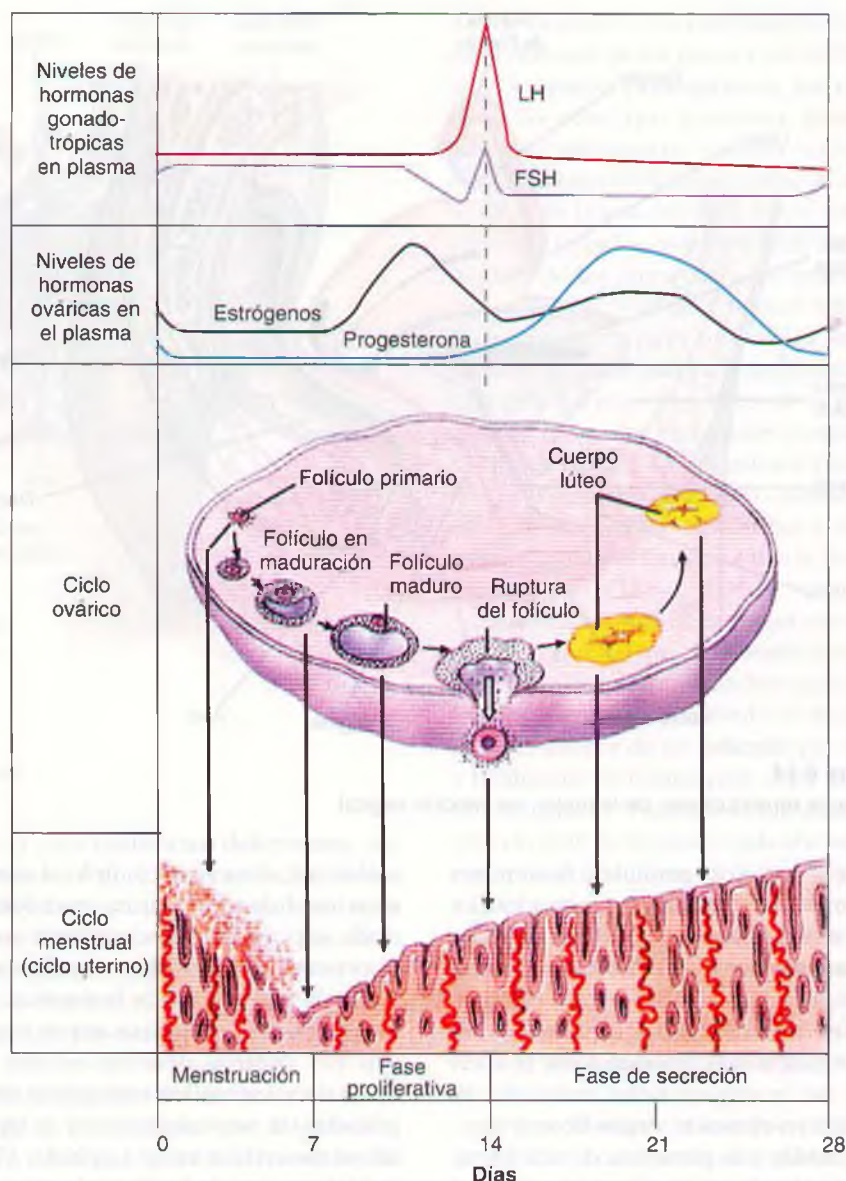


Figura 6-16

Ciclo menstrual humano, en el que se representan los niveles hormonales en sangre y el endometrio uterino a lo largo de los 28 días del ciclo. La FSH induce la maduración de los folículos ováricos, que secretan estrógenos. Estos preparan el endometrio uterino y hacen que el nivel de LH aumente bruscamente, lo que a su vez estimula al cuerpo lúteo a secretar progesterona. La producción de progesterona se mantendrá, únicamente, si el óvulo es fecundado; si no se produce el embarazo, el nivel de progesterona irá disminuyendo y se producirá el flujo menstrual.

están bajo el control de la FSH y la LH, las mismas hormonas de la hipófisis que controlan el ciclo reproductor de la hembra.

EL CICLO MENSTRUAL

En la especie humana el ciclo menstrual (*L. mensis*, mes) consta de tres fases diferentes: fase menstrual, fase folicular y fase luteínica (Figura 6-16). La menstruación («período») señala la fase menstrual, cuan-

do parte del revestimiento del útero (endometrio) degenera y se desprende, produciéndose la hemorragia menstrual. Hacia el día 3 del ciclo, los niveles en sangre de FSH y LH empiezan a subir lentamente, y casi inmediatamente algunos folículos ováricos empiezan a desarrollarse y a producir estrógenos. A medida que el nivel de estrógenos en sangre va aumentando, el endometrio uterino empieza a engrosarse y las glándulas uterinas que hay en el endometrio aumen-

tan de tamaño. Hacia el día 10, la mayor parte de los folículos ováricos, que empezaron a desarrollarse el día 3, comienzan a degenerar, quedando sólo uno de ellos (a veces quedan dos o tres) que continúa madurando hasta que toma el aspecto de una ampolla sobre la superficie del ovario.

En el día 13 ó 14 del ciclo, un aporte extra de LH procedente de la hipófisis provoca la ruptura del folículo de mayor tamaño (**ovulación**), liberándose un óvulo desde la superficie ovárica. A partir de este momento comienza un período crítico, en que el óvulo maduro ha de ser fecundado antes de unas pocas horas, o morirá. Durante la fase luteínica, a partir de la pared del folículo que ha ovulado, se forma un **corpus luteum** («cuerpo lúteo o amarillo») (Figuras 6-11 y 6-16). El cuerpo lúteo, como respuesta a la estimulación continua por parte

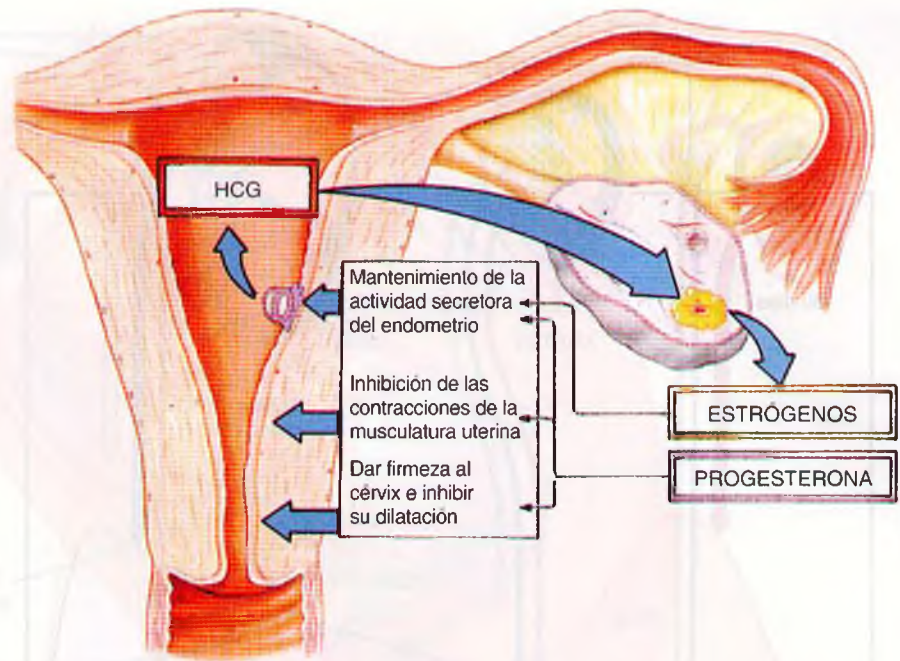


Figura 6-17

Los diferentes papeles de la progesterona y los estrógenos, durante el embarazo en la especie humana. Después de la implantación del embrión en el útero, el trofoblasto (la futura placenta) secreta gonadotropina coriónica humana (HCG), que mantiene el cuerpo lúteo hasta que, alrededor de la séptima semana del embarazo, la placenta comienza a producir las hormonas sexuales, progesterona y estrógenos.

Mientras que las mujeres de más de 90 países disfrutaban de la seguridad, desarrollo reciente y facilidad de utilización de los anticonceptivos, las parejas estadounidenses se ven limitadas al empleo de métodos anticonceptivos desarrollados hace más de 30 años: la píldora, el preservativo, el DIU, el diafragma y la esterilización quirúrgica. Sin un cambio drástico en la política federal, bastante improbable, los graves problemas económicos, sociales y políticos en torno a las controvertidas investigaciones sobre la reproducción se mantendrán. Debido a un ambiente social inhóspito, el número cada vez mayor de costosos pleitos y las amenazas de boicot que reciben los laboratorios por parte de los antiabortistas, en Estados Unidos, actualmente sólo hay una empresa dedicada a la investigación en el campo de la anticoncepción, y por lo menos otras ocho empresas desaparecieron en los primeros años de la década de 1970. La desafortunada consecuencia de esto es que los fallos que se producen con los métodos anticonceptivos tradicionales provocan alrededor de dos millones de embarazos no deseados al año, y la mitad del millón y medio de abortos que se producen anualmente en los Estados Unidos, una de las tasas más altas de aborto entre los países industrializados. Sin un cambio en esta política, es poco probable que se reduzca el número de embarazos no deseados.

de la LH, funciona temporalmente como una glándula endocrina y, además de estrógenos, también produce progesterona. La progesterona («antes del transporte [gestación]»), como su nombre indica, estimula al útero para que sufra los cambios finales que conduzcan a su maduración y lo preparen para la gestación. En este momento el útero está completamente preparado para alojar y nutrir al embrión. Si la fecundación *no* tiene lugar, el cuerpo lúteo desaparece y sus hormonas ya no se secretan. Dado que el revestimiento del útero (endometrio) depende de la progesterona y de los estrógenos para mantenerse, la falta de estas hormonas hace que el endometrio se deteriore y se produzca la descarga menstrual.

HORMONAS DE LA GESTACIÓN Y EL PARTO HUMANO

Si se produce la fecundación, el blastocisto en desarrollo entra en contacto con la superficie uterina, aproximadamente a los 6 días, y se fija en el endometrio. Este proceso es lo que se conoce como implantación. El crecimiento del embrión continúa, produciéndose un trofoblasto

de forma esférica. En este estado hay tres capas tisulares diferentes, el amnios, el corion y una masa de células internas, el embrión propiamente dicho (p. 110). El corion empieza a producir **gonadotropina coriónica humana (HCG)**, que aparece en el torrente circulatorio inmediatamente después de producirse la implantación. La HCG estimula al cuerpo lúteo para que sintetice tanto estrógenos como progesterona (Figura 6-17). En el punto de unión entre el trofoblasto y el útero, empieza a formarse la placenta (la evolución y desarrollo de la placenta se describen en el capítulo siguiente, p. 119). Además de funcionar como medio para el intercambio de materiales entre los torrentes circulatorios materno y fetal, la placenta también actúa como glándula endocrina. Hacia el tercer mes de la gestación, el cuerpo lúteo degenera, y entonces la placenta empieza a producir progesterona y estrógenos (Figura 6-18). Más tarde, la placenta comienza a sintetizar **relaxina**; esta hormona contribuye a la dilatación de la pelvis aumentando la flexibilidad de la sínfisis del pubis y dilatando el cuello del útero (cérvix) como preparación para el parto.

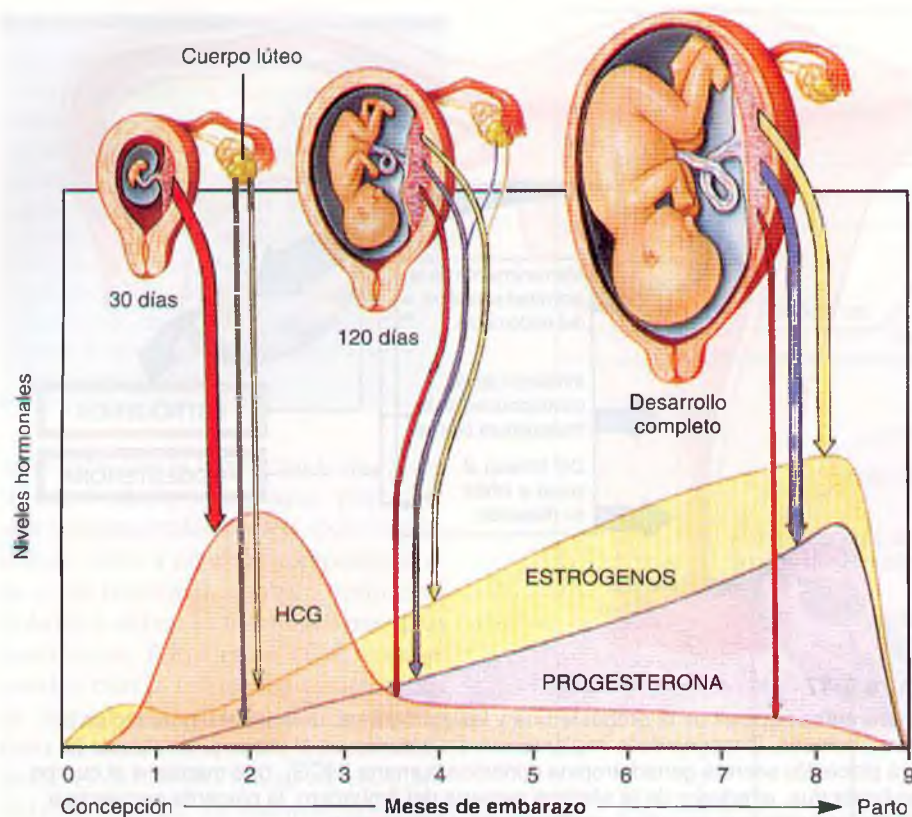


Figura 6-18

Niveles de liberación de hormonas desde el cuerpo lúteo y la placenta durante el embarazo. El grosor de las flechas indica la cantidad de hormonas liberadas. La gonadotropina coriónica humana (HCG), sólo es producida por la placenta. La síntesis de progesterona y estrógenos, durante el embarazo, pasa de producirse en el cuerpo lúteo a ocurrir en la placenta.

La preparación de las glándulas mamarias para que produzcan leche requiere de otras dos hormonas: la **prolactina** y el **lactógeno placentario humano**. La prolactina se produce en la hipófisis, pero en la mujer no embarazada su secreción está inhibida. Durante el embarazo, los elevados niveles de progesterona y estrógenos disminuyen la señal inhibidora, y la prolactina empieza a aparecer en la sangre. La prolactina, junto con el lactógeno placentario humano, preparan las glándulas mamarias para la secreción de leche. Después del nacimiento, la verdadera secreción de leche se provoca por la succión en el pezón por parte del niño, lo que produce una liberación refleja de **oxitocina** desde la hipófisis; cuando la oxitocina llega a la glándula mamaria, causa la contracción de la capa de músculos lisos de los conductos y senos de las glándulas mamarias y la salida de la leche.

El nacimiento, o parto, comienza con una serie de contracciones de la mus-

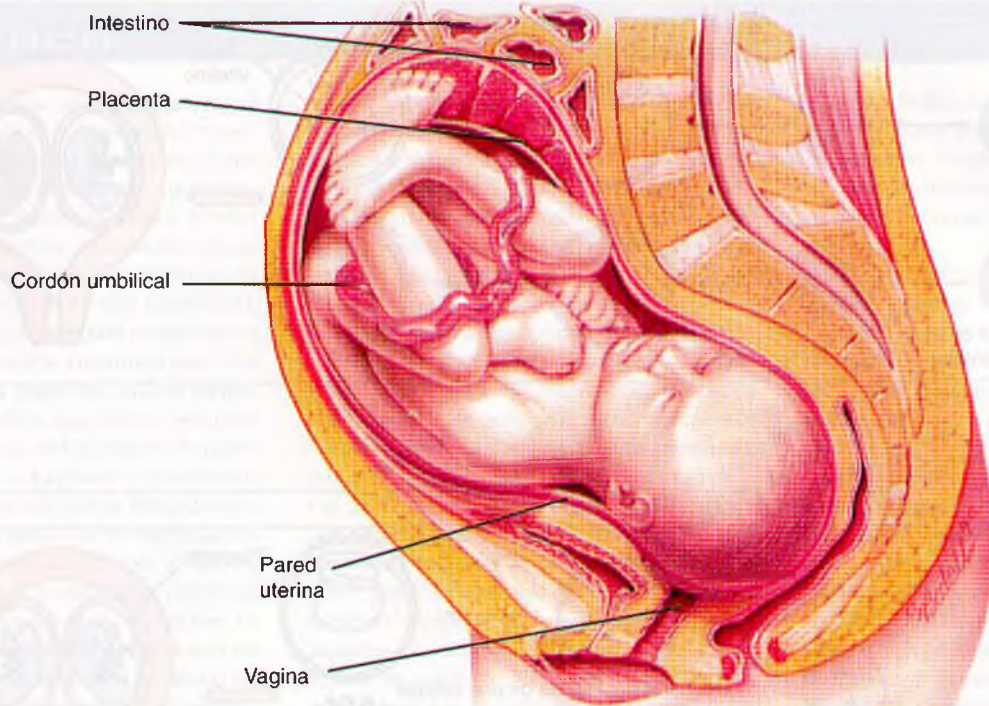
Dada la complejidad del embarazo, es de destacar la salud con la que nacen los bebés. En realidad, tenemos una gran fortuna de sobrevivir al embarazo, ya que los abortos son bastante frecuentes y sirven como un mecanismo para eliminar anomalías prenatales, como daños cromosómicos y otros errores genéticos, los daños debidos a la acción de las drogas u otras toxinas, irregularidades inmunológicas, o irregularidades hormonales en la preparación del útero. Las modernas pruebas hormonales nos ponen de manifiesto que un 30%, aproximadamente, de los cigotos fértiles sufren un aborto antes o inmediatamente después de la implantación; estos abortos pasan desapercibidos a la madre o simplemente se presentan como un breve «período menstrual» tardío. Alrededor de otro 20% de los embarazos bien establecidos termina en un aborto (que sí que es notado por la madre); así, la tasa de abortos espontáneos es de alrededor de un 50%.

culatura uterina, fuertes y rítmicas, denominadas **dolores del parto (contracciones)**. Aún no se conoce totalmente la señal que provoca el comienzo del parto, pero se han identificado algunos factores importantes. Inmediatamente antes del parto, la placenta empieza a degenerar y se producen dos cambios hormonales importantes. La secreción de estrógenos, que estimulan las contracciones del útero, aumenta rápidamente, mientras que el nivel de progesterona, que inhibe las contracciones uterinas, disminuye (Figura 6-18). Esto elimina el «bloqueo de la progesterona» que mantiene al útero «tranquilo» durante el embarazo. El nivel de las prostaglandinas, unos ácidos grasos de cadena larga que funcionan como hormonas, también aumenta en este momento, haciendo al útero más irritable. Finalmente, la dilatación del útero dispara una serie de arcos reflejos que estimulan la producción de oxitocina por parte de la hipófisis. La oxitocina también estimula la contracción de los músculos lisos del útero, produciéndose unos dolores de parto cada vez más fuertes y frecuentes.

El nacimiento, o parto, se produce en tres etapas. En la primera, el cuello (cérvix), o abertura del útero en la vagina, se ensancha por la presión que el bebé hace en su bolsa de líquido amniótico, que, en ese momento, puede romperse. En la segunda etapa, el bebé es empujado hacia fuera del útero y a través de la vagina hacia el exterior (Figura 6-19). En la tercera etapa, la placenta es expulsada del cuerpo de la madre (postparto), generalmente dentro de los 10 minutos posteriores al nacimiento del niño.

Partos múltiples

Muchos mamíferos paren más de una cría, es decir, alumbran camadas; en una camada, cada miembro procede de un óvulo diferente. No obstante, hay muchos mamíferos que únicamente tienen una cría cada vez, aunque ocasionalmente puedan tener varias. El armadillo (*Dasypus*) es casi único entre los mamíferos, puesto que en cada parto tiene cuatro crías, todas del mismo sexo, bien machos o bien hembras, pero todas procedentes de un mismo cigoto.

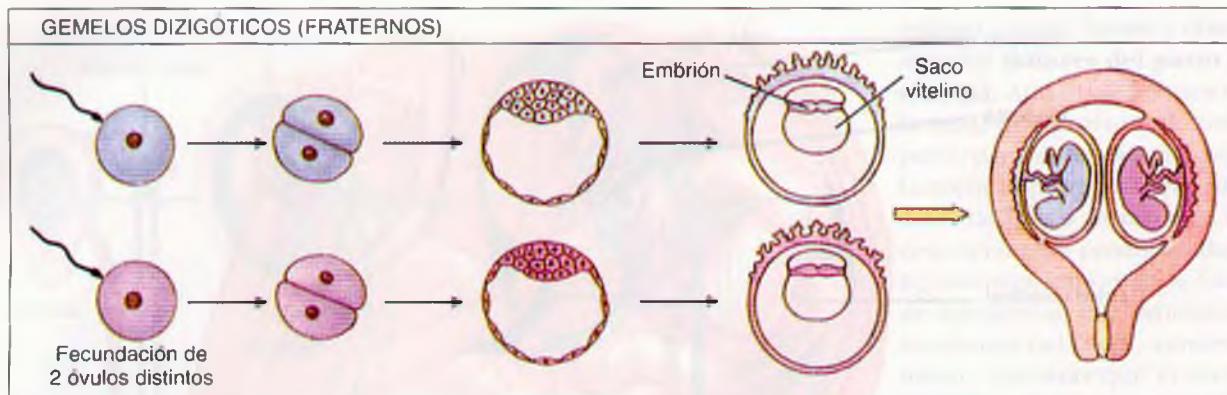
**Figura 6-19**

Posición del feto humano inmediatamente antes del parto.

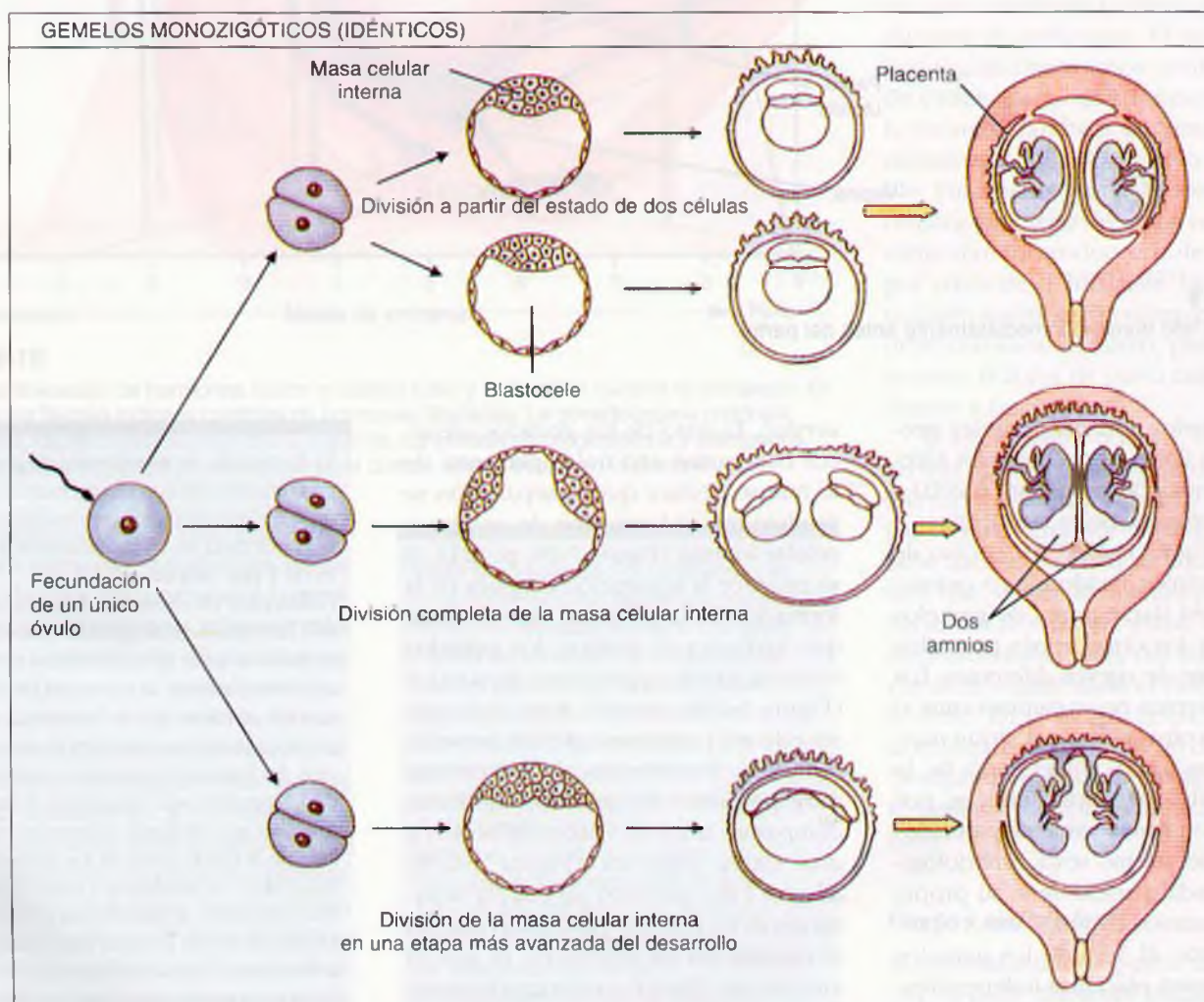
Los gemelos humanos pueden proceder de un único cigoto (gemelos idénticos o monozigóticos; Figura 6-20B) o de dos cigotos (gemelos no idénticos o fraternos; Figura 6-20A). En el caso de los partos triples, cuádruples o quintuples, pueden darse pares de gemelos idénticos, y los otros bebés proceden generalmente de cigotos diferentes. Los gemelos fraternos no se parecen entre sí más que los otros niños que hayan nacido en otros partos en el seno de la misma familia, pero los idénticos, por supuesto, son llamativamente parecidos y siempre del mismo sexo. Embriológicamente, cada gemelo tiene su propia placenta y amnios (Figura 6-20A). Aproximadamente, el 33% de los gemelos idénticos tienen placentas independientes, lo que indica que los blastómeros se separaron muy pronto, probablemente en el estado de dos células (Figura 6-20B,

arriba). El resto de los gemelos idénticos comparten una única placenta, de lo que se deduce que la separación se produjo tras la formación de una masa celular interna (Figura 7-24, p. 121). Si se produce la separación después de la formación de la placenta, pero antes de que aparezca el amnios, los gemelos tendrán sacos amnióticos separados (Figura 6-20B, *centro*). Esto es lo que sucede en la mayoría de los gemelos idénticos. Finalmente, un porcentaje muy pequeño de gemelos idénticos comparten un único saco amniótico y una única placenta (Figura 6-20B, *abajo*). Para que esto suceda, la separación debe haberse producido pasado el noveno día de embarazo, ya que el amnios se forma aproximadamente entonces. En estos casos, los gemelos tienen el riesgo de fusionarse, dando lugar a los conocidos gemelos siameses.

La frecuencia de nacimientos de gemelos en comparación con los nacimientos de un solo individuo es, aproximadamente, de 1 por cada 86, la de nacimientos triples es de 1 por cada 86² y la de los cuádruples, de alrededor de 1 por cada 86³. La frecuencia de gemelos idénticos respecto al resto de nacimientos es aproximadamente la misma en todo el mundo, mientras que la frecuencia de gemelos fraternos, varía con la raza y el país. En Estados Unidos tres cuartas partes de los gemelos son dizigóticos (fraternos), mientras que en Japón solamente un poco más de la cuarta parte de los gemelos son dizigóticos. La tendencia a nacer gemelos fraternos (pero al parecer, no gemelos idénticos) tiende a seguir líneas familiares; la frecuencia de nacimiento de los gemelos fraternos (pero no los idénticos) también aumenta a medida que lo hace la edad de las madres.



A



B

Figura 6-20

Formación de gemelos idénticos en la especie humana. Ver el texto para una mejor comprensión.

Resumen

La reproducción es una propiedad universal de todos los seres vivos. La reproducción asexual es un proceso rápido y directo, en el que un único individuo produce copias genéticamente idénticas de sí mismo. Puede producirse por fisión, gemación, gemulación o fragmentación. La reproducción sexual implica la formación de células sexuales (gametos), generalmente por parte de dos progenitores diferentes, que al unirse (fecundación) dan lugar a un cigoto, a partir del cual se formará un nuevo individuo. Las células sexuales se forman por meiosis, reduciéndose el número de cromosomas al haploide y recuperándose el número diploide tras la fecundación. En la reproducción sexual se recombinan los caracteres de los progenitores, por lo que se establece y amplía la variabilidad genética; esto es muy importante para la evolución. La partenogénesis (el desarrollo de un huevo sin fecundar) y el hermafroditismo (presencia de órganos masculinos y femeninos en un mismo individuo), son dos alternativas a la reproducción biparental típica.

La reproducción sexual supone un elevado coste en tiempo y energía, requiere comportamientos cooperativos durante la cópula y supone un 50% de pérdida de la representación genética de cada progenitor en la prole. Generalmente se acepta que el sexo es necesario para que se mantenga la variabilidad en la descendencia, lo que supone una mejor adaptación frente a los cambios ambientales.

En los invertebrados, las células germinales primarias se originan a partir del endodermo del saco vitelino y luego emigran al interior de las gónadas. En los mamíferos, las gónadas se desarrollan como testículos, en respuesta a una serie de estímulos masculinizantes del cromosoma Y en el macho, y como ovarios, en ausencia de estos estímulos, en la hembra.

En los animales bisexuales, el material genético incluido en los gametos (óvulos y espermatozoides) producidos mediante la meiosis, se distribuye entre los descendientes. Cada una de las células somáticas de un organismo cualquiera tiene dos cromosomas de cada tipo (cromosomas homólogos) y, por tanto, es diploide. La meiosis separa los cromosomas homólogos de manera que cada gameto tiene sólo la mitad del número de cromosomas de las células somáticas, es decir, el número haploide. En la primera división meiótica, los centrómeros no se dividen, y cada

una de las células hijas recibe uno de los cromosomas homólogos replicado, con las cromátidas aún unidas por el centrómero. Al principio de la segunda división meiótica, cada cromosoma se sitúa longitudinalmente junto a su homólogo (sinapsis), formando un bivalente. Los lugares, o loci, de los genes de las cromátidas de un cromosoma se disponen junto a los loci correspondientes de las cromátidas del cromosoma homólogo. Las cromátidas pueden cambiar material (*crossing over*, trueque de genes, o entrecruzamiento) con las cromátidas adyacentes no hermanas, para producir nuevas combinaciones genéticas. Durante la segunda división meiótica, los centrómeros se dividen, separándose cada cromosoma replicado en dos cromosomas que irán a parar a diferentes células hermanas. El número diploide se recupera cuando los gametos masculino y femenino se unen para formar un cigoto.

Las células germinales maduran en las gónadas mediante un proceso denominado gametogénesis (espermatogénesis en el macho y ovogénesis en la hembra), en el que hay tanto mitosis como meiosis. En la espermatogénesis, cada espermatozooto primario origina, por meiosis y crecimiento, cuatro espermatozoides móviles, cada uno de ellos con un número haploide de cromosomas. En la ovogénesis, cada ovocito primario origina un único óvulo maduro, inmóvil y haploide; el resto del material nuclear es desechado en los llamados cuerpos polares. Durante la ovogénesis, el óvulo acumula una gran cantidad de sustancias de reserva.

Los sistemas reproductores sexuales son enormemente variables en lo referente a su complejidad, que puede ir desde lo que sucede en algunos invertebrados, como los anélidos poliquetos que carecen de estructuras reproductoras permanentes, hasta los complejos sistemas presentes en los vertebrados y en muchos otros invertebrados, en los que hay gónadas permanentes y diversas estructuras accesorias para la transferencia, almacenamiento y nutrición de los gametos y embriones.

El aparato reproductor masculino humano está constituido por los testículos, compuestos de túbulos seminíferos, en los que se forman millones de espermatozoides, un sistema de conductos (eferentes y deferentes) que se unen a la uretra, una serie de glándulas (vesículas seminales, próstata, y

glándula bulbo uretral), y el pene. El aparato reproductor femenino humano incluye los ovarios, que contienen miles de óvulos en el interior de folículos, los oviductos por los que se desplazan los óvulos, el útero y la vagina.

La naturaleza estacional, o cíclica, de la reproducción en los vertebrados, ha necesitado del desarrollo de mecanismos hormonales precisos, que controlen la actividad de las células sexuales, señalen la disponibilidad para el apareamiento y preparen los conductos y glándulas, para que se logre la fecundación de los óvulos. Los centros neurosecretorios del encéfalo están conectados con las células endocrinas de las gónadas por medio de las hormonas gonadotrópicas: la hormona folículo-estimulante (FSH) y la hormona luteinizante (LH). Los estrógenos en las hembras, y la testosterona en los machos, controlan el desarrollo de las estructuras sexuales accesorias y de los caracteres sexuales secundarios.

En el ciclo menstrual humano, los estrógenos inducen la proliferación inicial del endometrio uterino. El aumento del nivel de LH, hacia la mitad del ciclo, estimula la ovulación y hace que el cuerpo lúteo produzca progesterona, que completa la preparación del útero para que se pueda producir la implantación. Si el óvulo resulta fecundado, el embarazo se mantiene gracias a las hormonas sexuales producidas por la placenta.

La gestación en la especie humana se divide en tres períodos: el período germinal (las dos primeras semanas) en el que comienza la formación de los órganos principales, el período embrionario (2.^a-8.^a semana), en el que los órganos se desarrollan rápidamente y se establece la forma del cuerpo, y el período fetal (del 3.^{er} mes a término), en el que se produce el crecimiento final. Tras esto, la interrupción repentina de la secreción de progesterona, junto con la acción de otras hormonas, provocan el inicio de los dolores (contracciones) y tiene lugar el nacimiento.

Los nacimientos múltiples, en los mamíferos, pueden ser el resultado de la división de un cigoto, lo que produce gemelos idénticos, o de cigotos independientes, lo que produce gemelos fraternos. En el hombre, los gemelos idénticos pueden tener placentas separadas o, lo que es más frecuente, compartir una única placenta, pero tener sacos amnióticos independientes.

Cuestionario

1. Defina la reproducción asexual y describa cuatro formas de reproducción asexual en invertebrados.
2. Defina la reproducción sexual y explique por qué la meiosis es uno de los principales acontecimientos de la misma.
3. Explique por qué las mutaciones genéticas en los organismos asexuales conducen a cambios evolutivos más rápidos que en los organismos sexuales.
4. Defina las dos alternativas a la reproducción biparental –partenogénesis y hermafroditismo– e indique un ejemplo concreto de cada una de ellas en el reino animal. ¿Qué diferencia hay entre la partenogénesis ameiótica y la meiótica?
5. Defina los términos dioico y monoico. ¿Puede utilizarse alguno de dichos términos para definir a un hermafrodita?
6. Una paradoja de la reproducción sexual es que a pesar del despilfarro que supone, el porqué de su existencia aún no está totalmente aclarado. ¿Cuáles son los inconvenientes del sexo? ¿Qué consecuencias tiene el sexo que hacen que sea tan importante?
7. ¿Cuál es el linaje de las células germinales? ¿Cómo pasan las células germinales (o el plasma germinal) desde una generación a la siguiente?
8. Nombre las principales fases de la meiosis. ¿Qué sucesos de la meiosis la diferencian claramente de la mitosis? ¿Cuál de las dos divisiones meióticas recuerda más a una mitosis normal?
9. Explique la forma en que una espermatogonia, que posee un número diploide de cromosomas, da lugar a cuatro espermatozoides, cada uno de ellos con una dotación haploide de cromosomas. ¿En qué se diferencian la ovogénesis y la espermatogénesis?
10. Defina y diferencie los términos: ovíparos, ovovivíparos y vivíparos.
11. Indique la situación general y la función de las siguientes estructuras reproductoras: túbulos seminíferos, conductos deferentes, uretra, vesículas seminales, folículo maduro, oviductos y endometrio.
12. ¿En qué se diferencian los dos tipos de ciclo reproductor de los mamíferos: estral y menstrual?
13. ¿Cuál es la hormona sexual masculina y cuál es su función?
14. Explique cómo interactúan las hormonas sexuales femeninas (FSH, LH y estrógenos) durante el ciclo menstrual, para que se produzca la ovulación y la correspondiente formación del cuerpo lúteo.
15. Explique cuál es la función del cuerpo lúteo en el ciclo menstrual. Si el óvulo es fecundado, ¿qué sucesos endocrinos se producen para que se mantenga el embarazo?
16. Describa los principales sucesos del desarrollo que se producen durante los períodos germinal, embrionario y fetal del embarazo en la especie humana.
17. Si los gemelos humanos idénticos se desarrollan en placentas independientes. ¿Cuándo podemos deducir que se separaron los embriones? ¿Cuándo se habrá producido la separación si los gemelos comparten una única placenta, pero se desarrollan en el interior de amnios diferentes?

Bibliografía

- Bell, G. 1982. The masterpiece of nature: the evolution and genetics of sexuality. Berkeley, University of California Press. *Síntesis didáctica de las ideas sobre el significado del sexo. Texto avanzado.*
- Blum, V. 1986. Vertebrate reproduction: a textbook. New York, Springer-Verlag (translated from the German by A. C. Whittle). *Tratado extenso, pero ameno, sobre la estructura y función de los sistemas reproductores de los vertebrados.*
- Cole, C. J. 1984. Unisexual lizards. Sci. Am. **250**:94-100 (Jan.). *Algunas poblaciones de lagartos de cola de látigo del sudoeste americano están formadas exclusivamente por hembras que se reproducen sin tener contacto con los machos.*
- Crews, D. 1994. Animal sexuality. Sci. Am. **270**:108-114 (Jan.). *El sexo está genéticamente determinado en los mamíferos y en la mayoría de los vertebrados, pero no en muchos reptiles y peces que carecen de cromosomas sexuales. El autor describe la determinación no genética del sexo y sugiere un nuevo punto de vista para entender el origen de la sexualidad.*
- Forsyth, A. 1986. A natural history of sex: the ecology and evolution of sexual behavior. New York, Charles Scribner's Sons. *Se trata de una recopilación, escrita de manera agradable, muy objetiva y precisa, sobre la vida sexual de los animales desde los protozoos al hombre, con numerosas ilustraciones comparativas. Muy recomendable.*
- Haliday, T. 1982. Sexual strategy. Survival in the wild. Chicago, University of Chicago Press. *Tratado divulgativo sobre las estrategias sexuales, en especial sobre las formas de apareamiento de los vertebrados, en relación con la selección natural. Con ilustraciones muy bien seleccionadas.*
- Jameson, E. W. 1988. Vertebrate reproduction. New York, John Wiley & Sons. *Tratado comparativo sobre la diversidad de los modelos reproductores en vertebrados; incluye explicaciones sobre el coste de la reproducción y las respuestas ambientales.*
- Maswell, Kenneth. 1994. The sex imperative: an evolutionary tale of sexual survival. New York, Plenum Press. *Un divertido libro sobre el sexo en el reino animal.*
- Michod, Richard E. 1995. Eros and evolution: a natural philosophy of sex. Reading, Massachusetts, Addison-Wesley Publishing Company. *En este atractivo libro, el autor propone que el sexo evolucionó como un modo de perpetuar los «errores» genéticos y evitar la homozigosis.*
- Pollard, Irina. 1994. A guide to reproduction: social issues and human concerns. Cambridge, Cambridge University Press. *Este extenso tratado sobre la reproducción humana abarca la biología y las consecuencias sociales y ambientales del potencial reproductor humano.*

7

Principios del desarrollo



El organizador primario

En las décadas de 1920 y 1930, la investigación en embriología estaba presidida por una idea dominante: la inducción embrionaria, o capacidad de un tejido para influir en el destino final del desarrollo de otro tejido. El nuevo paradigma de la inducción tuvo su origen en el trabajo del embriólogo alemán Hans Spemann (1869-1941), quien inició los descubrimientos sobre la mutua influencia de unas partes del embrión sobre otras. En experimentos llevados a cabo en 1916, Spemann se había percatado de la capacidad de un tejido, trasplantado desde el labio dorsal del blastoporo de un embrión de salamandra, para transformar el tejido adyacente. Estos delicados experimentos fueron repetidos en 1921 y 1922 por su discípula Hilde Pröscholdt, quien, a pesar de las enormes dificultades que planteaba el material anfibio con el que trabajaba, produjo seis embriones viables en los que el tejido trasplantado había inducido en el receptor la formación de un

segundo embrión (los resultados se describen con más detalle en la p. 116). Spemann denominó al tejido del labio dorsal del blastoporo **organizador embrionario**, porque era el único tejido con la capacidad de organizar, por inducción, el eje principal de un embrión secundario. Estos experimentos clásicos se publicaron en 1924, pero Hilde, que mientras tanto había contraído matrimonio con el embriólogo Otto Mangold, había fallecido como consecuencia de un accidente doméstico. Spemann, distinguido con el Premio Nobel en 1935, fue el único biólogo recordado y citado exclusivamente por sus trabajos embriológicos. Al demostrar la importancia fundamental de la inducción, Spemann abrió las puertas de la época dorada de la embriología, que se prolongó más allá de la Segunda Guerra Mundial, cuando la investigación sobre la inducción dio paso a los estudios sobre el control genético de la forma corporal. ■

¿Cómo es posible que un minúsculo huevo humano fecundado, de forma esférica, difícilmente visible a simple vista, pueda transformarse en una persona única, totalmente formada y que consta de miles de millones de células, y que cada una de ellas cumpla un determinado papel funcional o estructural? ¿Cómo se controla esta maravillosa transformación? Obviamente toda la información necesaria está incluida en el huevo, principalmente en el núcleo, pero también en el citoplasma. Pero saber dónde reside el programa para el desarrollo es algo diferente a conocer cómo este sistema de control rige la conversión de un huevo fecundado en un animal perfectamente constituido. A pesar de las intensas investigaciones de miles de científicos durante décadas, parecía hasta hace muy poco que la biología del desarrollo era la única de las ciencias biológicas que carecía de coherencia conceptual. Actualmente no es así. Durante la última década, la combinación de la genética con otras técnicas modernas de la biología molecular y celular ha producido una avalancha de información que ha resuelto muchos problemas. Al fin parece que disponemos de un marco conceptual para los procesos del desarrollo.

ANTIGUOS CONCEPTOS: PREFORMACIÓN CONTRA EPIGÉNESIS

Los primeros científicos y gente no versada especularon largamente acerca del misterio del desarrollo, mucho antes de que el proceso fuese sometido a las técnicas modernas de la bioquímica, la biología molecular, el cultivo de tejidos y la microscopía electrónica. Una creencia antigua y persistente era la de que el joven animal estaba preformado en el huevo, y que el desarrollo era simplemente cuestión de crecimiento de lo que ya había allí. Algunos proclamaban que verdaderamente habían podido ver una miniatura del adulto en el huevo o en el espermatozoide (Figura 7-1). Incluso los más cautos argüían que todas las partes del embrión se encontraban en el huevo y necesitaban solamente crecer, pero como era tan pequeño y transparente no podía verse. El concepto de **preformación** fue tercamente aducido por la



Figura 7-1.

Niño preformado en un espermatozoide, como lo imaginó en el s. xvii el histólogo holandés Niklass Hartsoeker, uno de los primeros en observar espermatozoide con un microscopio construido por él mismo. Otras notables ilustraciones publicadas durante esta época dibujaban la figura a veces ¡llevando un gorro de dormir!

mayoría de los filósofos de la naturaleza de los siglos xvii y xviii.

El gran filósofo William Harvey, famoso por haber descubierto la circulación sanguínea, publicó un libro de embriología en su ancianidad (1651) que contenía la conclusión «Omne vivum ex ovo» («Cada ser vivo procede de un huevo»). Harvey no aceptó la simple doctrina de la preformación, pero fue incapaz de ofrecer una prueba experimental para refutarla.

En 1759, el embriólogo alemán Kaspar Friedrich Wolff demostró claramente que en las primeras etapas del desarrollo del pollo no había un embrión, sino solamente un material granular indiferenciado que acabaría disponiéndose en capas. Estas continuaban engrosando en algunos lugares y permanecían finas en otros, plegándose y segmentándose, hasta que aparecía el cuerpo del embrión. Wolff llamó a esto **epigénesis** («origen sobre, o después de»), la idea de que el huevo fecundado contiene solamente el material de construcción, que es ensamblado de una forma u otra por una fuerza directora desconocida. Las creencias actuales sobre el desarrollo son esencialmente epigenéticas, aunque sabemos bastante más sobre lo que dirige el crecimiento y la diferenciación.

El desarrollo describe los progresivos cambios de un individuo desde su comienzo a la madurez (Figura 7-2). El

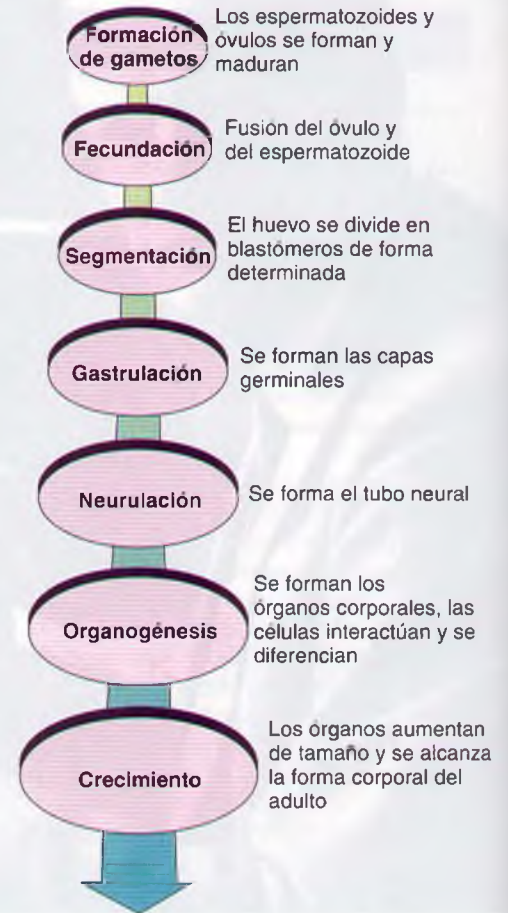


Figura 7-2.

Sucesos clave en el desarrollo animal.

desarrollo en los organismos pluricelulares sexuales generalmente empieza con el huevo fecundado que se divide por mitosis para producir el patrón general del organismo y todos los principales tipos de células del cuerpo. La generación de la diversidad celular no se produce de una vez, sino que se forma como resultado de una **jerarquía de acontecimientos en el desarrollo**. Los diversos y conocidos tipos celulares que constituyen el organismo no «aparecen» sencillamente en un punto, sino que surgen a partir de condiciones creadas en los estados precedentes. En cada etapa del desarrollo aparecen nuevas estructuras a partir de la división de rudimentos anteriores. Cada subdivisión es más y más restrictiva, y lo establecido en cada etapa jerárquica limita aún más el destino final en el desarrollo. Pero una vez que una estructura particular conduce a una diferenciación final, queda irrevocablemente comprometida. Ya no depende de las etapas que la preceden, no puede tener opción de formar

algo diferente. Una vez que se ha adquirido una estructura, se dice que el poder de diferenciación está **determinado**. Así pues, la diferenciación es progresiva e irreversible, y el tejido diferenciado final es relativamente estable. Los dos procesos básicos responsables de esta subdivisión progresiva son la **localización citoplásmica** y la **inducción**. Trataremos de ambos a lo largo del capítulo.

FECUNDACIÓN

El acontecimiento inicial del desarrollo en la reproducción sexual es la **fecundación**, la unión de los gametos masculino y femenino para formar un **zigoto**. Este proceso abarca dos cuestiones: permite la recombinación de los genes paternos y maternos, restableciendo así el número diploide de cromosomas originario y característico de la especie, y activa el huevo para iniciar el desarrollo. Sin embargo, aunque normalmente es el contacto del espermatozoide el que activa al óvulo, no siempre es necesario el esperma para iniciar el desarrollo. Algunos animales, como ciertas especies de rotíferos, crustáceos, insectos, peces y lagartos del desierto son partenogénicos de un modo natural (p. 83), y los huevos de muchas especies pueden ser inducidos artificialmente a desarrollarse sin fecundación. Así pues, ni el contacto con el espermatozoide ni el genoma paterno son *siempre* esenciales para la activación del óvulo, aunque en la gran mayoría de las especies la partenogénesis artificial no dará lugar a un embrión que progrese mucho en su desarrollo.

MADURACIÓN DEL OOCITO

Durante la ovogénesis, descrita en el capítulo precedente, el óvulo se prepara para la fecundación y para el comienzo de la segmentación. Mientras que el espermatozoide pierde todo su citoplasma y condensa su núcleo lo más posible, el óvulo aumenta de tamaño por la acumulación de reservas de vitelo para el crecimiento posterior. El citoplasma del óvulo también contiene grandes cantidades de RNA mensajero, ribosomas, RNA de transferencia y otros elementos que serán necesarios para la síntesis de proteínas. Además, los óvulos de la mayoría de las especies tienen **determinantes morfológicos** que dirigirán la activación y la

represión de genes específicos durante el desarrollo subsiguiente a la fecundación. El núcleo también crece rápidamente durante la maduración del óvulo, adquiriendo un aspecto hinchado y tan diferente que recibe un nombre especial, la **vesícula germinal**.

La mayor parte de esta intensa preparación tiene lugar durante la prolongada profase de la primera división meiótica. El oocito está ahora dispuesto para las divisiones meióticas, esenciales para producir el pronúcleo femenino haploide que se unirá al correspondiente pronúcleo masculino haploide. Tras la resolución de la meiosis, el huevo se libera del exceso de material cromosómico en forma de corpúsculos polares (descritos en el Capítulo 6, p. 90). Una gran actividad de síntesis ha precedido a este estado. El oocito es ahora un complejo sistema provisto de los materiales que, tras la fecundación, satisfarán las necesidades nutricionales del embrión y dirigirán su desarrollo durante la segmentación.

FECUNDACIÓN Y ACTIVACIÓN

Nuestro conocimiento actual de la fecundación y la activación es en gran medida el producto de más de un siglo de investigación en invertebrados marinos, principalmente en el erizo de mar. Los erizos de mar producen gran cantidad de óvulos y espermatozoides, que pueden manejarse con facilidad en el laboratorio para su investigación. También se ha estudiado la fecundación en muchos vertebrados, y más recientemente, en los

mamíferos, utilizando óvulos y espermatozoides de ratón, hámster y conejo.

Contacto y reconocimiento del óvulo y el espermatozoide

Muchos peces y la mayoría de los invertebrados marinos simplemente expulsan sus óvulos y espermatozoides a la deriva en el océano. Aunque el óvulo es un gran blanco al que apunta el espermatozoide, el enorme efecto dispersante del océano, la corta vida de los gametos (generalmente sólo unos pocos minutos) y el limitado alcance del pequeño espermatozoide conspiran contra el encuentro de éste con el óvulo. Para aumentar la probabilidad de contacto, los óvulos de numerosas especies marinas liberan un factor quimiotáctico que atrae los espermatozoides. La molécula quimiotáctica es específica de la especie, por lo que solamente tiene efecto sobre los espermatozoides de su misma especie.

En los óvulos del erizo de mar, el espermatozoide penetra primero en una capa gelatinosa que envuelve al óvulo, hasta llegar a la envuelta vitelina de éste, una delgada membrana situada inmediatamente por encima de la membrana plasmática del oocito (Figura 7-3). En este punto, el saliente acrosomal del espermatozoide (Figura 7-4) libera una proteína de reconocimiento del óvulo que se fija a receptores específicos de la envuelta vitelina. Esto asegura que el óvulo solamente reconocerá los espermatozoides de su propia especie; cualquier otro será rechazado. Esto es importante en el ambiente

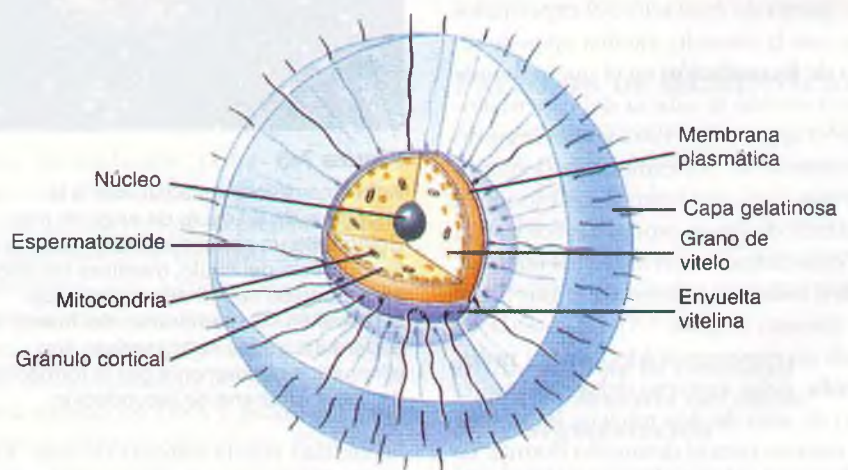
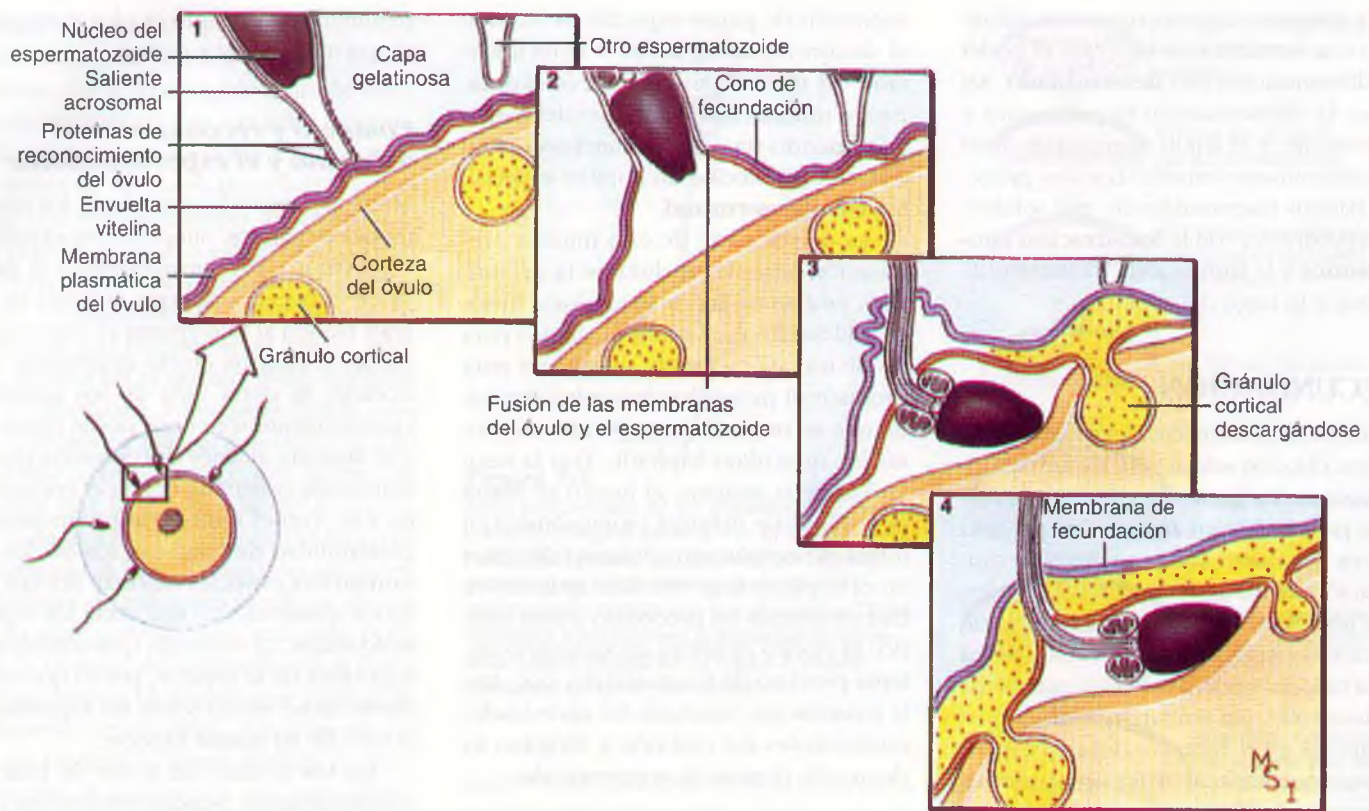


Figura 7-3

Estructura de un óvulo de erizo de mar en el momento de la fecundación.

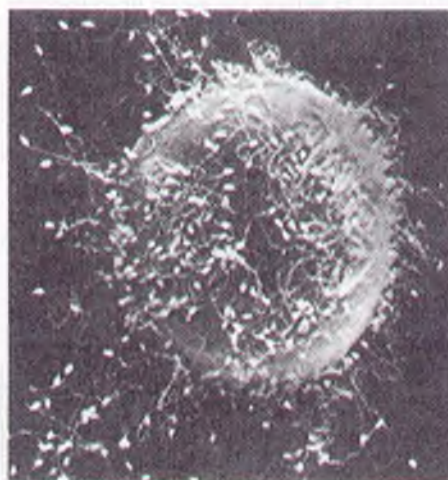
**Figura 7-4**

Secuencia del contacto y penetración de un espermatozoide en un óvulo de erizo de mar.

marino, donde especies distintas pero estrechamente emparentadas pueden frezar al mismo tiempo. Se han encontrado proteínas de reconocimiento semejantes en los espermatozoides de varias especies de vertebrados (incluidos los mamíferos), y probablemente se trata de una propiedad universal de todos los animales.

Impedimento de la polispermia

En el punto de contacto del espermatozoide con la envuelta vitelina aparece un **cono de fecundación** en el que se hunde posteriormente la cabeza del espermatozoide (Figura 7-4). Esto viene seguido inmediatamente por cambios importantes en la superficie del huevo, que bloquean la entrada de otros espermatozoides, ya que, especialmente en animales marinos, pueden rodear rápidamente el huevo en gran número (Figura 7-5). La entrada de más de un espermatozoide, llamada **polispermia**, debe evitarse debido a que la unión de más de dos núcleos haploides sería ruinosa para el desarrollo normal. La membrana del óvulo debe estar lista para unirse a la del primer espermatozoide, pero debe perder inmediatamente esta

**Figura 7-5**

Adhesión de espermatozoides a la superficie de un óvulo de erizo de mar. Solamente un espermatozoide penetra en la superficie del óvulo, mientras los otros ven impedida su entrada por rápidos cambios en las membranas del huevo. Los espermatozoides «fracasados» son eliminados rápidamente por la formación de una membrana de fecundación.

capacidad tras la entrada de éste. En el erizo de mar, la entrada en el óvulo del primer espermatozoide va seguida de modo instantáneo de un cambio de poten-

cial eléctrico en la membrana ovular, que impide a los demás espermatozoides unirse a la membrana. A esto le sigue la **reacción cortical**, en la que miles de gránulos corticales, repletos de enzimas y situados inmediatamente bajo la membrana del óvulo, se fusionan con ella y liberan su contenido en el espacio que queda entre dicha membrana y la envuelta vitelina (Figura 7-4). Inmediatamente, el agua fluye al interior de este espacio, elevando la envuelta y levantando así todos los espermatozoides unidos a ella, excepto el único que se ha fusionado a la membrana del óvulo. La envuelta vitelina, ahora endurecida, pasa a denominarse **membrana de fecundación**, y el bloqueo de la polispermia es ya completo. La secuencia temporal de todos estos sucesos se resume en la Figura 7-6. Los mamíferos tienen un sistema de seguridad similar, que se organiza en segundos tras la fusión de membranas de espermatozoide y óvulo.

Fusión de los pronúcleos y activación del huevo

Una vez que las membranas del huevo y del espermatozoide se han fusionado,

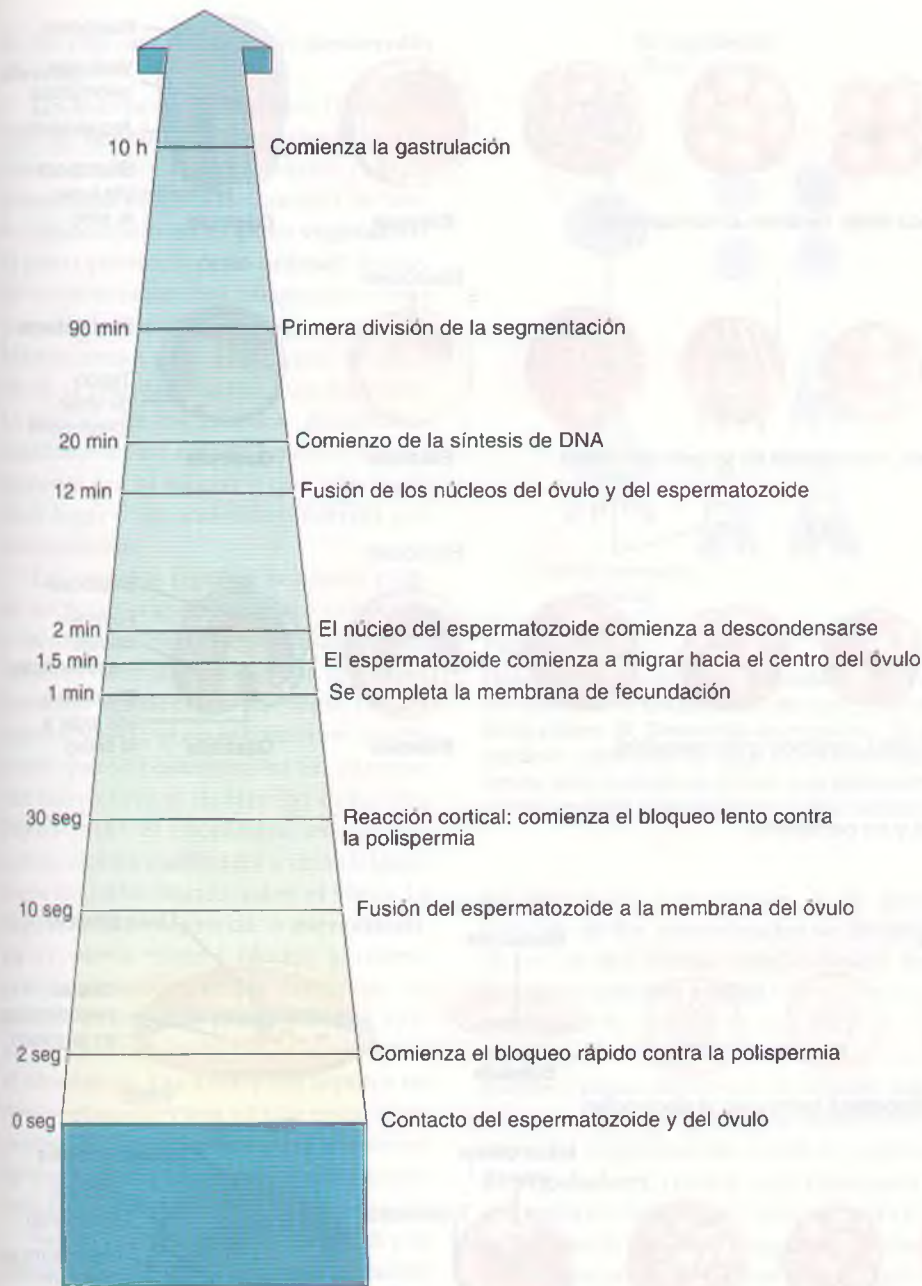


Figura 7-6

Secuencia temporal de los acontecimientos durante la fecundación y el desarrollo inicial en el erizo de mar.

este pierde su flagelo, que se desintegra. La envuelta nuclear se rompe, lo que permite a la cromatina del espermatozoide expandirse a partir de su estado de condensación extrema. Este núcleo agrandado del espermatozoide, que recibe el nombre de **pronúcleo**, migra hacia el interior del óvulo, en busca del pronúcleo femenino. Su fusión forma el **núcleo del cigoto**, que es diploide. La fusión nuclear dura mucho menos de una hora en los huevos de erizo de mar (Figura 7-6), pero en los mamíferos requiere unas 12 horas.

La fecundación pone en marcha varios cambios importantes en el citoplasma del huevo, que se prepara así para la segmentación. Se eliminan uno o varios inhibidores que habían bloqueado el metabolismo, manteniendo el óvulo en un estado quiescente de animación suspendida. Inmediatamente se inicia una frenética síntesis de DNA y proteínas, para lo que se utiliza el abundante RNA mensajero almacenado previamente en el citoplasma del huevo. La fecundación también desencadena una casi total reorgani-

zación del citoplasma, en el que se encuentran los determinantes morfogénicos que activarán o reprimirán genes específicos conforme avance el desarrollo embrionario. El movimiento del citoplasma recoloca los determinantes en nuevas y correctas disposiciones espaciales, esenciales para un desarrollo adecuado. A partir de aquí el cigoto inicia la segmentación.

SEGMENTACIÓN Y PRIMERAS FASES DEL DESARROLLO

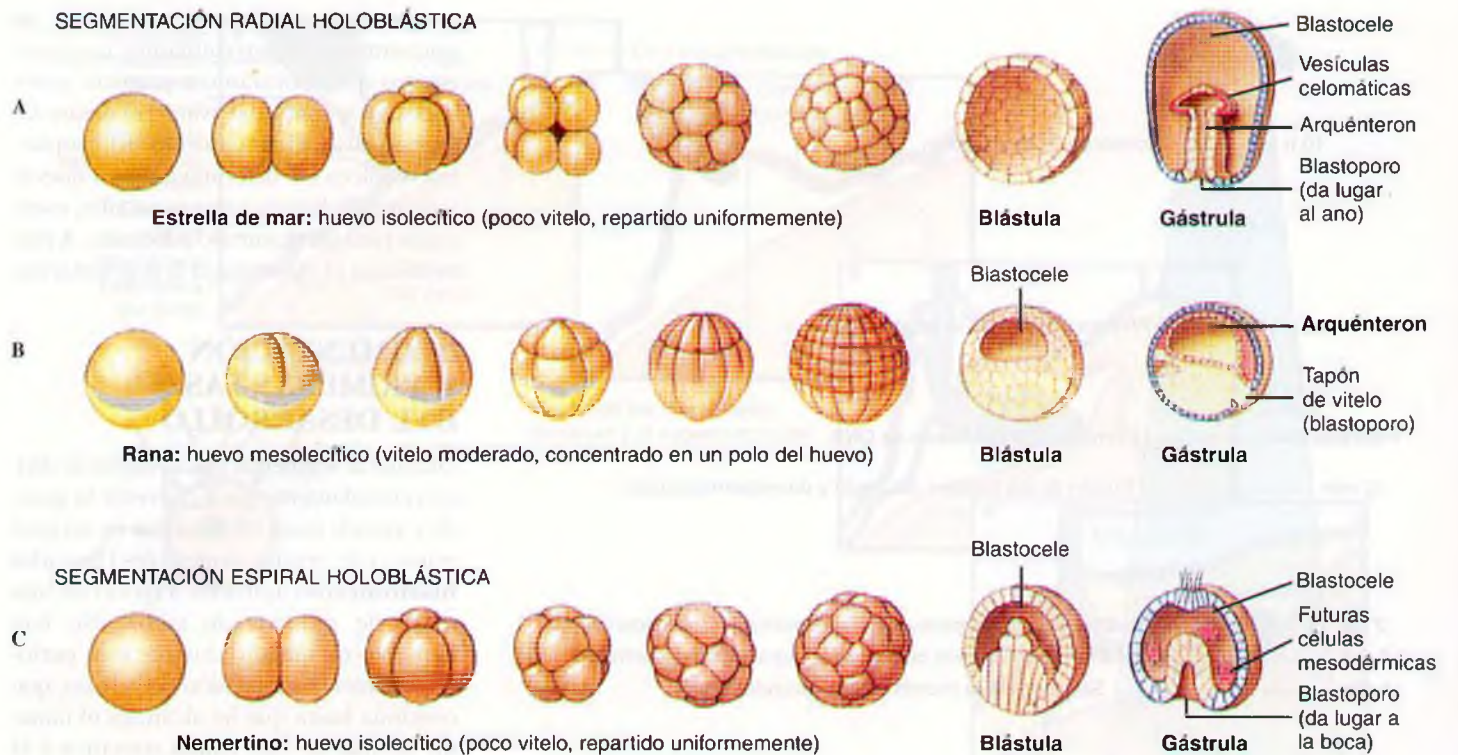
Durante la segmentación, el cigoto se divide repetidamente para convertir la grande y pesada masa citoplásmica en un gran número de células manejables (llamadas **blastómeros**) apiñadas a modo de una masa de pompas de jabón. No hay aumento de tamaño durante este período, solamente subdivisión de la masa, que continúa hasta que se alcanzan el tamaño normal de una célula somática y la proporción núcleo/citoplasma. Al final de la segmentación el cigoto se ha dividido en cientos de miles de células (alrededor de 1000 en gusanos poliquetos, 9000 en el anfibio y 700 000 en ranas). Hay un rápido aumento del DNA durante la segmentación, puesto que el número de núcleos y la cantidad de DNA se duplica en cada división. Aparte de esto, hay un pequeño cambio en la composición química por un desplazamiento de las partes constituyentes del citoplasma ovular durante la segmentación. La **polaridad**, esto es, la presencia de un eje polar, aparece en el huevo, lo que establece la dirección de la tabicación y la subsiguiente diferenciación del embrión.

PATRONES DE SEGMENTACIÓN

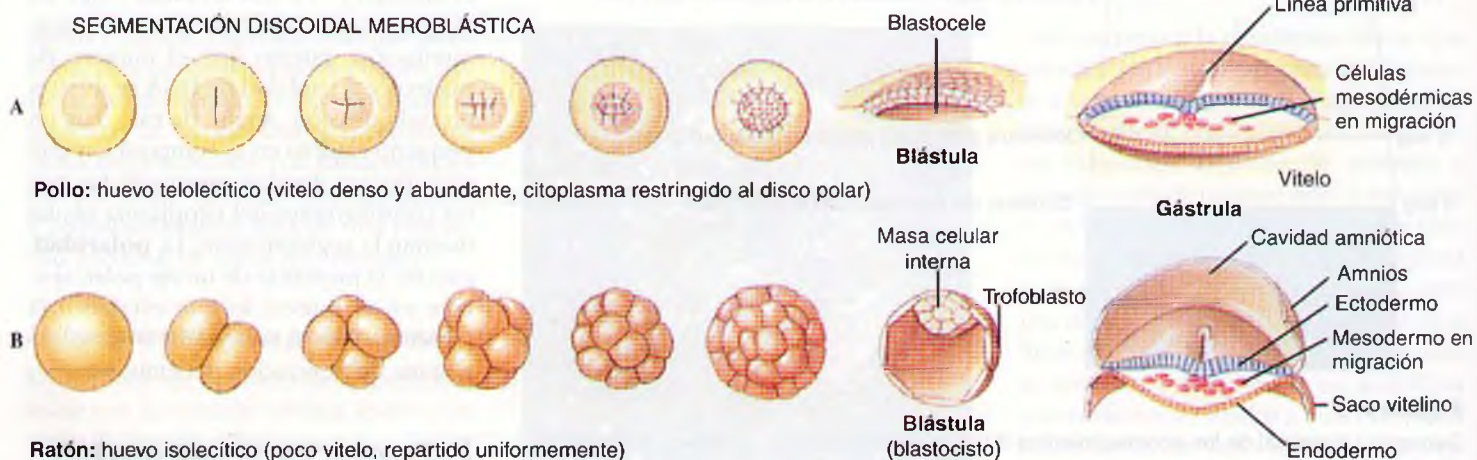
Aunque la segmentación es generalmente muy regular, el patrón que sigue se ve influido por: (1) la cantidad y distribución del vitelo, y (2) la simetría del proceso. En las Figuras 7-7 y 7-8 se muestran cuatro tipos principales de segmentación.

Influencia de la cantidad y la distribución del vitelo en la segmentación

Los huevos con muy poco vitelo distribuido uniformemente se llaman **isolecitos** (G. *isos*, igual + *lekithos*, vitelo). En


Figura 7-7

Desarrollo inicial de una estrella de mar, una rana y un nemertino.


Figura 7-8

Desarrollo inicial de pollo y ratón.

tales huevos, típicos de equinodermos, tunicados, cefalocordados, nemertinos, la mayoría de los moluscos y otros diversos invertebrados, así como de mamíferos marsupiales y placentarios (incluido el hombre), la segmentación es **holoblástica** (*G. holos*, completo + *blastos*, germen), lo que significa que el surco de segmentación afecta por completo a todo el huevo (ver el desarrollo de una estrella

de mar y un nemertino en la Figura 7-7; y el del ratón, Figura 7-8). Los cigotos de la mayoría de los invertebrados acuáticos contienen poco vitelo para el crecimiento y se transforman rápidamente en un estado larvario que nada libremente, y se alimenta por sí mismo para mantener su propio desarrollo posterior. Esto se denomina **desarrollo indirecto** porque la etapa larvaria se interpone entre el

embrión y el adulto. La larva sufrirá posteriormente una **metamorfosis** para dar lugar a la forma adulta. Los cigotos de los mamíferos, como los del ratón (Figura 7-8B), también contienen poco vitelo, pero han perfeccionado una estrategia que les permite «saltarse» la etapa larvaria. Desarrollan una unión placentaria a la madre, a través de la cual se alimentan durante una gestación prolonga-

da. En este caso se habla de **desarrollo directo**.

Los huevos de los anfibios (Figura 7-7B) se denominan **mesolecitos** (G. *mesos*, medio + *lekithos*, vitelo) porque poseen una moderada cantidad de vitelo, concentrado en el **polo vegetativo**. El polo opuesto, o **polo animal**, contiene fundamentalmente citoplasma y muy poco vitelo. También se segmenta holoblasticamente, pero el proceso se retarda en el polo vegetativo, rico en vitelo. La mayoría de los anfibios desarrollan rápidamente un estado larvario que se alimenta por sí mismo y que más tarde dará lugar a un individuo juvenil por metamorfosis.

Las aves, los reptiles, la mayor parte de los peces, algunos anfibios tropicales y los moluscos cefalópodos producen los mayores huevos de todos los animales, llamados **telelecitos** (G. *telos*, final + *lekithos*, vitelo), porque contienen mucho vitelo que se concentra en un extremo del huevo (ver el desarrollo del pollo, Figura 7-8A). El citoplasma, en división activa, queda confinado a una delgada masa discoidal situada sobre el vitelo. La segmentación es parcial, o **meroblástica** (G. *meros*, parte + *blastos*, germen), porque los surcos de las divisiones no pueden atravesar la densa masa de vitelo y se detienen en el límite entre éste y el citoplasma. Las aves y los reptiles no tienen etapa larvaria ni placenta, pero poseen vitelo suficiente para mantener su crecimiento hasta que nacen como individuos jóvenes.

Vemos por tanto que la cantidad y la distribución del vitelo es una adaptación evolutivamente elástica, que cruza las líneas filéticas. El vitelo es simplemente una adaptación que permite al embrión desarrollarse sin una fuente de alimentación externa. Los embriones con poco vitelo pueden formar rápidamente un estado larvario que se alimenta por sí solo (por ejemplo, los embriones de los erizos de mar) o desarrollar una placenta para la nutrición (mamíferos placentarios).

Cómo influyen en la segmentación los patrones heredados

Otro importante aspecto del patrón de segmentación de una especie es la simetría de la división celular, que es un fac-

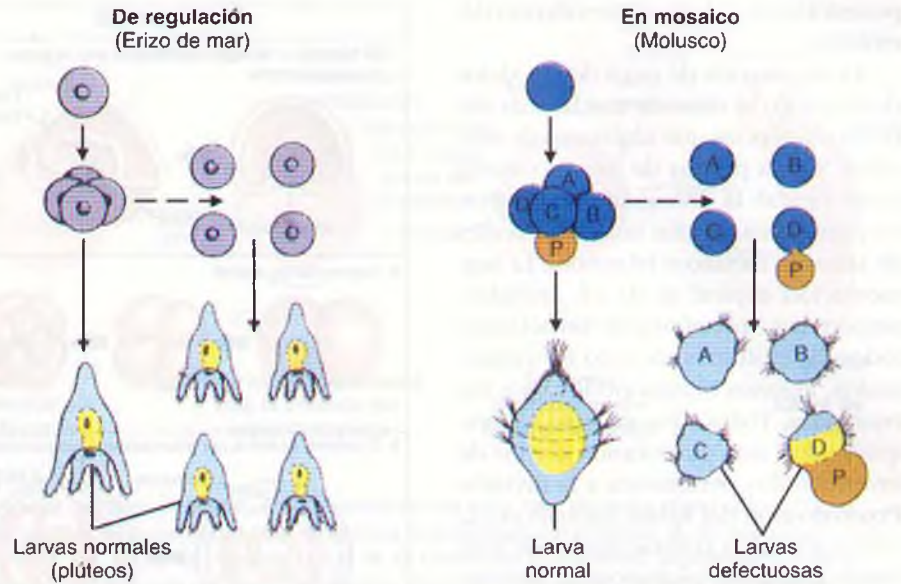


Figura 7-9

Desarrollos regulados y en mosaico. **A**, Desarrollo regulador. Cada uno de los blastómeros iniciales (como los del erizo de mar), cuando se separa de los demás, forma una pequeña larva plúteo. **B**, Desarrollo en mosaico. En un molusco, cuando los blastómeros se separan, cada uno da lugar a una parte del embrión. El mayor tamaño de algunas de las larvas defectuosas es debido a la formación de un lóbulo polar (P) compuesto de citoplasma del polo vegetativo, que recibe únicamente este blastómero.

tor heredado. Los cigotos de la gran mayoría de los invertebrados se dividen de una de dos formas: radial o espiral. En la **segmentación radial** (representada por la estrella de mar en la Figura 7-7A), los planos de segmentación producen hileras o capas simétricas de células, con éstas situadas exactamente unas sobre otras. La segmentación radial se califica de **reguladora**, porque cada blastómero del embrión temprano, si se separa del resto, puede ajustar o «regular» su desarrollo para producir un embrión completo y bien proporcionado (aunque probablemente más pequeño). Por ejemplo, un blastómero de un embrión de cuatro células, que normalmente daría lugar solamente a componentes ectodérmicos del organismo, podría, si se separa de sus tres células vecinas, formar un organismo completo. Esto sucede porque los blastómeros son, al principio, equipotentes en sus destinos; no existe una relación definida entre la posición de los blastómeros *iniciales* y el tejido específico que formarán en el embrión en desarrollo.

La **segmentación espiral** (representada por el desarrollo del nemertino en la Figura 7-7C) se diferencia en varios aspectos de la radial. En vez de dividirse según planos paralelos o perpendicula-

res al eje polo animal-polo vegetativo, el huevo se divide oblicuamente con respecto a dicho eje, dando lugar típicamente a cuartetos de células que se sitúan, no unas sobre otras, sino sobre los surcos que separan células contiguas, es decir, al tresholillo. Además, los huevos con segmentación espiral «empaquetan» sus células como pompas de jabón, mucho más estrechamente de lo que lo hacen los embriones con segmentación radial, cuyas células simplemente se tocan unas a otras. Los embriones espirales también se diferencian de los radiales por su desarrollo en **mosaico**. Esto significa que los determinantes para la formación de órganos están estrictamente localizados en el citoplasma del huevo, incluso antes de la primera división de la segmentación. El resultado es que si se separan los primeros blastómeros, cada uno de ellos continuará desarrollándose durante un tiempo como si fuera aún parte del conjunto. Estos blastómeros formarían embriones incompletos y defectuosos (Figura 7-9). Una curiosa característica de la mayoría de los embriones con segmentación espiral (excepto los de los nemertinos) es que, aproximadamente en el estado de 29 células, aparece un blastómero denominado 4d, que dará lugar

posteriormente a todo el mesodermo del embrión.

La importancia de estos dos modelos de desarrollo se extiende mucho más allá de las diferencias que acabamos de describir. Son la prueba de una dicotomía fundamental: la divergencia evolutiva, muy temprana, de dos linajes diferentes de animales metazoos bilaterales. La segmentación espiral se da en anélidos, nemertinos, platelmintos turbelarios, todos los moluscos excepto los cefalópodos, algunos braquiópodos y en los equiúridos. Todos ellos, excepto los braquiópodos, más otros varios grupos de invertebrados pertenecen a la división **Protóstomos** del Reino Animal (ver la ilustración en la contracubierta de este libro). El nombre protóstomos, que significa «la boca primero», hace referencia a la formación de la boca a partir de la primera abertura embriológica, el blastoporo. La segmentación radial es característica de la división **Deuteróstomos** del Reino Animal, una agrupación que incluye a los equinodermos (estrellas de mar y sus parientes), quetognatos, tres filos de lofoforados, los hemicordados y los cordados. En los deuteróstomos («boca secundaria») el blastoporo produce generalmente el ano, mientras que la boca se forma secundariamente. Otros rasgos distintivos del desarrollo de estas dos divisiones se resumen en la Figura 7-10.

La segmentación radial es típica de los deuteróstomos, pero se encuentra muy modificada en muchos grupos de cordados. Los cigotos de reptiles, aves y la mayoría de los peces se dividen por segmentación **discoidal**. Debido a la gran masa de vitelo de estos huevos meroblasticos, la segmentación está limitada a un pequeño disco de citoplasma situado sobre una gran esfera de vitelo (ver el desarrollo del pollo, Figura 7-8A). Se forma una única capa blastodérmica, que más tarde se divide según planos ecuatoriales para constituir varias capas de células. Al principio, el embrión en desarrollo se nutre por absorción directa del material alimenticio del vitelo; más tarde se establece una circulación que transporta el alimento desde el vitelo hasta el embrión en crecimiento.

La segmentación en los mamíferos recibe el calificativo de **rotacional** debido a la ausencia de una polaridad patente y a la orientación al azar de las divi-

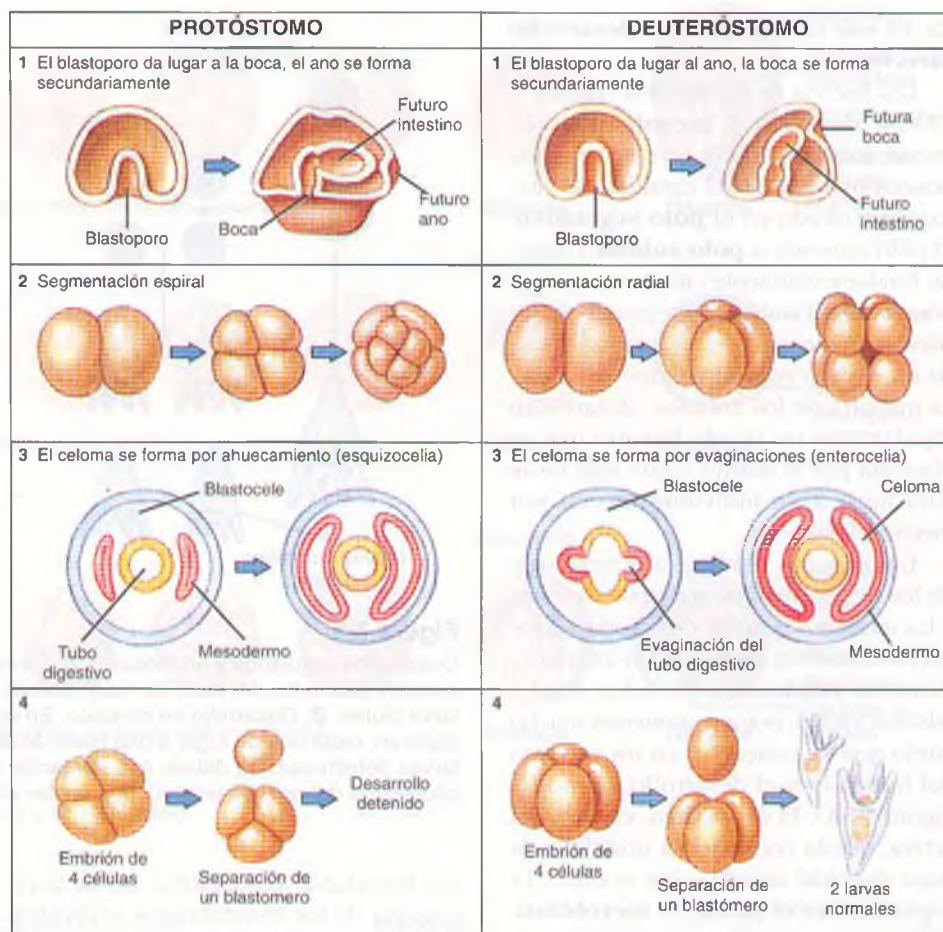


Figura 7-10

Tendencias del desarrollo en protóstomos y deuteróstomos. Estas tendencias están muy modificadas en algunos grupos, como los vertebrados. La segmentación en los mamíferos es rotacional, antes que radial; en los reptiles, las aves y muchos peces, la segmentación es discoidal. Los vertebrados también han desarrollado un mecanismo derivado de formación del celoma, que es básicamente esquizocélico.

siones asincrónicas (Figura 7-8B). La segmentación en los mamíferos es más lenta que en cualquier otro grupo animal. En la especie humana, la primera división se completa unas 36 horas después de la fecundación, y las divisiones subsiguientes se suceden a intervalos de 12 a 24 horas. Tras la tercera división, las células adoptan repentinamente una configuración muy apretada, que se estabiliza mediante uniones celulares estrechas entre las células externas del embrión. Estas células externas constituyen el **trofoblasto**, que no es parte del embrión en sí mismo, sino que formará la porción embrionaria de la placenta cuando el embrión se implante en la pared uterina. Las células que dan lugar al embrión propiamente dicho son las células internas (ver el estado de blástula en la Figura 7-8B).

BLASTULACIÓN

La segmentación, aunque modificada por distintos patrones de división y por las diferentes cantidades de vitelo, produce una masa de células denominada **blástula** (en los mamíferos se designa comúnmente como blastocisto) (Figuras 7-7 y 7-8). En muchos animales estas células se disponen alrededor de una cavidad llena de fluido, llamada el **blastocelo**. En este punto, el embrión se compone desde unos pocos cientos de células hasta varios miles. Ha habido un gran incremento del contenido total de DNA, ya que cada uno de los núcleos de las numerosas células hijas contiene tanto DNA como el cigoto original, gracias a la replicación cromosómica durante la mitosis. Sin embargo, el embrión no tiene ahora mayor tamaño que el cigoto; se ha

subdividido en células cada vez más pequeñas.

Polaridad del embrión

Tras la formación de la blástula, los blastómeros se redistribuyen progresivamente según el plan corporal de la larva o el animal adulto. Esto se produce en pasos concretos. Uno de los pasos principales para establecer el arquetipo de un animal es el desarrollo de la simetría bilateral, un suceso que se denomina **polarización**. Sorprendentemente, en muchos animales es la entrada del espermatozoide la que marca la simetría bilateral en un huevo radial, y determina los ejes corporales (Figura 7-11). En los huevos de los anfibios, la entrada del espermatozoide produce la rotación de la corteza del huevo, de forma que el hemisferio animal, pigmentado, gira hacia el punto de entrada (en muchos animales, el espermatozoide puede penetrar por cualquier sitio de la superficie del óvulo, pero en los anfibios la entrada está restringida al hemisferio animal pigmentado). El desplazamiento del oscuro hemisferio animal expone un área de citoplasma pigmentado débilmente, llamada el **creciente gris**, una zona con forma de media luna en el lado del huevo opuesto al de la entrada del espermatozoide. Ahora están definidos los tres ejes del embrión: el **eje anteroposterior**, el **eje dorsoventral** y el **eje izquierdo-derecho** (Figura 7-11).

El tiempo de polarización varía ampliamente según los distintos grupos de animales. Puede producirse tan pronto como durante la ovogénesis, o tan tarde como al comienzo de la gastrulación.

Gastrulación y la formación de las capas embrionarias

La segunda etapa fundamental para establecer el patrón corporal es la gastrulación. Hasta este momento, el embrión se ha dividido en un complejo multicelular, en el que el citoplasma de estas células se encuentra casi en el mismo sitio que estaba en el huevo original. Durante la gastrulación, las células de la superficie de la blástula emigran hacia el interior del embrión. En este proceso se forman nuevas e importantes asociaciones celulares, que establecen el modelo corporal

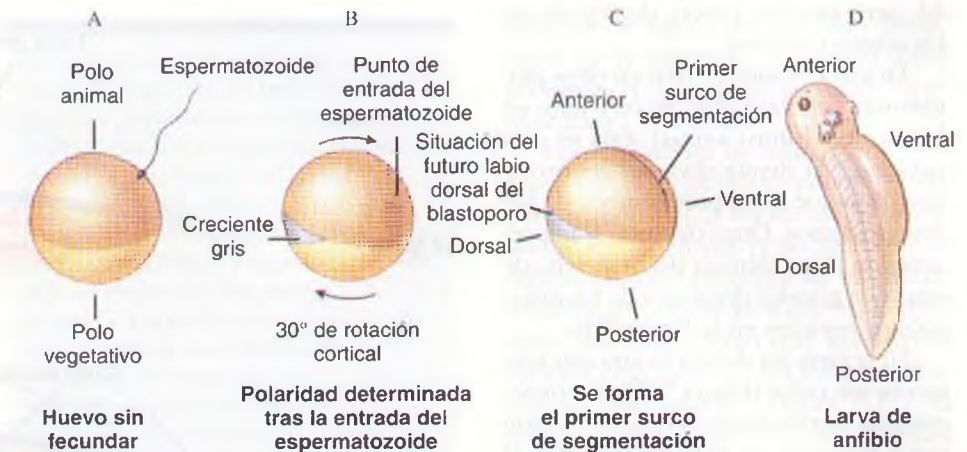


Figura 7-11

Diagrama del desarrollo inicial de un embrión de rana, que muestra cómo el lugar de la penetración del espermatozoide determina la polaridad del embrión. **A**, El espermatozoide penetra en un óvulo de simetría radial. **B**, El córtex del polo animal, pigmentado, rota en dirección a la entrada del espermatozoide, descubriendo así el creciente gris en el extremo opuesto del huevo. **C**, Se forma el primer surco de segmentación, que delimita los lados derecho e izquierdo del embrión. **D**, Futura larva.

del embrión. Los primeros movimientos celulares en la gastrulación son marcadamente similares en la mayoría de los protóstomos y los deuteróstomos, pero los mecanismos de la gastrulación dependen en gran parte de la cantidad de vitelo y su distribución. La gastrulación es relativamente simple en los huevos sin vitelo, pero resulta mucho más compleja en los embriones que proceden de huevos cargados de sustancias de reserva.

En las estrellas de mar, que son deuteróstomos (Figura 7-7A), las células del polo vegetal se pliegan hacia dentro y migran al interior del embrión en un proceso llamado **invaginación**. De una forma similar a si presionamos un lado de un globo a medio inflar, se crea una cavidad denominada **arquenteron**. El arquenteron es el tubo digestivo primitivo, y su abertura al exterior, el **blastoporo**, marca la posición del futuro ano de la larva de la estrella de mar. A medida que el arquenteron continúa invaginándose hacia el interior, su extremo anterior se expande en dos divertículos sacciformes, las **vesículas celomáticas**, que se separan posteriormente para dar lugar a los **compartimentos celomáticos** izquierdo y derecho (Figura 7-7A). La gástrula es ahora un embrión con tres **capas embrionarias**. La capa más externa es el **ectodermo**; dará lugar al epitelio de la superficie corporal y al sistema nervioso. La capa más interna, que constituye el arquenteron, es el **endodermo**;

constituirá el epitelio del tubo digestivo. Las evaginaciones del arquenteron son el origen del **mesodermo**. Esta tercera capa embrionaria formará los sistemas muscular y reproductor, el peritoneo que tapiza los espacios celomáticos y las placas calcáreas del endoesqueleto de la estrella de mar. El mesodermo es también el origen del sistema vascular acuífero del animal, un aparato exclusivo de los equinodermos.

La gastrulación en el nemertino, un protóstomo, se parece a la gastrulación de la estrella de mar (Figura 7-7C). Como en dicho equinodermo, se forma un arquenteron por invaginación, lo que produce un embrión con dos capas embrionarias, un ectodermo externo y un endodermo interno. Sin embargo, el mesodermo se forma de distinta manera. Las futuras células mesodérmicas surgen ventralmente del labio del blastoporo y proliferan entre la pared del arquenteron (endodermo) y la general del cuerpo (ectodermo). Estudios metódicos de las líneas celulares desarrollados por los primeros embriólogos establecieron que en muchos protóstomos (como platelmintos, anélidos y moluscos) estos precursores mesodérmicos procedían de un único blastómero del estado de 29 a 64 células, llamado la célula 4d (Figura 11-13, p. 212). En la mayoría de los nemertinos no se conoce aún el origen preciso del mesodermo; en algunos es probablemente la célula

4d, pero en otros parece derivar de un blastómero anterior.

En los nemertinos, como en otros protóstomos, el blastoporo se convierte en la boca del futuro animal. Ésta es otra característica significativa del desarrollo que distingue a los protóstomos de los deuteróstomos. Otras diferencias importantes en las tendencias del desarrollo de estas dos grandes divisiones de los metazoos se resumen en la Figura 7-10.

En la rana, un deuteróstomo con segmentación radial (Figura 7-7B), los movimientos morfogenéticos de gastrulación están influidos en gran manera por la masa de vitelo inerte del hemisferio vegetativo del embrión. Las divisiones de la segmentación quedan retardadas en este hemisferio, de forma que la blástula resultante consiste en numerosas células de pequeño tamaño en el polo animal y unas pocas células muy grandes en el polo vegetativo (Figura 7-7B). Las células de la superficie comienzan a hundirse hacia el interior (invaginarse) en el blastoporo, y continúan haciéndolo en un plano hasta formar una cavidad estrecha, el arquenteron. Aunque los movimientos celulares son diferentes, el resultado de la gastrulación es el mismo en la rana y en la estrella de mar: se forma un embrión con dos capas embrionarias (endodermo y ectodermo). Conforme avanza el proceso de invaginación, la tercera capa embrionaria, el mesodermo, aparece por pliegue y enrollamiento de las zonas lateral y ventral del labio del blastoporo y, una vez dentro, se sitúa entre el ectodermo exterior y el endodermo interior. Las tres capas así formadas constituyen la base estructural primaria para el posterior desarrollo del embrión.

En los embriones de aves y reptiles (Figura 7-8A), la gastrulación comienza con un engrosamiento del blastodermo en el extremo caudal del embrión, que migra hacia delante para formar la **línea primitiva** (Figura 7-12). Ésta se convierte en el eje anteroposterior del embrión y en el centro del crecimiento temprano. La línea primitiva es homóloga del blastoporo del embrión de rana, pero en el pollo no se abre a la cavidad digestiva, porque lo impide la masa de vitelo. Las células de la capa superior migran hacia la línea primitiva y se enrollan sobre el borde y hacia el blastocele. Estas células migradoras forman el mesodermo y con-

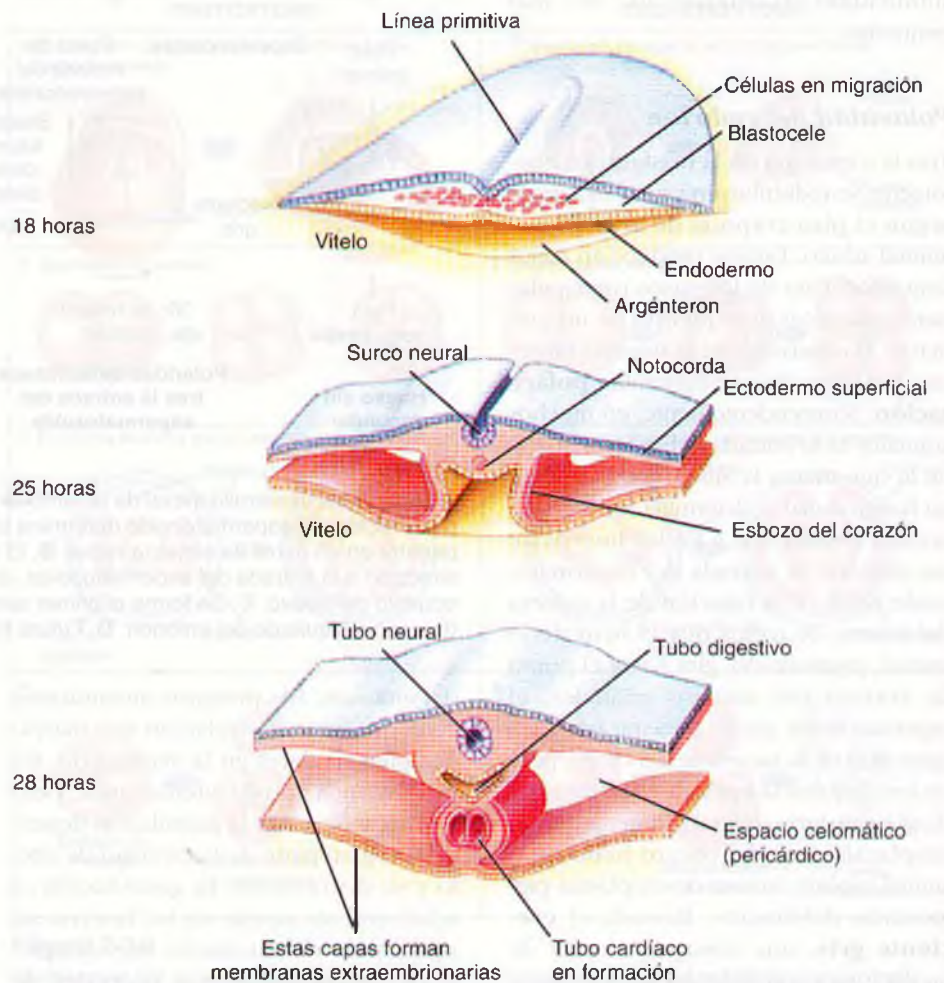


Figura 7-12

Gastrulación en el pollo. Secciones transversales de la región de formación del corazón a las 18, 25 y 28 horas de incubación.

tribuyen a la formación del endodermo. Las células de la superficie del embrión constituyen el ectodermo. El embrión ya presenta tres capas embrionarias, que en este momento tienen forma de hojas o láminas, con el ectodermo encima y el endodermo debajo. Esta disposición cambia, sin embargo, cuando las tres capas embrionarias se separan del vitelo subyacente (Figura 7-12) doblándose hacia abajo para formar un embrión trilaminar, que se independiza del vitelo, excepto por un pedúnculo laminar que lo une a éste por el centro del organismo en formación.

La gastrulación en los mamíferos es muy similar a la de las aves y reptiles (Figura 7-8B). Los movimientos de la gastrulación en la masa interna de células se producen de forma muy parecida a como ocurre en los huevos con vitelo de las aves, incluso teniendo en cuenta que el

huevo de los mamíferos está casi desprovisto de vitelo. Las células migradoras se hunden hacia dentro para formar la capa mesodérmica entre el ectodermo y el endodermo, mientras un saco vitelino vacío se forma a partir del endodermo.

En los metazoos más primitivos, los cnidarios y los ctenóforos, solamente se forman dos capas embrionarias, el ectodermo y el endodermo. Estos animales son **diblasticos**. En todos los metazoos superiores aparece también un mesodermo, sea a partir de invaginaciones del arquenteron o a partir de otras células asociadas a la formación del endodermo. Esta condición con tres capas se denomina **triblástica**.

FORMACIÓN DEL CELOMA

El celoma, o cavidad que contiene las vísceras, puede formarse de dos maneras:

esquizocelia y enterocelia (Figura 7-10), o por modificación de alguna de ellas. Los dos términos son descriptivos, ya que *esquizo* deriva del griego *schizein*, dividir, *entero* viene del griego *enteron*, tubo digestivo, y *célico* procede del griego *koi-los*, hueco o cavidad. En la variedad esquizocélica, el celoma se forma, como indica su nombre, por la escisión de bandas mesodérmicas que se originan en la región del blastoporo y que crecen entre el ectodermo y el endodermo; en el caso enterocélico, el celoma procede de evaginaciones del arquenteron, o tubo digestivo primitivo.

Estos dos orígenes, bastante diferentes, del celoma son otra expresión de la dicotomía protóstomos-deuteróstomos en los animales bilaterales. El celoma de los protóstomos se forma por esquizocelia, mientras que los deuteróstomos siguen el proceso enterocélico. Sin embargo, los cordados superiores son excepciones a esta regla, ya que su celoma se forma por escisión de bandas mesodérmicas (esquizocelia), aunque en otros aspectos estos animales se desarrollan como deuteróstomos, por lo que se les asigna a esta división.

MECANISMOS DE DESARROLLO

EQUIVALENCIA NUCLEAR

¿Cómo genera el embrión en desarrollo la multitud de tipos celulares de un organismo multicelular desde el punto de partida del simple núcleo diploide del cigoto? Para muchos embriólogos del siglo XIX solamente parecía haber una respuesta posible: conforme se sucedían las divisiones celulares, el material hereditario tenía que dividirse desigualmente entre las células hijas. Según esta idea, el genoma se iba rompiendo gradualmente, aislándose en unidades cada vez más pequeñas hasta que finalmente quedaba sólo la información necesaria para los rasgos característicos de un único tipo celular. Esto se conoció como la hipótesis de Roux-Weismann, en honor de los dos embriólogos alemanes que desarrollaron el concepto.

Sin embargo, en 1892 Hans Driesch descubrió que si se separan las dos células de un embrión de erizo de mar, ambas darían lugar a larvas normales.

Los esfuerzos de Hans Driesch para alterar el desarrollo del huevo fueron descritos poéticamente por Peattie: «He aquí a Driesch sujetando entre dos placas de vidrio huevos del erizo de mar favorito de Loeb, apretándolos, rompiéndolos y deformándolos de todos los modos posibles. Y cuando finalmente dejó de abusar de ellos, iniciaron su desarrollo normal y ordenadamente. ¿Se puede concebir una máquina, preguntaba Driesch, que pudiera ser volcada, sus partes desarmadas y traslocadas, y que todavía funcionara con normalidad? Es inimaginable. Pero podemos decir del huevo, fecundado o no, que aloja vida latente, con todas las potencialidades presumidas por Aristóteles y con todos los sueños del escultor sobre las formas, sí, y con todo el poder de su brazo.»

De Peattie, D. C. 1935. *An Almanac for Moderns*. New York, G. P. Putnam's Sons.

Driesch dedujo que ambas células contenían toda la información genética del cigoto original. Sin embargo, esto no fue suficiente para muchos, ya que todavía gran cantidad de embriólogos pensaron que, incluso aunque todas las células contuvieran genomas completos, los núcleos deberían modificarse progresi-

vamente de alguna manera, para deshacerse de la información que no fuera necesaria en el desarrollo de células especializadas.

Con el cambio de siglo, Hans Spemann introdujo un nuevo punto de vista para comprobar la hipótesis de Roux-Weismann. Spemann puso ligaduras de cabello humano alrededor de huevos de tritón cuando estaban a punto de dividirse; las apretó hasta que los huevos estaban casi, pero no del todo, separados en dos mitades (Figura 7-13). El núcleo quedaba solamente en una mitad del huevo parcialmente dividido; el otro lado permanecía anucleado, conteniendo solamente citoplasma. El huevo completó su primera división de segmentación solamente en el lado que contenía el núcleo; la mitad anucleada permanecía sin dividirse. Eventualmente, cuando el lado nucleado se había dividido en 16 células, uno de los núcleos de la segmentación emigró atravesando el delgado puente citoplásmico hasta el lado anucleado. Inmediatamente este lado empezó a dividirse.

Con las dos mitades del embrión conteniendo núcleos, Spemann estrechó la ligadura separando las dos mitades del embrión. A continuación observó su desarrollo. Generalmente resultaron dos

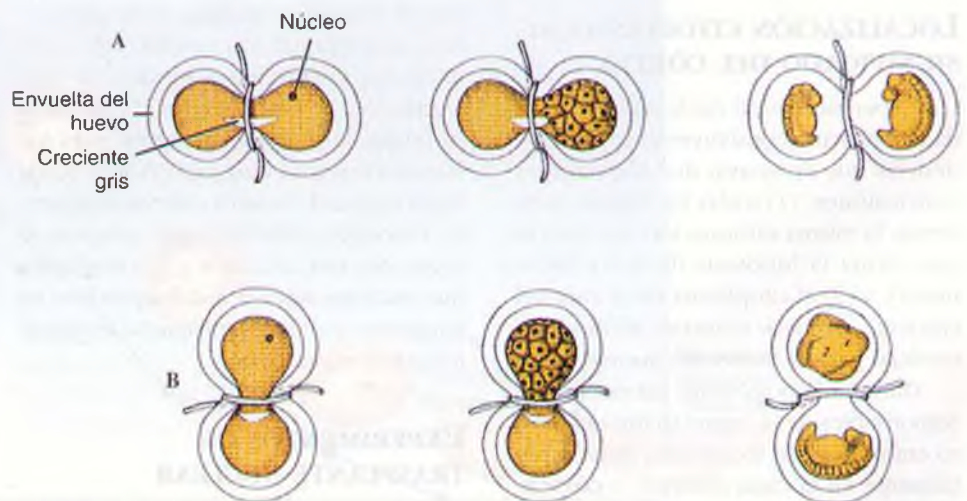


Figura 7-13

Experimentos de nucleación retardada de Spemann. Se llevaron a cabo dos tipos de experimentos. **A**, Se utilizó un cabello como ligadura para dividir parcialmente un huevo de tritón fecundado y sin segmentar. Ambas partes contenían una porción del creciente gris. El lado nucleado se segmentó hasta que uno de los núcleos descendientes cruzó el puente citoplásmico. A partir de entonces, ambos lados se segmentaron y formaron dos embriones completos. **B**, La ligadura se situó de forma que el núcleo y el creciente gris quedaban separados. El lado que carecía de creciente gris produjo una masa de tejido sin organizar, mientras que el otro lado se desarrolló normalmente.

embriones completos. Aunque un embrión poseía solamente 1/16 del material nuclear original (de acuerdo con la hipótesis de Roux-Weismann) y el otro contenía 15/16, ambos se desarrollaron normalmente. El embrión con 1/16 era inicialmente más pequeño, pero alcanzó su tamaño hacia los 140 días. Esto demostraba que cada núcleo de las 16 células embrionarias contenía una serie completa de genes; todos eran equivalentes.

Sin embargo, a veces Spemann observó que la mitad nucleada del embrión se desarrollaba solamente como una especie de esfera anormal de un tejido «gelatinoso», aunque la mitad que recibía el núcleo retardado se desarrollaba normalmente. ¿Por qué el embrión más generosamente dotado con 15/16 falla en su desarrollo mientras que el más pequeño, con sólo 1/16, puede vivir? La explicación, según descubrió Spemann, depende de la posición de la media luna gris o **creciente gris**, un área libre de pigmentos sobre la superficie del huevo. En los huevos de los anfibios la media luna gris se forma en el momento de la fecundación (Figura 7-11), y determina el plano de simetría bilateral del futuro animal. Si una mitad del embrión constreñido carece de parte de la media luna gris, no podrá desarrollarse (Figura 7-13).

LOCALIZACIÓN CITOPLÁSMICA: SIGNIFICADO DEL CÓRTEX

Los experimentos de nucleación retardada de Spemann constituyeron sólidas evidencias que apoyaron dos importantes conclusiones: (1) todas las células contienen la misma información nuclear (lo que refuta la hipótesis de Roux-Weismann), y (2) el citoplasma en el área del creciente gris debe contener información esencial para el desarrollo normal.

Durante la ovogénesis, las moléculas responsables de la organización del futuro embrión están localizadas fundamentalmente en la capa externa, o **córtex**, del huevo. Se había creído que las partículas de material visible incluidas en el citoplasma tenían propiedades determinativas. Sin embargo, en la década de 1930 se descubrió que si el citoplasma del óvulo se centrifuga intensamente para desplazarlo (con los gránulos de vitelo en el fondo y las gotas de grasa en la

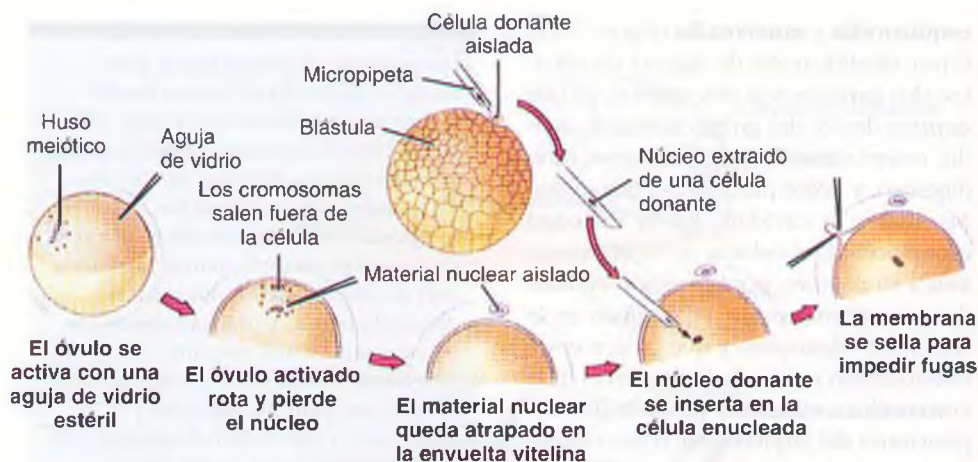


Figura 7-14

Procedimiento utilizado para trasplantar núcleos de una blástula en huevos activados y enucleados de la rana *Rana pipiens*. El huevo se activa con un aguja de vidrio, que provoca el desplazamiento del huso acromático hacia el polo animal, preparando la formación de un corpúsculo polar. Los cromosomas se extraen con una segunda aguja de vidrio. Un segundo núcleo donante (y el citoplasma que lo rodea) procedente de otro embrión se inserta entonces en el huevo enucleado.

superficie), el embrión todavía se desarrollaría normalmente, o casi. Incluso cuando se elimina hasta el 50 % del citoplasma ovular con una micropipeta, el embrión se desarrolla perfectamente. Solamente si se aplica una gran fuerza centrífuga, suficiente para deshacer la estructura del córtex, aparecen anomalías.

Estos experimentos muestran de modo concluyente que la capa cortical del huevo, y no el citoplasma, es la que contiene una organización invisible pero dinámica, que determina el modelo de segmentación. La organización cortical es al principio lábil (especialmente para los huevos de regulación), pero pronto queda fijada regional y además irreversiblemente. Entonces, a medida que progresa la segmentación, el córtex y el citoplasma que encierra acaban distribuyéndose en territorios que tienen propiedades determinativas específicas.

EXPERIMENTOS DE TRASPLANTE NUCLEAR

Quedó así claro que el córtex del óvulo contenía la guía primaria para la segmentación y el desarrollo, con la formación de la blástula, y que las actividades de síntesis durante este período se llevaban a cabo gracias a los ácidos nucleicos y las reservas depositadas en el citoplasma del óvulo antes de la fecun-

dación. Sin embargo, la diferenciación subsiguiente a la segmentación o al estado de blástula requerían la puesta en acción de la información genética de los cromosomas nucleares. Los núcleos en división eran equivalentes hasta este punto, pero ¿seguirían siendo equivalentes tras la iniciación de la actividad de los genes?

Este problema se afrontó mediante una nueva técnica, el **trasplante nuclear** o transferencia del núcleo de una célula a otra, o bien a una célula previamente despojada de su núcleo. R. Briggs y T. J. King, de la Universidad de Indiana, fueron los pioneros en esta técnica en 1952, con un procedimiento en dos etapas (Figura 7-14). En la primera extraían el núcleo de un óvulo activado mediante una aguja de vidrio. Después introducían con una micropipeta el núcleo de una célula donante en el huevo enucleado. Los resultados fueron muy interesantes. Los núcleos donados por células procedentes del estado de blástula dirigieron el desarrollo de los embriones receptores normalmente hasta los renacuajos. Experimentos posteriores de otros investigadores demostraron que muchos de los embriones se habrían desarrollado hasta ranas adultas normales. Como las células donantes procedían de embriones con entre 1000 y 3000 células, estos experimentos constituyeron una prueba inequívoca de que la

equivalencia nuclear permanecía mucho más allá del estado de 16 células de Spemann. Sin embargo, Briggs y King encontraron que el desarrollo normal descendía conforme avanzaba el estado de las células donantes. Los núcleos procedentes de gástrulas avanzadas o estados posteriores mostraron una incidencia creciente de interrupción del desarrollo en la etapa de gastrulación (Figura 7-15).

Estos y otros experimentos demostraron que conforme las células se hacen más diferenciadas, sus núcleos son cada vez más restrictivos en su capacidad para producir el desarrollo normal de huevos enucleados. Los embriólogos describen esta restricción como una pérdida progresiva de la **potencia** nuclear. Los núcleos con capacidad total reciben la calificación de **totipotentes**. Pero si los núcleos no se desprenden de información genética innecesaria, ¿cómo seleccionan en su genoma la información específica para la diferenciación celular? Para responder a esta pregunta, debemos considerar la forma en que las células interactúan para determinar qué parte del genoma debe expresarse y cuándo.

INDUCCIÓN EMBRIONARIA

Hemos aprendido que el desarrollo inicial del embrión está guiado por localización citoplásmica, en la que los determinantes de las regiones especializadas del huevo dirigen el patrón de la división celular. Al principio de la gastrulación, las células quedan abocadas a un destino determinado a través de un nuevo proceso, sus interacciones con sus células vecinas. Este proceso se denomina **inducción**, está muy extendido en el desarrollo y puede definirse como la capacidad de algunas células de provocar una respuesta específica para el desarrollo de otras. Los experimentos clásicos, citados en la introducción de la p. 103, fueron hechos públicos por Hans Spemann y Hilde Mangold en 1924. Cuando un pedazo del labio dorsal del blastoporo de una gástrula de salamandra se traslada a una posición lateral o ventral en otra gástrula, se invagina y desarrolla una notocorda y somitos musculares. También induce al ectodermo del *hospedador* a formar un tubo neural. Eventualmente se desarrolla un sistema completo de órganos donde se ha colocado el injerto, que puede crecer hasta

formar un embrión secundario casi completo (Figura 7-16). Esta criatura está compuesta en parte de tejido injertado y en parte de tejido inducido por el injerto.

Pronto se encontró que *sólo* los injertos del reborde dorsal del blastoporo son capaces de inducir la formación de un embrión secundario completo o casi completo. Esta zona corresponde a áreas presuntivas de la notocorda, somitos musculares y placa precordioide. Y también se ha encontrado que solamente el ectodermo del huésped puede desarrollar un sistema nervioso en el injerto, y que la capacidad reactiva es máxima en el estado precoz de gástrula y declina cuando el embrión recipiendario se hace más viejo.

Spemann llamó **organizador primario** al área del reborde dorsal, puesto que ésta era la única región capaz de inducir el desarrollo de un embrión completo en el huésped. Asimismo, llamó al proceso **inducción primaria**, porque creyó que se trataba del primer suceso inductivo del desarrollo. Estudios posteriores demostraron que muchos otros tipos celulares se originan por interacciones inductivas, un proceso denominado **inducción secundaria**.

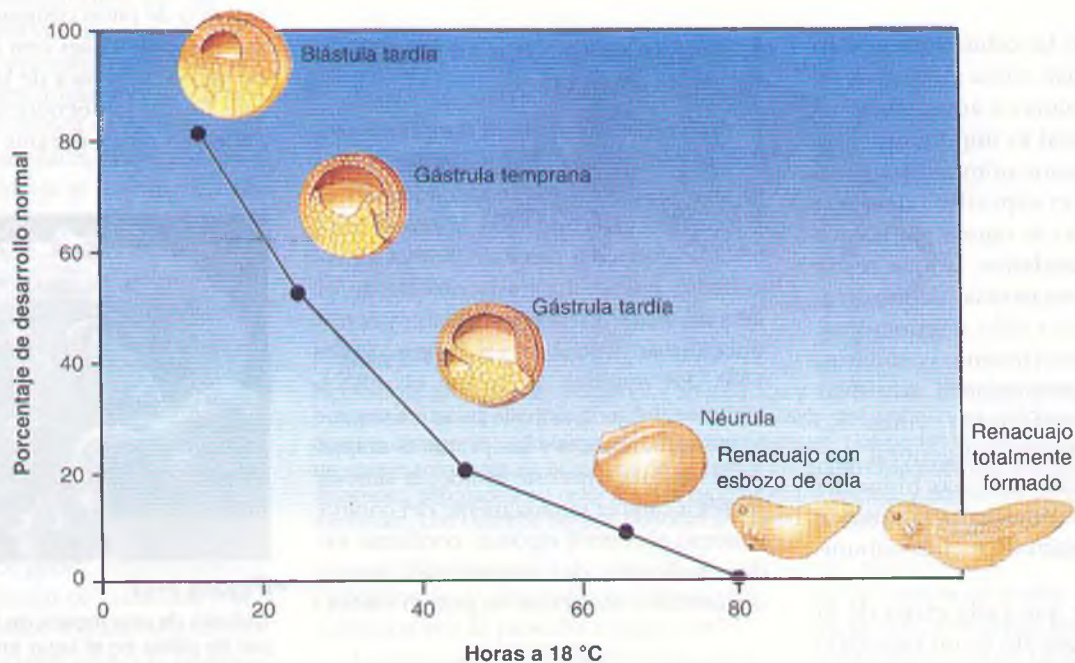


Figura 7-15

Gráfico que muestra cómo el porcentaje de trasplantes nucleares viables decrece con la edad del núcleo donante. El eje horizontal muestra el estado del desarrollo del embrión del que se ha aislado el núcleo donante. El eje vertical muestra el porcentaje de trasplantes capaces de desarrollarse hasta el estado de renacuajo. Nótese que los núcleos somáticos de embriones más allá de la etapa de neurulación no fueron capaces de inducir desarrollos normales.

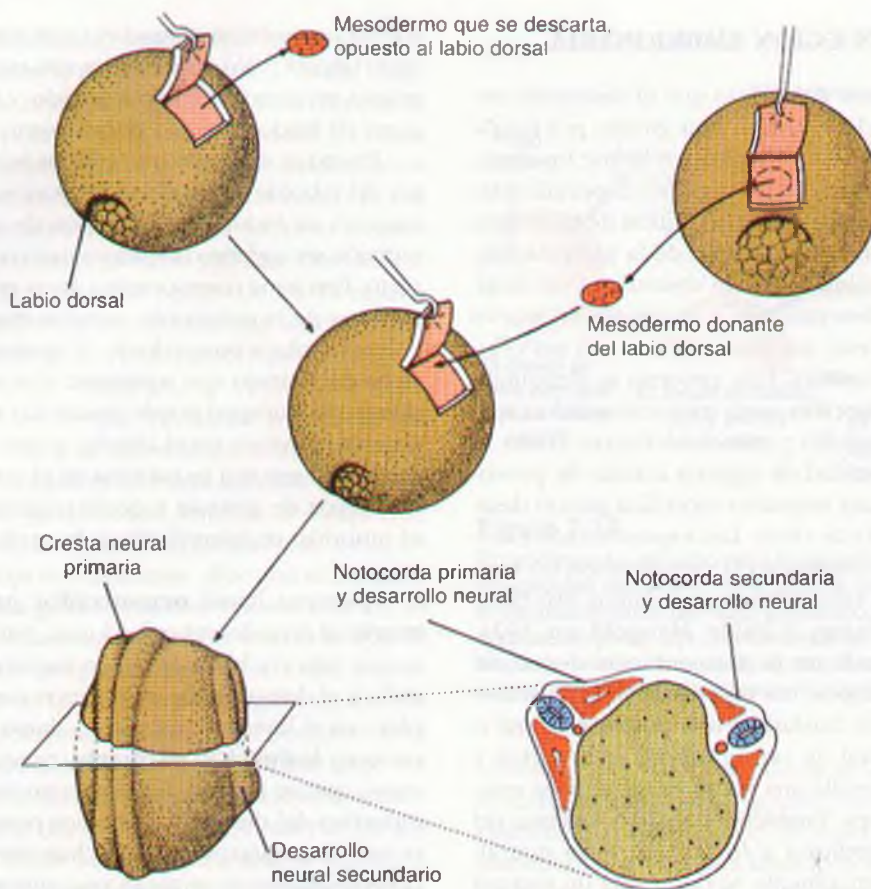


Figura 7-16

Experimento del organizador primario de Spemann y Mangold.

Generalmente las células que se han diferenciado actúan como inductoras de otras, indiferenciadas y adyacentes. La secuencia temporal es importante. Una vez que un inductor primario pone en marcha un patrón específico de desarrollo de un tejido, le siguen numerosas inducciones secundarias. Lo que resulta es un patrón secuencial de desarrollo que implica no sólo a inductores, sino también a movimientos celulares, cambios en las propiedades adhesivas de la célula y proliferación celular. No hay un patrón de control general que dirija el desarrollo sino más bien una secuencia de patrones locales en los que cada paso en desarrollo es una subunidad del otro.

Al demostrar que cada etapa de la jerarquía del desarrollo es un necesario preliminar para la siguiente, los experimentos de inducción de Spemann se cuentan entre los acontecimientos más importantes de la embriología experimental.

EXPRESIÓN GÉNICA DURANTE EL DESARROLLO

El desarrollo embrionario temprano está dirigido por productos sintetizados durante la ovogénesis y almacenados en el huevo. Tras la fecundación, la síntesis proteica se traduce a partir del mRNA almacenado, que se ha transcrito desde el genoma materno (la transcripción y la traducción se describen en las pp. 143 a 144). En muchos animales, el mRNA materno dirige la síntesis proteica durante la segmentación y las primeras etapas de la blástula. Tras este estado, la síntesis proteica cambia gradualmente del control materno al control cigótico, conforme los descendientes del núcleo del cigoto comienzan a transcribir su propio mRNA.

Los genes homeóticos

Según avanza el desarrollo, la expresión génica debe regularse, para asegurar que el proceso se realiza ordenadamente en

el embrión. Entre los primeros y más importantes genes que se expresan se encuentran los que controlan el plan corporal general del embrión. Recientemente se ha concentrado mucha atención sobre los **genes homeóticos** (G. *homoiotos*, igual, parecido) de las moscas de la fruta, que especifican la identidad de los segmentos del animal y aseguran que estructuras como las patas, las alas y las antenas se desarrollan en el lugar correcto. Como mutaciones, los genes homeóticos hacen que una parte del cuerpo quede remplazada por una estructura que normalmente se encuentra en otro lugar del cuerpo (Figura 7-17). Pronto se hizo evidente que tales mutaciones afectaban a genes «maestros», que regulaban la expresión de muchos otros genes subordinados. Durante la clonación y secuenciación de genes homeóticos se descubrió una secuencia de 180 nucleótidos en el DNA, llamada **homeobox**. Pronto se encontraron también en los genomas de otros animales, como otros artrópodos, nematodos, anélidos, erizos de mar, anfibios y mamíferos. Una importante característica del homeobox es que la secuencia de 180 aminoácidos es muy conservadora, es decir, la secuencia es muy similar en diferentes especies. Por ejemplo, la homeobox de un gen homeótico de ratón comparte dos tercios de sus pares de bases con la homeobox de un gen de la mosca de la fruta. Los genes que llevan la secuencia homeobox se expresan todos durante el desarrollo, lo



Figura 7-17

Cabeza de una mosca de la fruta, con un par de patas en el lugar en que normalmente se encuentran las antenas. El gen homeótico *Antennapedia* regula normalmente el segundo segmento torácico (con patas), pero la mutación dominante de este gen conduce a este extraño fenotipo.

que sugiere que esta secuencia lleva a cabo una función básica fundamental.

Todas las proteínas producidas por los genes homeobox contienen una secuencia fija de 60 aminoácidos llamada el **homeodominio**. Todas las evidencias apuntan a que las proteínas con homeodominio que se han estudiado son todas proteínas reguladoras, que reconocen y ligan secuencias específicas de DNA en los genes regulados por el gen homeótico. De esta forma, las proteínas con homeodominio activan o desactivan genes subordinados en determinados momentos durante el desarrollo. Gran parte de lo que sabemos sobre las homeobox procede de estudios sobre el control de la segmentación en insectos, especialmente las moscas de la fruta. Se ha demostrado que los genes homeobox están alineados a lo largo del tercer cromosoma de las moscas, precisamente en el mismo orden que las estructuras que controlan. Los genes al principio del complejo producen proteínas que controlan la formación de la parte superior del cuerpo; los siguientes controlan la formación de la zona superior del abdomen, y los del final, la inferior (Figura 7-18). El ratón y el hombre tienen cuatro grupos de genes homeobox, cada uno en un cromosoma diferente. Los investigadores que descubrieron por primera vez el orden de estos genes en el ratón encontraron que muestran una clara homología con los genes homeóticos de la mosca de la fruta; son estructuralmente similares, se siguen unos a otros ordenadamente y obedecen a las mismas reglas en cuanto al orden de su expresión. Es decir, los genes situados cerca de un extremo del grupo se expresan en la parte superior del cuerpo del ratón, mientras que los del otro extremo lo hacen en la inferior (Figura 7-18).

El desarrollo de los anfibios constituye un excelente ejemplo de cómo los genes homeóticos controlan el desarrollo. En los anfibios, un gen homeótico produce una proteína que controla la expresión de otros genes, responsables a su vez de la formación de la médula espinal anterior. Cuando los investigadores inyectaron anticuerpos contra la proteína homeobox, la estructura que debía haber formado la espina dorsal constituyó en su lugar una prolongación del cerebro posterior, y la espina dorsal anterior no se formó (Figura 7-19) porque los genes res-

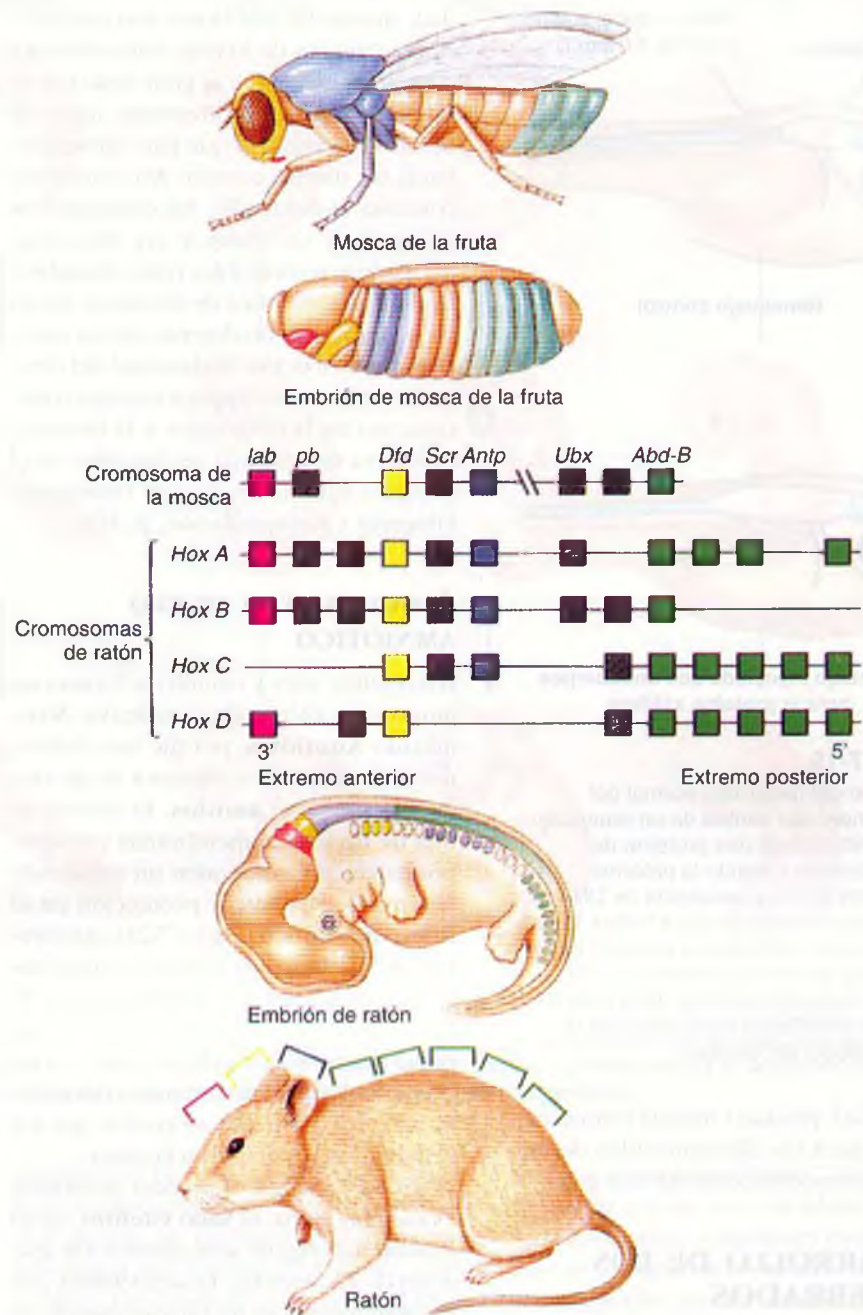


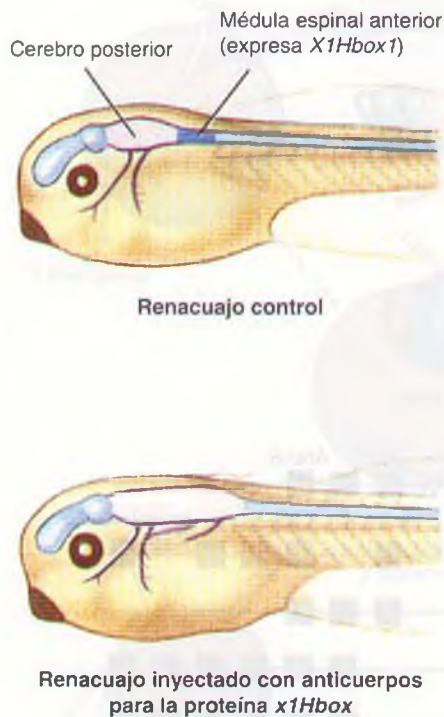
Figura 7-18

Homología de los genes homeobox en insectos y mamíferos. Tanto en unos (mosca de la fruta) como en otros (ratón) controlan la subdivisión del embrión en regiones de distinto destino ontogénico a lo largo del eje anteroposterior. Los genes homeobox se encuentran en un solo cromosoma de la mosca de la fruta y en cuatro cromosomas distintos en el ratón. Aparecen señaladas en color las homología entre ambos, y las partes del cuerpo en que se expresan. Los cuadros negros denotan áreas en las que es difícil identificar homología.

pensables de su desarrollo no habían sido activados por la proteína reguladora.

La sorprendente similitud de los complejos homeobox en animales tan alejados filogenéticamente como nematodos y mamíferos sugiere que estos grupos de genes aparecieron muy temprano en la historia evolutiva de la vida, y que el ante-

cesor común de todos los metazoos ya los poseía. Los genes homeobox pueden considerarse como un carácter definitorio, o en el lenguaje de los cladistas, una sinapomorfia del reino animal. Su función pudo ser el establecimiento del eje anteroposterior de un metazoo primitivo. Una vez desarrollado este gen maestro, resul-

**Figura 7-19**

Alteración del desarrollo normal del sistema nervioso central de un renacuajo por la inhibición de una proteína de homeodominio. Cuando la proteína (codificada por una secuencia de DNA «homeobox» conocida por X1Hbox 1) fue inactivada por anticuerpos específicos contra ella, el área que debería haber formado la porción anterior de la espina dorsal se transformó en su lugar en la parte posterior del cerebro.

tó más fácil producir nuevas formas corporales para los diferentes filos de animales por modificación de este gen.

DESARROLLO DE LOS VERTEBRADOS

LA HERENCIA COMÚN DE LOS VERTEBRADOS

Un dato muy revelador de la herencia compartida por los vertebrados es su patrón de desarrollo común. Donde mejor se ve es en la gran semejanza de sus embriones tras la gástrula (Figura 7-20). La similitud se produce en un breve momento del desarrollo, cuando los caracteres básicos compartidos por los cordados (tubo nervioso dorsal, notocorda, hendiduras faríngeas con arcos aórticos, corazón ventral y cola postanal) están presentes aproximadamente en la misma etapa del desarrollo. Este punto de igual-

dad, cuando los embriones son casi intercambiables, es de lo más extraordinario, si se tiene en cuenta la gran variedad de huevos y los muy diferentes tipos de desarrollo temprano que han convergido hacia un diseño común. Así, conforme continúa el desarrollo, los embriones se diferencian en ritmo y en dirección, haciéndose reconocibles como miembros de su clase, después de su orden, luego de su familia y, finalmente, de su especie. La contribución fundamental del desarrollo de los vertebrados a nuestro conocimiento de la homología y la herencia evolutiva compartida se describe en el Capítulo 9, en la sección de Ontogenia, Filogenia y Recapitulación, p. 164.

AMNIOTAS Y EL HUEVO AMNIÓTICO

Los reptiles, aves y mamíferos forman un grupo monofilético de vertebrados denominado **Amniotas**, porque sus embriones se desarrollan en el interior de un saco membranoso, el **amnios**. El amnios es una de las cuatro membranas extraembrionarias que componen un sofisticado sistema de sustento y protección en el **huevo amniótico** (Figura 7-21), que evolucionó cuando los primeros amniotas aparecieron a finales del Paleozoico. El huevo amniótico, provisto de cáscara, podía dejarse en un nido en tierra, lo que liberaba a los primeros amniotas del entorno acuático, haciendo así posible que los vertebrados conquistaran la tierra.

La evolución de la primera membrana extraembrionaria, el **saco vitelino**, es en realidad millones de años anterior a la aparición de los amniotas. El saco vitelino, con su vitelo interior, es un carácter patente en todos los embriones de peces. Tras la eclosión, la larva de pez en crecimiento depende del vitelo restante para mantenerse hasta que comience a alimentarse por sí misma (Figura 7-22). La masa del vitelo es una estructura extraembrionaria ya que no es realmente una parte del embrión en sí, y el saco vitelino es una **membrana extraembrionaria** porque es una estructura accesoria que se desarrolla aparte del cuerpo del embrión y se desecha una vez que se ha consumido el vitelo.

El huevo amniótico que evolucionó con los primeros amniotas del Paleozoico contenía tres membranas extraembrionarias además del saco vitelino: el **amnios**,

una bolsa llena de líquido que encierra al embrión y le proporciona un medio acuoso en el que flota, protegido de choques y adherencias; el **alantoides**, un saco que sale del tubo digestivo posterior y funciona como depósito de los desechos metabólicos que se acumulan durante el desarrollo y como superficie respiratoria para el intercambio de oxígeno y dióxido de carbono; y el **corion**, la membrana más externa, que encierra a todo el sistema embrionario. El corion se encuentra justo bajo la cáscara del huevo (Figura 7-21). Conforme el embrión crece y aumenta su demanda de oxígeno, el corion y el alantoides se fusionan para formar la **membrana corioalantoidea**. Esta doble membrana está provista de una rica red vascular conectada a la circulación del embrión. Situada inmediatamente por debajo de la cáscara porosa, la membrana corioalantoidea funciona como un pulmón provisional a través del cual se produce el libre intercambio de gases, anhídrido carbónico y oxígeno. Por tanto, el huevo amniótico proporciona un completo sistema de sustento vital para el embrión, encerrado en una cáscara dura. El huevo amniótico es una de las adaptaciones más importantes que ha aparecido en la evolución de los vertebrados.

La evolución de un huevo amniótico con cáscara hizo que la reproducción necesitara de la fecundación interna. El macho debe introducir el espermatozoide directamente en el tracto reproductor de la hembra, ya que los espermatozoides deben alcanzar el óvulo antes de que se forme la cáscara que lo envuelve.

LA PLACENTA Y EL DESARROLLO TEMPRANO DE LOS MAMÍFEROS

Como los mamíferos son descendientes de una de las tres líneas con antecesores amniotas, heredaron el huevo amniótico. Sin embargo, en vez de desarrollarse en el interior del huevo como el resto de los amniotas, los embriones de los mamíferos pusieron en práctica la ocurrencia de la estrategia de desarrollarse dentro del cuerpo de la madre. Ya hemos visto cómo el desarrollo de los mamíferos primitivos se parece mucho al de los amniotas que ponen huevos. Los primeros mamíferos también ponían huevos, y aún hoy en día, hay mamíferos, los **mono-**

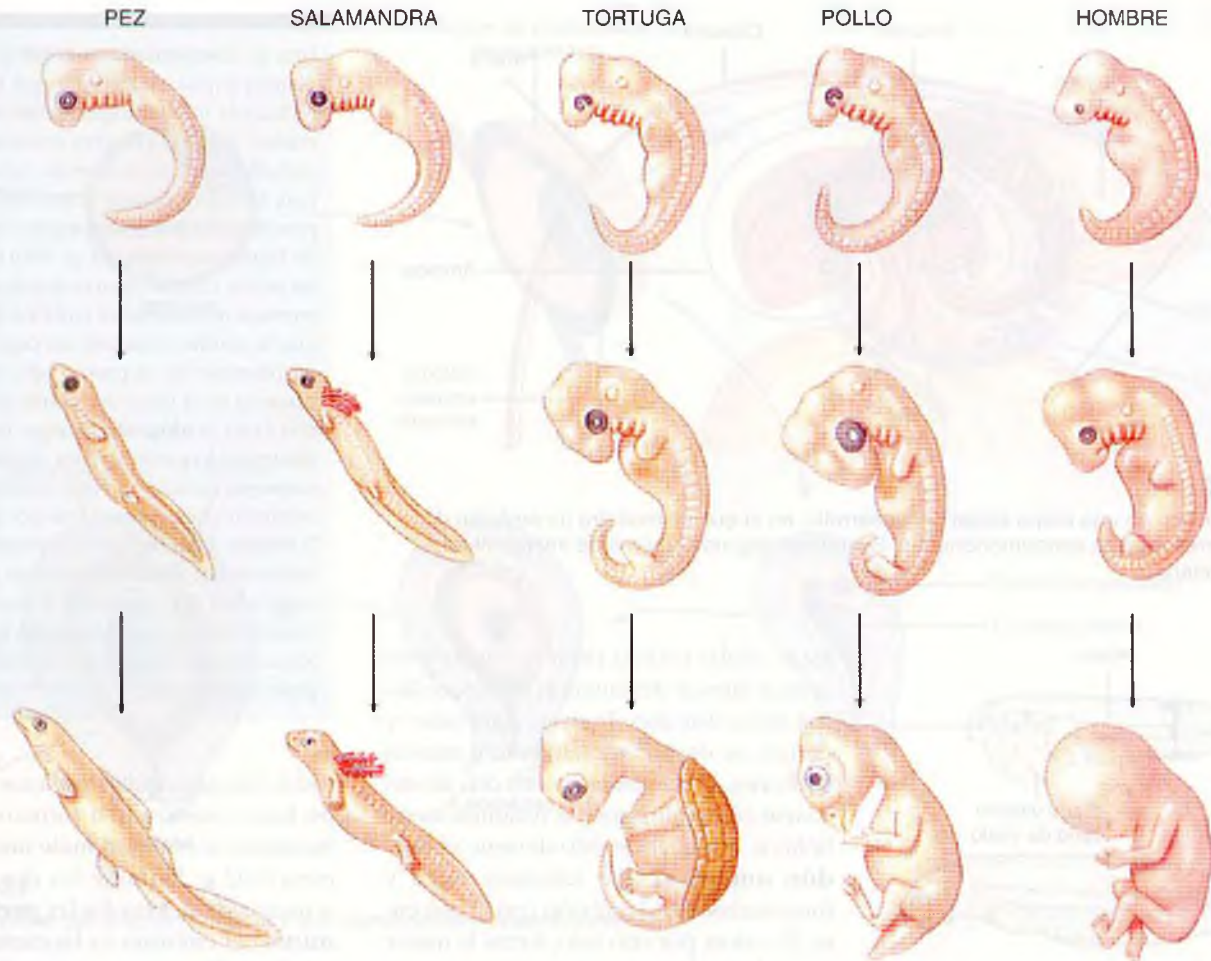


Figura 7-20

Embriones de vertebrados. Embriones tan distintos como los de un pez, un tritón, una tortuga, un ave y un ser humano muestran una gran semejanza tras la gastrulación (las estructuras extraembrionarias como el saco vitelino y el cordón umbilical se han omitido para subrayar el parecido). En este estado (fila de arriba) presentan rasgos comunes a todo el subfilo Vertebrados. Conforme avanza el desarrollo divergen, y cada uno se va haciendo más reconocible como miembro de su clase, orden, familia y especie respectivos.

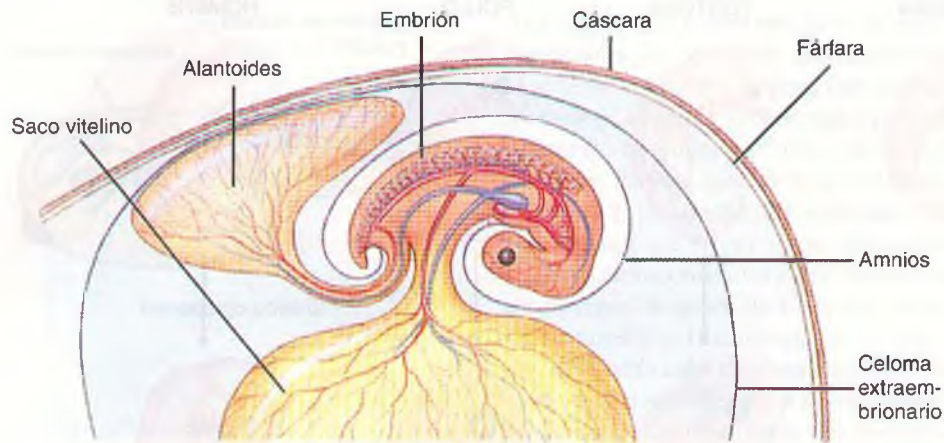
tremas (el ornitorrinco y el equidna) que ponen huevos con mucho vitelo, muy parecidos a los de las aves. En los **mar-supiales** (mamíferos con marsupio, como el opossum y los canguros), los embriones se desarrollan durante algún tiempo en el útero de la madre. Pero el embrión no «echa raíces» (no se implanta) en la pared uterina, y en consecuencia recibe poco alimento de su madre antes del nacimiento. Por tanto, las crías de los marsupiales nacen inmaduras y deben guarecerse en una bolsa de la pared abdominal de la madre, donde se alimentan con leche (la reproducción de los marsupiales se describe en la p. 618).

Todos los restantes mamíferos, que componen el 94 % de la clase Mamíferos, son **mamíferos placentarios**. Han desarrollado una **placenta**, una sorprendente estructura fetal a través de la cual se nutre

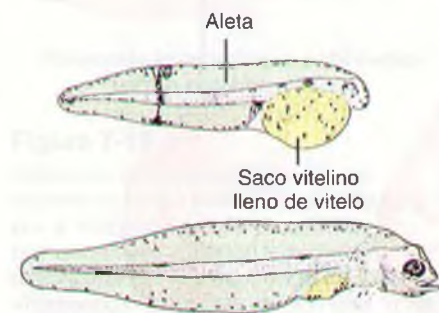
el embrión. La evolución de este órgano fetal requirió una reestructuración sustancial, no sólo de las membranas extraembrionarias que forman la placenta, sino también del oviducto materno, que tuvo que dilatarse para formar un alojamiento a largo plazo para el embrión, el **útero**. A pesar de estas modificaciones, el desarrollo de las membranas extraembrionarias en los mamíferos placentarios es muy similar al de los amniotas que ponen huevos (comparar las Figuras 7-21 y 7-23).

Los primeros estados de la segmentación de los mamíferos, descritos en la Figura 7-8, tienen lugar mientras el blastocisto baja por el oviducto hacia el útero, propulsado por mecanismos ciliares y peristalsis muscular. Cuando el blastocisto humano tiene unos 6 días y está formado por unas 100 células, contacta con el endometrio uterino (el epitelio del

útero) y se implanta (Figura 7-24). Al contactar, las células del trofoblasto proliferan rápidamente y producen enzimas que atacan y degradan el epitelio del endometrio, lo que permite al blastocisto hundirse en él. Para el undécimo o duodécimo día, el blastocisto está totalmente enterrado y rodeado por una «laguna» de sangre materna. El trofoblasto se hace más grueso, y envía miles de diminutos salientes digitiformes, las **vellosidades coriónicas**. Estos salientes se hunden a modo de raíces en el endometrio uterino después de que se haya implantado el embrión. A medida que se produce el crecimiento y las necesidades embrionarias de alimento e intercambio de gases aumentan, la gran proliferación de vellosidades en la placenta invade ampliamente toda su superficie. Aunque la placenta humana de un feto llegado a término

**Figura 7-21**

Huevo amniótico en una etapa inicial del desarrollo, en el que se muestra un embrión de pollo y sus membranas extraembrionarias. Se indican algunos lugares de intercambio extraembrionario.

**Figura 7-22**

Larva de pez con su saco vitelino. **A**, La larva de un lenguado, de un día de edad, tiene un gran saco vitelino. **B**, Tras diez días de crecimiento, la larva ha desarrollado una boca, órganos sensoriales y un tubo digestivo. Agotadas sus reservas de vitelo, ahora debe procurarse su propio sustento para crecer y sobrevivir.

mida sólo 18 cm de diámetro su superficie absorbente total es aproximadamente de 13 m²: cincuenta veces la superficie de la piel en el niño recién nacido.

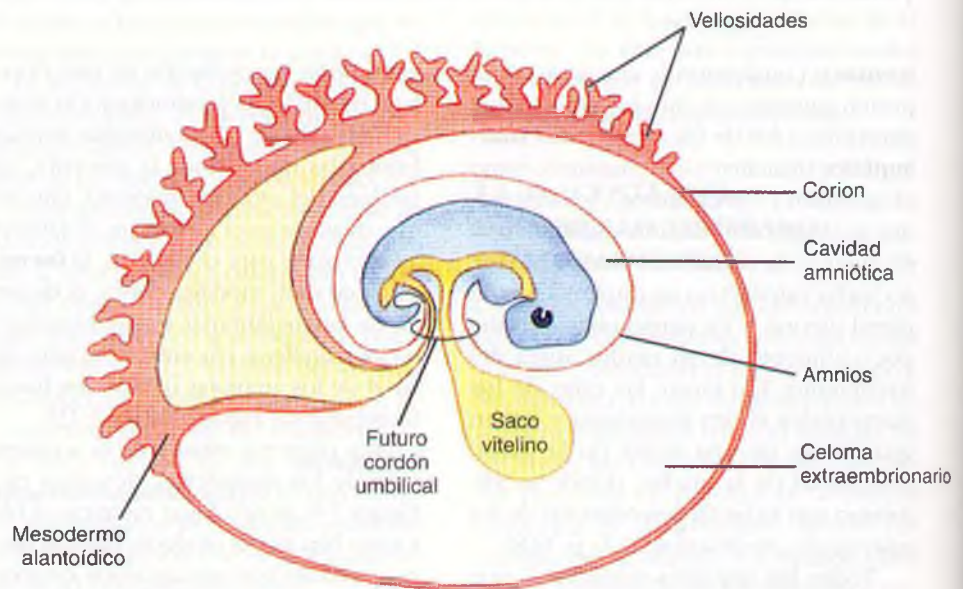
Dado que el embrión de los mamíferos está protegido y alimentado por la placenta en vez de nutrirse del vitelo almacenado, ¿qué ocurre con las cuatro membranas extraembrionarias que ha heredado de los primeros amniotas? El amnios permanece sin modificar y es una cubierta acuática protectora en la que flota el embrión. El saco vitelino persiste, aunque no contiene vitelo. Ahora tiene una nueva función: durante la primera parte del desarrollo es la fuente de células que dan lugar a las células sanguíneas y los linfocitos.

Estas células nodriza posteriormente emigran al interior del embrión en desarrollo. Las otras dos membranas, alantoides y corion, se destinan totalmente a nuevas funciones. El alantoides pronto deja de utilizarse como almacén de residuos metabólicos. En lugar de esto deviene el **cordón umbilical** que relaciona física y funcionalmente al embrión con la placenta. El corion, por otro lado, forma la mayor parte de la placenta misma.

El embrión crece rápidamente y, al final de la cuarta semana de desarrollo,

Una de las cuestiones más intrigantes que plantea la placenta es ¿por qué no es rechazada inmunológicamente por la madre? Tanto la placenta como el embrión son genéticamente extraños para la madre porque contienen proteínas (el llamado complejo principal de histocompatibilidad, p. 680) distintas a las suyas. Cabría esperar que los tejidos uterinos rechazaran el embrión al igual que la madre rechazaría un órgano trasplantado de su propio hijo. La placenta es el único trasplante extraño con éxito, o **alógrafa**, porque ha desarrollado medidas para suprimir la respuesta inmunitaria que aparecería normalmente contra el feto por parte de la madre. Experimentos recientes sugieren que el corion produce proteínas y linfocitos que bloquean la respuesta inmunitaria normal al suprimir la formación de anticuerpos específicos por parte de la madre.

todos los principales órganos del cuerpo han comenzado a formarse. En ese momento el embrión mide unos 5 mm y pesa 0,02 g. Durante las dos primeras semanas de desarrollo (el **período germinal**) el embrión es bastante resistente a las influencias externas. Sin embargo, durante las siguientes 8 semanas, cuando se van a conformar la mayoría

**Figura 7-23**

Esquema general de las membranas extraembrionarias de un mamífero, que muestra su desarrollo paralelo al del pollo (compárese con la Figura 7-21). La mayor parte de las membranas extraembrionarias de los mamíferos han sido redirigidas hacia nuevas funciones.

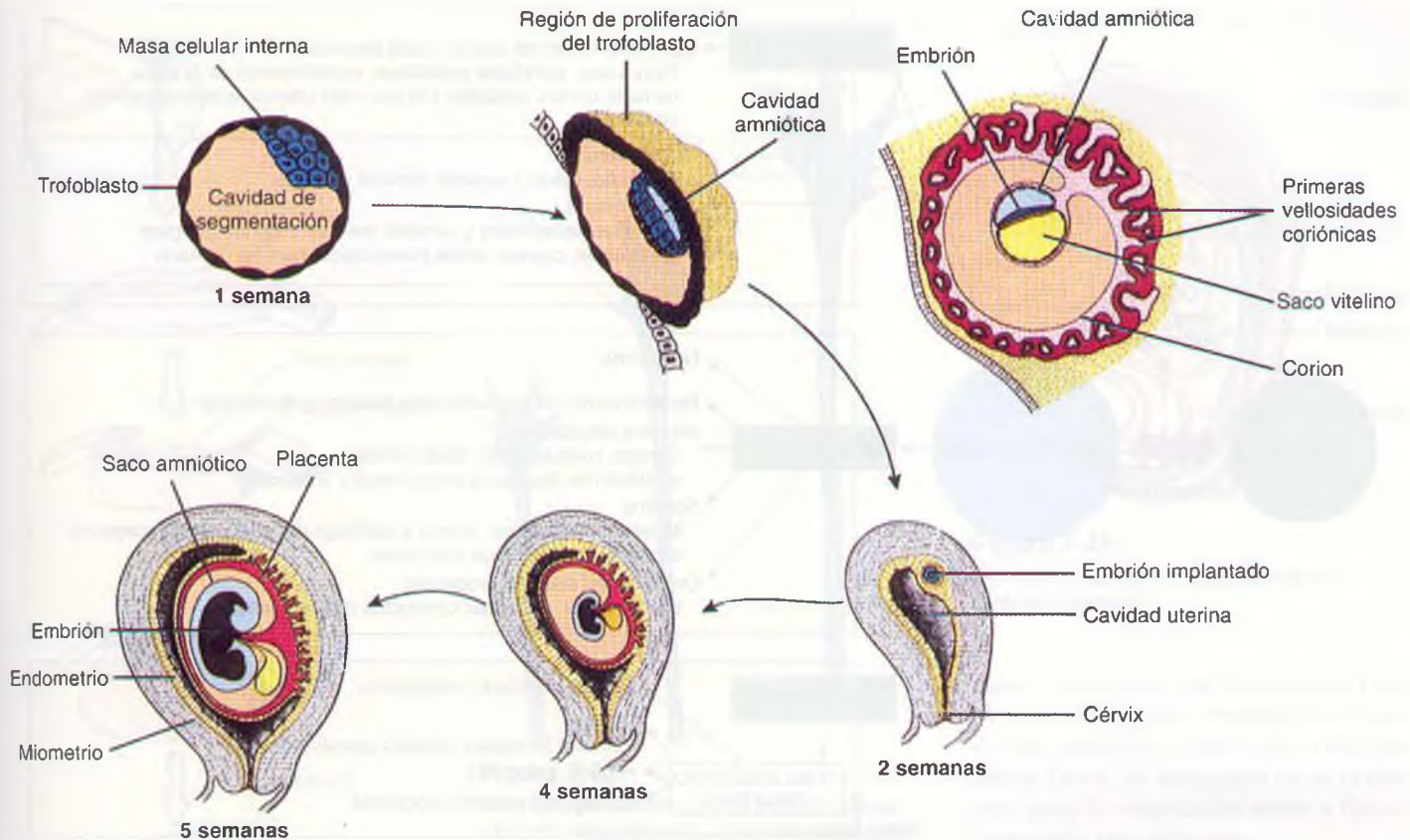


Figura 7-24

Desarrollo inicial del embrión humano y sus membranas extraembrionarias.

de los órganos y se delimitará la forma del cuerpo (el **período embrionario**), el embrión es más sensible a alteraciones que pueden causar malformaciones (como la exposición al alcohol o las drogas tomados por la madre) que en cualquier otro período. El embrión pasa a ser **feto** aproximadamente a los 2 meses tras la fecundación. Esto inicia el **período fetal**, que es fundamentalmente una fase de crecimiento, aunque algunos sistemas de órganos (especialmente los sistemas nervioso y endocrino) continúan su desarrollo. El feto crece desde aproximadamente 28 mm y 2,7 g a los 60 días hasta unos 350 mm y 3000 g a término (9 meses).

FORMACIÓN DE ÓRGANOS Y SISTEMAS

DERIVADOS DEL ECTODERMO: SISTEMA NERVIOSO Y CRECIMIENTO DE LOS NERVIOS

Durante la gastrulación se forman las tres capas germinales. Se diferencian, como

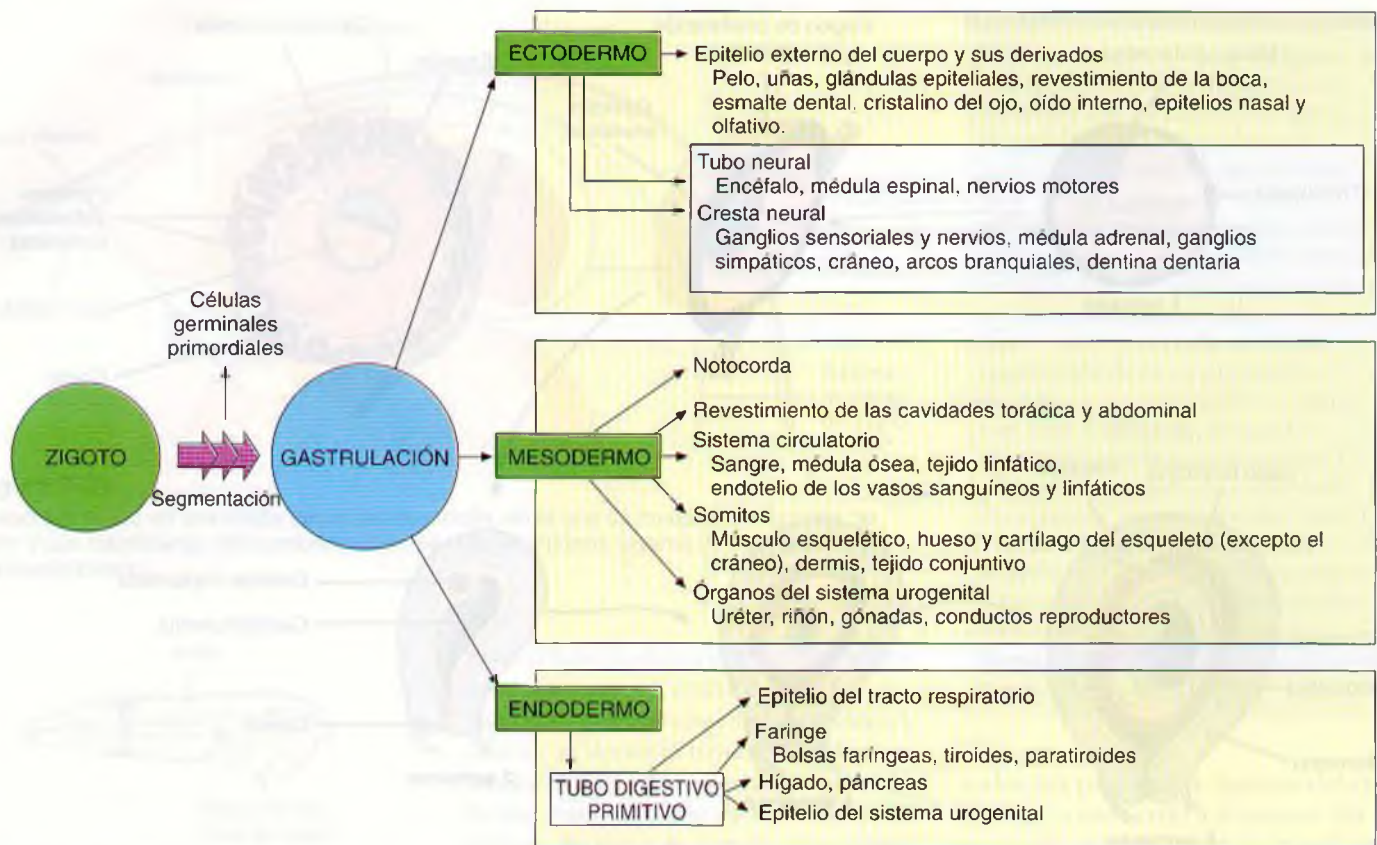
ya se ha visto, primero en una masa celular primordial y luego en órganos y tejidos específicos. Durante este proceso, las células quedan progresivamente com-

La asignación de las capas embrionarias tempranas a «hojas embrionarias» específicas es más bien una conveniencia de los embriólogos, que no tiene que ver con el embrión en sí. Aunque las tres hojas embrionarias normalmente se diferencian en los tejidos y órganos que se describen aquí, no es la propia hoja embrionaria la que determina la diferenciación, sino más bien la precisa posición de una célula embrionaria con respecto a otras células.

prometidas hacia su diferenciación específica. Los derivados de las tres capas aparecen en la Figura 7-25.

El encéfalo, la médula espinal y casi todas las estructuras epiteliales del cuerpo derivan del ectodermo primitivo, y están entre los primeros órganos que aparecen. Inmediatamente sobre la notocor-

da, el ectodermo se engruesa para formar la **placa neural**. Los bordes de esta placa sobresalen, se pliegan y se unen por encima formando un largo tubo: el **tubo neural**. Este tubo da lugar a la mayor parte del sistema nervioso: anteriormente se ensancha y se diferencia en el encéfalo y los nervios craneales; posteriormente forma la médula espinal y los nervios motores. La mayor parte del sistema nervioso periférico deriva de las **células de la cresta neural**, que emigran antes de que el tubo neural se cierre (Figura 7-26). Entre la multitud de tipos celulares y estructuras diferentes que se originan en la cresta neural están parte de los nervios craneales, células de pigmento, cartílago y huesos de la mayor parte del cráneo, incluidas las mandíbulas, ganglios del sistema nervioso autónomo, médula de las glándulas adrenales y contribuciones a otros diversos órganos endocrinos. El tejido de la cresta neural es exclusivo de los vertebrados y fue probablemente de vital importancia en la evolución del cráneo y las mandíbulas de este grupo.

**Figura 7-25**

Derivados de las capas embrionarias en los mamíferos

¿Cómo se forman los miles de millones de axones en el cuerpo? ¿Qué es lo que dirige su formación? Los biólogos estuvieron intrigados con estas preguntas, que no parecen tener fácil respuesta. Puesto que un axón único puede alcanzar más de un metro de longitud (por ejemplo, los nervios motores que corren desde la médula hasta los dedos de los pies) parecía imposible que una sola célula pueda alargarse de esta forma. Se pensó que la fibra nerviosa crecía a partir de una serie de puentes protoplásmicos preformados a lo largo de su camino. La respuesta tuvo que esperar al desarrollo de uno de los más poderosos instrumentos de que disponen los biólogos: la técnica del cultivo celular.

En 1907, el embriólogo Ross G. Harrison descubrió que podía mantener neuroblastos (células nerviosas embrionarias) vivos durante semanas fuera del cuerpo, colocándolos en una gota de linfa de rana pendiente de la parte inferior de un cubreobjetos. Observando a los nervios crecer diariamente, comprobó que cada fibra nerviosa procedía de una sola célula.

A medida que las fibras se prolongan, los materiales para su crecimiento fluyen del centro del axón hacia el extremo en crecimiento, donde se incorporan en el nuevo protoplasma.

La segunda cuestión —¿qué es lo que dirige el crecimiento del nervio?— ha tardado más en desvelarse. Una opinión que se aceptó bien entrados los años 40 fue la de que el crecimiento del nervio es un proceso difuso y aleatorio. Se creyó que el sistema nervioso se formaba como un entramado equipotencial o página en blanco, que podría más tarde adquirir forma para usarse en un sistema funcional. El sistema nervioso parecía increíblemente complejo para pensar que las fibras nerviosas pudieran encontrar su camino selectivamente hacia tantos destinos predeterminados. ¿Sin embargo, parece que esto es exactamente lo que hacen! Trabajos recientes sobre el sistema nervioso de invertebrados indican que cada uno de los miles de millones de axones nerviosos adquiere una ficha de identificación química que, de algún modo, lo dirige correctamente a lo largo

de la vía adecuada. Hace muchos años, Harrison observó que un axón en formación terminaba en un «cono de crecimiento», a partir del cual se extienden gran cantidad de finas prolongaciones pseudopodiales que forman numerosos filamentos o filopodios (Figura 7-27). Investigaciones recientes han demostrado que el cono de crecimiento está dirigido por un conjunto de moléculas-guía, secretadas a lo largo de su ruta y por el destino final del axón. Este sistema de

La técnica de cultivo de tejidos desarrollada por Ross G. Harrison es actualmente muy utilizada por científicos de todos los campos de la investigación biomédica, y no solamente por los embriólogos. El gran impacto de esta técnica se ha producido en los últimos tiempos. Harrison fue dos veces candidato al Premio Nobel (1917 y 1933), pero nunca le fue otorgado porque, irónicamente, se pensó que el método de cultivo de tejidos tenía «bastante poca importancia».

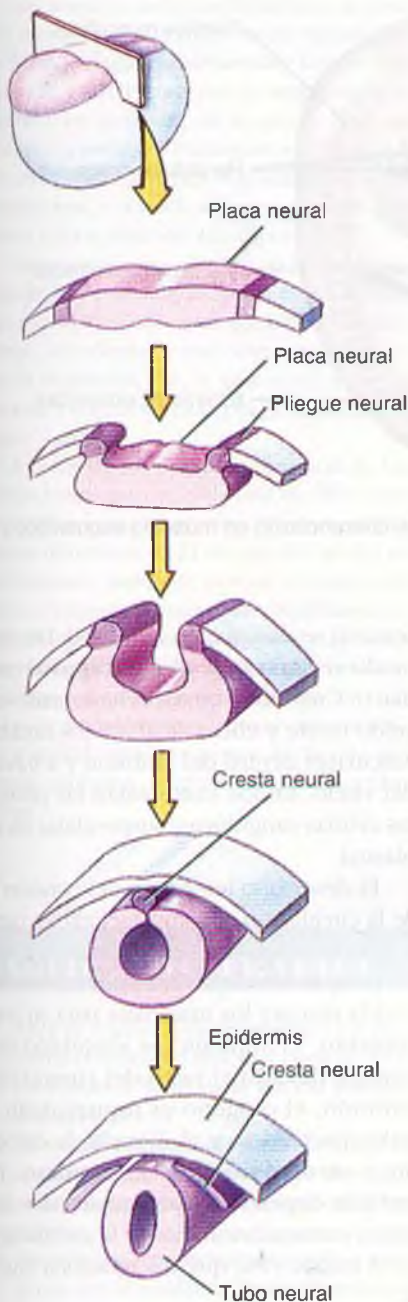


Figura 7-26
Desarrollo del tubo y cresta neurales a partir de la placa neural ectodérmica (sección transversal).

indicadores químicos que debe, obviamente, estar dirigido genéticamente, es precisamente un ejemplo de la precisión asombrosa que caracteriza al proceso completo de diferenciación.

DERIVADOS DEL ENDODERMO: TUBO DIGESTIVO Y ARCOS BRANQUIALES

En el embrión de rana, el intestino primitivo aparece durante la gastrulación

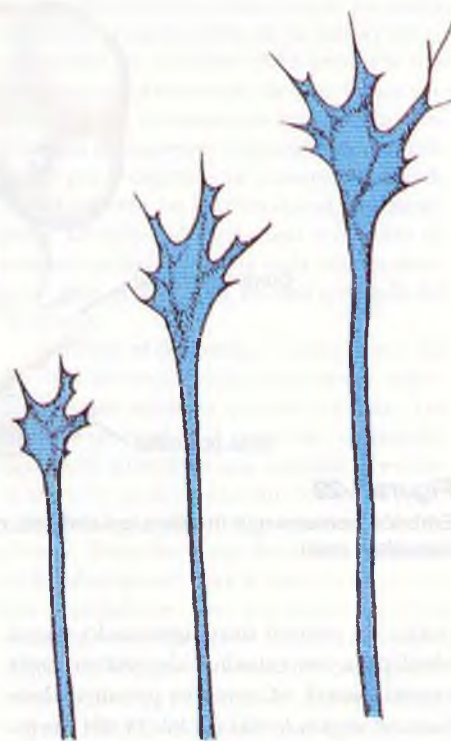


Figura 7-27
Cono de crecimiento en el extremo de un axón en alargamiento. Los materiales para el crecimiento fluyen del axón al cono de crecimiento del cual se extienden numerosas formaciones pseudopodiales filiformes. Parece ser que éstas sirven como un sistema de guía de avance para el desarrollo.

al formarse la cavidad interna, o **arquenteron**. A partir de esta cavidad endodérmica simple se desarrolla el revestimiento del tracto digestivo, de la faringe, de los pulmones, de la mayor parte del hígado y el páncreas, de las glándulas tiroides y paratiroides y el timo (Figura 7-25).

El **tubo digestivo** se forma a partir del intestino primitivo y constituye un reborde que sobresale del saco vitelino por crecimiento y repliegue de la pared del cuerpo (Figura 7-28). Los extremos de ese tubo se abren al exterior y están revestidos de ectodermo, mientras que el resto del tubo lo está por el endodermo. Los **pulmones**, el **hígado** y el **páncreas** surgen del intestino anterior.

Entre los más intrigantes derivados del tracto digestivo se encuentran los arcos (branquias) y bolsas faríngeas que hacen su aparición en las primeras etapas embrionarias de todos los vertebrados (Figura 7-20). En los peces, los arcos branquiales se desarrollan como bran-

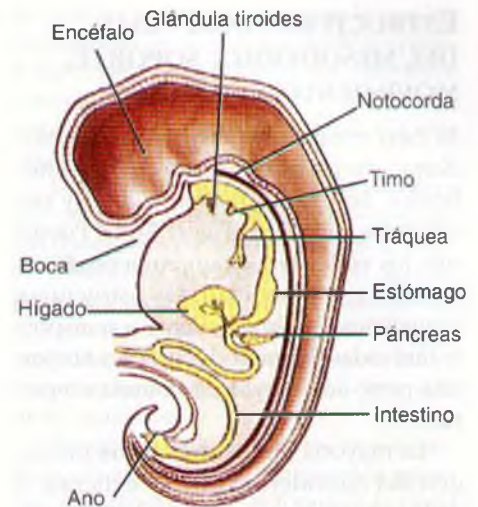


Figura 7-28
Derivados del tracto digestivo de un embrión humano

quias y estructuras que las soportan y que sirven como órganos respiratorios. Cuando los primitivos vertebrados colonizaron la Tierra, las branquias no se podían usar para la respiración aérea y fueron sustituidas por pulmones.

¿Por qué entonces persisten los arcos branquiales en los embriones de los vertebrados terrestres? Verdaderamente, no para la conveniencia de los biólogos, quienes han usado estas y otras estructuras embrionarias para reconstruir las genealogías de los vertebrados. Aunque los arcos branquiales no sirven para la función respiratoria ni en los embriones ni en los adultos de los vertebrados terrestres, permanecen como primordios necesarios para una gran variedad de otras estructuras. Por ejemplo, el primer arco y su saco revestido de endodermo (el espacio entre dos arcos adyacentes) forman las mandíbulas superior e inferior y el oído interno de los vertebrados superiores. La segunda, tercera y cuarta bolsas branquiales contribuyen a formar las amígdalas, las glándulas paratiroides y el timo. Así pues, podemos comprender por qué los arcos branquiales y otras estructuras de los peces aparecen en los embriones precoces de los mamíferos. La función original se ha perdido, pero las estructuras se conservan para nuevos usos. Éste es el gran conservadurismo de las primeras etapas del desarrollo embrionario, que así nos han proporcionado una historia evolutiva abreviada.

ESTRUCTURAS DERIVADAS DEL MESODERMO: SOPORTE, MOVIMIENTO Y CORAZÓN

La capa embrionaria intermedia, el mesodermo, forma el esqueleto de los vertebrados, las estructuras musculares y circulatorias y el riñón (Figura 7-25). Puesto que los vertebrados han aumentado en tamaño y complejidad, las estructuras esqueléticas, del movimiento y transporte derivadas del mesodermo constituyen una parte aún mayor de la masa corporal.

La mayoría de los **músculos** proceden del mesodermo que se extiende a cada lado de la cuerda dorsal (Figura 7-29). Este mesodermo se divide en series longitudinales de somitos (38 en la especie humana) que por delaminación, fusión y migración se convierten en los músculos del cuerpo y partes axiales del esqueleto. Las **extremidades** aparecen como yemas que se forman a los lados del cuerpo. Los dedos de los pies y manos se forman como salientes de estas yemas.

Aunque el mesodermo primitivo aparece después del ectodermo y el endodermo, da lugar al primer órgano funcional: el corazón embrionario. Guiados por el endodermo subyacente, grupos de células mesodérmicas precordíacas se desplazan igual que amebas hasta una posición central, con el tubo digestivo primitivo por debajo y el tubo neural por encima (Figura 7-12, p. 112). Aquí se establece el corazón, al principio como un tubo fino y sencillo.

Incluso mientras las células se están agrupando, se hacen evidentes las primeras contracciones. En el embrión de

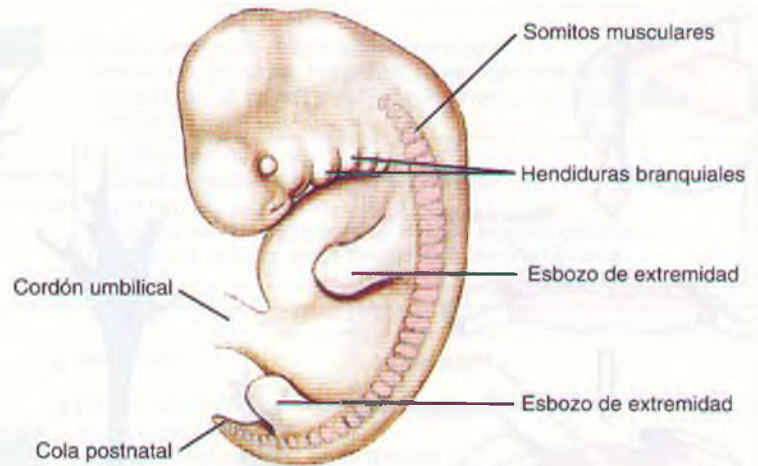


Figura 7-29

Embrión humano que muestra los somitos, que se diferenciarán en músculo esquelético y esqueleto axial.

pollo, un animal muy apreciado y casi ideal para los estudios de embriología experimental, el corazón primitivo late hacia el segundo día de los 21 del período de incubación; empieza a latir antes de que se hayan formado verdaderos vasos sanguíneos y antes de que haya sangre que bombear. A medida que se desarrolla un primordio de ventrículo, las contracciones espontáneas de las células se combinan en un latido débil pero rítmico. Después, conforme el atrio se forma detrás del ventrículo, seguido por el desarrollo del seno venoso detrás del atrio, el corazón se acelera. Cada nueva cámara del corazón tiene un latido intrínseco que es más rápido que el de su predecesora.

Finalmente, un área especializada del músculo cardíaco, llamada **nodo atrio-sinusal** da lugar al seno venoso y toma la completa dirección del latido (el papel del nodo atriosinusal en la excitación del

corazón se describe en la p. 689). De este modo se constituye el **marcapasos** cardíaco. Cuando el corazón ha logrado un latido fuerte y eficaz se abren los canales vasculares dentro del embrión y a través del vitelo. En los vasos están las primeras células sanguíneas, suspendidas en el plasma.

El desarrollo temprano del corazón y de la circulación son imprescindibles para la continuación del desarrollo embrionario porque, sin circulación, el embrión no podría obtener los materiales para su crecimiento. El alimento es absorbido del vitelo y llevado al resto del cuerpo del embrión; el oxígeno es transportado a todos los tejidos, y el dióxido de carbono y otros desechos se expulsan. El embrión depende totalmente de estos sistemas extraembrionarios, y la circulación es el enlace vital que los relaciona entre sí.

Resumen

La biología del desarrollo se ocupa de la aparición del orden y la complejidad durante el desarrollo de un nuevo individuo a partir de un huevo fecundado, y del control de este proceso. El primitivo concepto de la preformación del siglo XVIII dio paso a la teoría de la epigenesis, que mantiene que el desarrollo es la aparición progresiva de nuevas estructuras que surgen como producto de un desarrollo anterior. La fecundación de un óvulo por un espermatozoide restablece el número diploide de cromosomas y activa el desarrollo del huevo. Tanto

el óvulo como el espermatozoide han desarrollado mecanismos que facilitan una fecundación eficaz. El espermatozoide es, en esencia, un núcleo haploide muy condensado provisto de un flagelo locomotor. Muchos óvulos liberan atrayentes químicos para el espermatozoide, y la mayoría posee receptores de superficie que reconocen solamente a los espermatozoides de su misma especie; todos presentan mecanismos para impedir la polispermia.

Durante la segmentación, el cigoto se divide rápidamente y, en general, de forma sin-

crónica, produciendo una blástula multicelular. La segmentación está en gran manera influida por la cantidad y distribución del vitelo en el huevo. Los huevos con poco vitelo, como los de la mayoría de los invertebrados marinos, se dividen por completo (holoblásticos) y generalmente presentan un desarrollo indirecto, con un estado larvario entre el embrión y el adulto. Los huevos con vitelo abundante, como los de las aves, se dividen sólo parcialmente (meroblásticos) y no suelen tener etapa larvaria.

Los animales metazoos bilaterales se pueden dividir en dos grandes líneas basándose en diversos rasgos del desarrollo. Los protóstomos se caracterizan por la segmentación espiral y en mosaico, en la que la boca se forma en o cerca del blastoporo embrionario. Los deuteróstomos tienen segmentación radial y reguladora, y la boca se forma después que el ano y no a partir del blastoporo.

En la gastrulación, las células de la superficie del embrión migran hacia el interior de éste para formar las capas germinales (endodermo, ectodermo y mesodermo). Al igual que la segmentación, la gastrulación se ve afectada en gran medida por la cantidad de vitelo.

A pesar de los distintos destinos de las células embrionarias, cada una de ellas contiene un genoma completo, y por tanto, la misma información. El desarrollo inicial es estrictamente maternal, porque el córtex del huevo contiene determinantes citoplásmicos, establecidos durante la ovogénesis, que dirigen el desarrollo durante la segmentación. Conforme se acerca la gastrulación, el control pasa gradualmente de maternal a zigótico, a medida que los genes nucleares del propio embrión comienzan a transcribir RNAm.

La diferenciación armoniosa de los tejidos depende en gran parte de la inducción, o capacidad de un tejido para producir una respuesta en el desarrollo de otro. En los vertebrados, los movimientos celulares que establecen el arquetipo corporal están coordinados por el organizador primario, localizado en los anfibios en el labio dorsal del blastoporo. La inducción guía una secuencia de sucesos locales, en el que cada caso es necesario para el siguiente, en una jerarquía del desarrollo.

Durante el desarrollo, ciertas partes del genoma de cada célula se expresan, mientras que las restantes quedan anuladas. Los genes expresados al inicio del desarrollo producen proteínas que regulan la expresión de los genes subordinados en la jerarquía del desarrollo. Un grupo de genes de control, llamados genes *homeobox*, contiene la información para la síntesis de proteínas reguladoras, con segmentos de DNA altamente conservativos, llamados *homeodomínios*. Los genes *homeobox* controlan la subdivisión del embrión en distintos destinos del desarrollo a lo largo del eje antero-posterior.

El estado de postgastrula del desarrollo de los vertebrados representa una importan-

te convergencia morfológica, en la que los vertebrados con mandíbulas, desde los peces hasta la especie humana, tienen caracteres comunes. Conforme avanza el desarrollo, estos rasgos van haciéndose cada vez más característicos de la especie.

Los amniotas son vertebrados terrestres que desarrollan membranas extraembrionarias durante su vida como embriones. Las cuatro membranas son amnios, corion, alantoides y saco vitelino, cada una de ellas con una función específica de soporte vital para el embrión que se desarrolla dentro de un huevo (como en los reptiles y las aves) o dentro del útero (mamíferos).

El embrión de los mamíferos es alimentado mediante la placenta, una compleja estructura materno-fetal que se forma en la pared uterina. Durante la gestación, la placenta se transforma en un órgano independiente, nutritivo, endocrino y regulador para el embrión.

Las hojas embrionarias formadas en la gastrulación se diferencian en tejidos y órganos. El ectodermo da lugar a la piel y al sistema nervioso; el endodermo se convierte en el tubo digestivo, la faringe, los pulmones y ciertas glándulas, y del mesodermo se formarán los sistemas muscular, esquelético, circulatorio y excretor.

Cuestionario

1. ¿Qué se conoce por epigénesis? En qué difería el concepto de epigénesis de Kaspar Friedrich Wolff de la noción anterior de preformación?
2. ¿Cómo se prepara el óvulo durante la ovogénesis para la fecundación? ¿Por qué esta preparación es esencial para el desarrollo?
3. Describa los acontecimientos que se producen tras el contacto de un espermatozoide con un óvulo. ¿Qué es la polispermia y cómo se evita?
4. ¿Qué se conoce por «activación»?
5. ¿Cómo afecta la cantidad de vitelo a la segmentación? Compare las de una estrella de mar y un ave. ¿Qué es el desarrollo indirecto?
6. ¿Cuál es la diferencia entre la segmentación radial y la espiral?
7. ¿Cuáles son los rasgos distintivos del desarrollo de las dos grandes líneas de animales bilaterales, los Protóstomos y los Deuteróstomos?
8. ¿Cuándo y cómo se establece la polaridad del cuerpo en los huevos de los anfibios?
9. Utilizando el embrión de una estrella de mar como ejemplo, describa la gastrulación. Explique cómo la masa inerte de vitelo afecta a la gastrulación en los embriones de mamíferos y aves.
10. ¿Cuál es la diferencia entre el origen esquizocélico y el enterocélico de la cavidad del cuerpo?
11. Describa dos aproximaciones experimentales diferentes que sirvan como prueba de la equivalencia nuclear en los embriones animales.
12. ¿Qué se conoce por «inducción» en el sentido usado en embriología? Describa el famoso experimento de Spemann y Mangold, y explique su trascendencia.
13. ¿Qué son los genes homeóticos y qué es la «homeobox» que contienen? ¿Qué tienen de particular las proteínas codificadas en estos genes? ¿Por qué se dice que estos genes y sus proteínas correspondientes son «altamente conservadoras»?
14. ¿Cuál es la prueba embrionaria de que los vertebrados comparten un antecesor evolutivo?
15. ¿Cuáles son las cuatro membranas extraembrionarias del huevo amniótico de aves y reptiles y cuál es la función de cada una de ellas?
16. ¿Cuál es el destino de las cuatro membranas extraembrionarias del huevo amniótico de los mamíferos placentarios?
17. Explique qué tiene que ver el «cono de crecimiento» que observó Ross Harrison en el extremo de fibras nerviosas en crecimiento, con la dirección de éste.
18. Cite dos sistemas orgánicos derivados de cada una de las tres capas embrionarias.

Bibliografía

- Browder, L. W., C. A. Erickson, and W. R. Jeffery. 1991. Developmental biology, ed. 3. Philadelphia, Saunders College Publishing. *Descripción exhaustiva del desarrollo y sus procesos. Muy bien estructurado, es uno de los textos más comprensibles.*
- De Robertis, E. M., O. Guillermo, and C. V. E. Wright. 1990. Homeobox genes and the vertebrate body plan. *Sci. Am.* **253**:46-52 (July). *Explica la función de los genes homeóticos al establecer el esquema corporal de la mosca de la fruta.*
- Gehring, W. J. 1985. The molecular basis of development. *Sci. Am.* **253**:153-162 (Oct.). *Explica el papel de los genes homeóticos en el desarrollo de la mosca de la fruta.*
- Gilbert, S.F. 1994. Developmental biology, ed. 4. Sunderland, Massachusetts, Sinauer Associates. *Combina aspectos descriptivos y mecanicistas; buena selección de ejemplos de muchos grupos animales.*
- Goodman, C. S., and M. J. Bastiani. 1984. How embryonic nerve cells recognize one another. *Sci. Am.* **251**:58-66 (Dec.). *Investigaciones realizadas con larvas de insectos muestran que durante el desarrollo de las neuronas se siguen rutas bastante específicas.*
- McGinnis, W., and M. Kuziora. 1994. The molecular architects of body design. *Sci. Am.* **270**:58-66 (Feb.). *Describe los mecanismos moleculares casi idénticos que definen la forma del cuerpo en todos los animales.*
- Slack, J. M. W. 1991. From egg to embryo: regional specification in early development, ed. 2. New York, Cambridge University Press. *Énfasis en la formación de modelos; enfoque comparado.*
- Wolpert, L. 1991. The triumph of the embryo. Oxford, Oxford University Press. *Escrito para los no especialistas, este libro proporciona detalles y profundidad para todos los biólogos interesados en el desarrollo de la vida.*

8

Los principios de la Genética



Un código para toda la vida

El principio de la transmisión hereditaria es la clave central de la vida sobre la Tierra: todos los organismos heredan de sus progenitores la organización estructural y funcional. Lo que hereda la descendencia no es exactamente una copia de los padres, pero sí el paquete de instrucciones codificadas que dan lugar a la expresión de un organismo particular. Estas instrucciones existen en forma de genes, que son las unidades fundamentales de la herencia. Uno de los grandes triunfos de la Biología moderna fue el descubrimiento de la naturaleza de esas instrucciones codificadas en los genes, realizado en 1953 por James Watson y Francis Crick. A este hecho le siguió el descubrimiento del modo por el cual

este código se traduce en la expresión de los caracteres. El material genético (ácido desoxirribonucleico, DNA) está formado por bases nitrogenadas dispuestas sobre un eje de unidades de fosfato azucarado. El código genético se basa en el orden lineal de la secuencia de bases en la cadena de DNA.

Debido a que las moléculas de DNA se autorreplican al pasar de una generación a otra, las variaciones genéticas se pueden heredar una vez que se han producido. Tales alteraciones moleculares, denominadas mutaciones, son la causa definitiva de la variación (diversidad) biológica y la materia prima de la evolución. ■

Un principio básico de la teoría evolutiva moderna es que los organismos heredan su diversidad de forma, función y comportamiento a través de modificaciones hereditarias de las líneas evolutivas preexistentes de antecesores. Ello significa que todos los linajes de plantas y animales están emparentados por descendencia de grupos ancestrales comunes más simples.

La herencia establece la continuidad de las formas de vida. Aunque ascendientes y descendientes en una generación concreta puedan parecer distintos, existe, sin embargo, una semejanza básica que se transmite de generación en generación en cualquier especie de planta o animal. En otras palabras, «lo semejante engendra lo semejante». Con todo, los hijos no son réplicas exactas de sus padres. Algunos de sus rasgos muestran semejanzas con un progenitor o con ambos, pero también aparecen otros que no se encuentran en ninguno. Lo que un individuo realmente hereda de sus padres es cierto tipo de organización germinal (**genes**) que, bajo la influencia de factores ambientales, guía la secuencia ordenada de la diferenciación desde el óvulo fecundado hasta el ser humano, que lleva las características físicas únicas, tal y como las vemos. Cada generación lega a la siguiente las instrucciones necesarias para mantener la continuidad de la vida.

El gen es la entidad unitaria de la herencia, la base germinal de cada característica que aparece en un organismo. El estudio de lo que son los genes y cómo funcionan constituye la Genética, ciencia que trata sobre las causas que subyacen a la *semejanza*, como se observa en la gran fidelidad de la reproducción, y a la *variación*, que constituye la materia prima de la evolución orgánica. La Genética ha demostrado que todas las formas de vida utilizan el mismo sistema de almacenar información, de transferirla y de traducirla, con lo que ha proporcionado una explicación tanto para la estabilidad de todo lo vivo como para su probable descendencia de una forma ancestral común. Este es uno de los conceptos unificadores más importantes de la biología.

LAS INVESTIGACIONES DE MENDEL

El primero en formular los principios cardinales de la herencia fue Gregor Johann Mendel (1822-1884) (Figura 8-1 y p. 17),

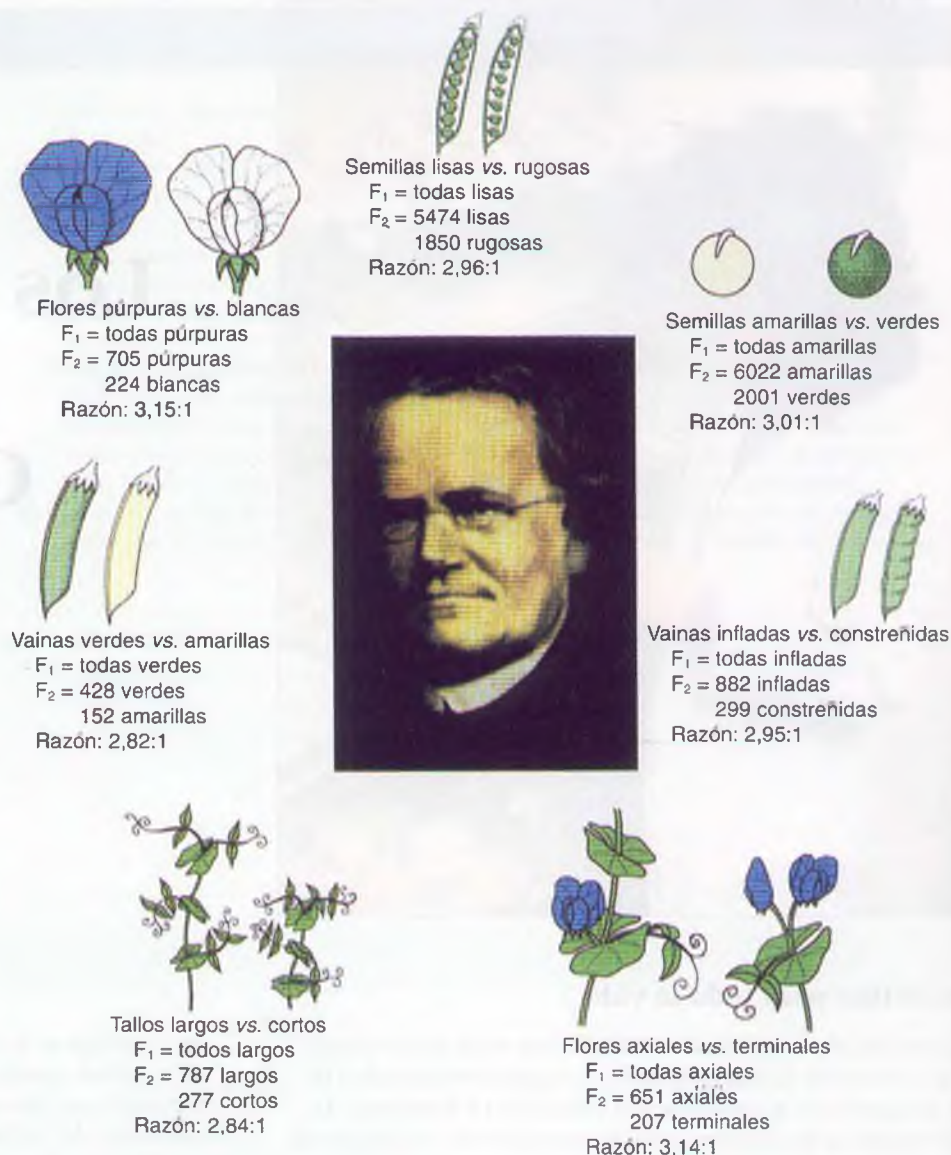


Figura 8-1

Siete experimentos en los cuales Gregor Mendel basó sus postulados. Estos son los resultados de cruces monohíbridos para la primera y segunda generación.

que vivió con los monjes agustinos en Brünn (Brno), Moravia. En aquel tiempo, Brünn formaba parte de Austria, pero ahora se encuentra en el centro de la República Checa. Mientras llevaba a cabo experimentos de cultivo en un pequeño jardín de monasterio entre 1856 y 1864, Mendel examinó minuciosamente la progenie de muchos miles de plantas. Él enunció de forma simple y elegante las leyes que rigen la transmisión de los caracteres de los progenitores a sus descendientes. Sus descubrimientos, publicados en 1866, fueron de gran importancia, apareciendo inmediatamente tras la publicación de *El origen de las especies* de Darwin. Sin embargo, sus hallazgos

permanecieron despreciados y olvidados hasta 1900, unos 35 años después de haber llevado a cabo el trabajo y 16 años tras la muerte de Mendel.

Las observaciones clásicas de Mendel se basaron en el guisante de jardín porque los jardineros lo habían cultivado, durante mucho tiempo, como razas puras mediante una cuidadosa selección. Por ejemplo, algunas variedades eran manifiestamente enanas, mientras que otras eran altas. Una segunda razón para elegir los guisantes fue que se autofecundaban, pero también se podían cruzar. Para simplificar el problema, Mendel escogió características sencillas y fuertemente contrastadas, evitando cuidadosamente

aquellas que fueran meramente cuantitativas o intermedias. Seleccionó pares de caracteres contrastados como son plantas altas-plantas enanas, semillas lisas-semillas rugosas (Figura 8-1).

Al no reseñar hallazgos conflictivos, que probablemente deben haber surgido como lo hacen en cualquier investigación original, Mendel ha sido acusado de «preparar» o amañar sus resultados. El hecho es, sin embargo, que él evitó cuidadosamente el material ambiguo y se concentró en el mensaje central, lo que todavía hoy se considera como un logro ejemplar en el análisis experimental.

Mendel cruzó plantas con uno de estos caracteres con plantas que poseían el carácter contrario. Lo hizo extirpando los estambres de una flor para evitar la autofecundación, y colocando en el estigma de ésta polen de la flor de la planta con el carácter opuesto. También evitó que las flores del experimento fueran polinizadas por otros medios, como el viento o los insectos. Cuando la planta fecundada por cruce daba semillas, observaba el tipo de plantas (híbridos) que crecían a partir de esas semillas. Posteriormente, cruzó estos híbridos entre sí para observar qué ocurriría.

Mendel no sabía nada de la base citológica de la herencia, ya que los cromosomas y los genes eran desconocidos para él. Aunque podemos admirar la inteligencia de Mendel en su descubrimiento de los principios de la herencia sin tener conocimiento de los cromosomas, estos principios son ciertamente más fáciles de entender si estudiamos primero el comportamiento cromosómico, especialmente en la meiosis (p. 87).

En los animales con reproducción sexual, los gametos (óvulos y espermatozoides, p. 89) son responsables de proporcionar la información genética a la descendencia. La explicación científica de los principios genéticos requirió el estudio de las células germinales y su comportamiento, lo que significó trabajar hacia atrás desde ciertos resultados patentes de la herencia hasta los mecanismos responsables de tales resultados. Pronto se sospechó que el núcleo de las células sexuales encerraba el secreto del proceso. Esto se aplicó especialmente a

los **cromosomas** (p. 56), ya que éstos resultaron ser las únicas entidades que se transmitían en cantidades iguales de los parentales a la descendencia.

Cuando se redescubrieron las leyes de Mendel en 1900, quedó patente su paralelismo con el comportamiento citológico de los cromosomas. Experimentos posteriores demostraron que el mecanismo de la herencia se podía asignar definitivamente a los cromosomas. El siguiente problema fue averiguar cómo afectaban los cromosomas al patrón hereditario.

LEYES MENDELIANAS DE LA HERENCIA

PRIMERA LEY DE MENDEL

La **ley de la segregación** de Mendel establece que *en la formación de los gametos, los factores pares que afectan a un fenotipo (características aparentes) se segregan de forma independiente*. En uno de sus experimentos originales, Mendel polinizó plantas altas de raza pura con el polen de plantas enanas de raza pura. Por tanto, los caracteres visibles, o **fenotipos**, eran alto y enano. Encontró que toda la progenie, la primera generación (F_1), era alta, tanto como los progenitores altos del cruce. El cruce recíproco —plantas enanas polinizadas con plantas altas— produjo el mismo resultado. Esto siempre ocurría con independencia de la forma de realizar el cruce. Obviamente, este tipo de herencia no era una mezcla de dos caracteres, ya que ningún individuo de la progenie resultó de tamaño intermedio.

A continuación, Mendel autofecundó las plantas altas de la F_1 y se produjo una progenie de varios cientos de individuos, la segunda generación (F_2). Esta vez aparecieron plantas *tanto* altas como enanas. De nuevo no había mezcla (no había plantas de tamaño intermedio), pero la aparición de plantas enanas a partir de plantas parentales altas era sorprendente. El carácter enano, presente en los abuelos pero no en los padres, había reaparecido. Cuando contó el número real de plantas altas y enanas de la generación F_2 , descubrió que había casi exactamente tres veces más plantas altas que enanas.

Mendel repitió entonces este experimento con los otros seis caracteres opuestos que había escogido y, en cada caso, obtuvo proporciones muy próximas a 3:1

(Figura 8-1). En este punto debió quedar claro para Mendel que estaba tratando con determinantes hereditarios para los caracteres opuestos que no se mezclaban al juntarse. Incluso aunque el carácter enano desapareció en la generación F_1 , reapareció íntegramente en la F_2 . Concluyó que las plantas de la generación F_1 llevaban determinantes (que él llamó «factores») de ambos progenitores, altos y enanos, a pesar de que sólo el carácter alto se expresó en la generación F_1 .

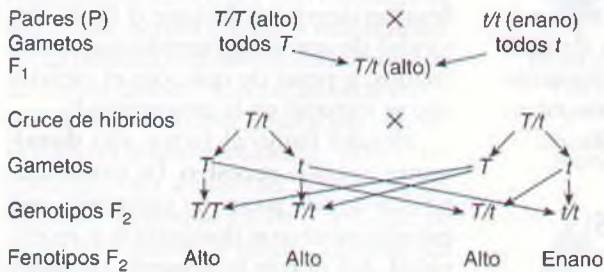
Mendel llamó al factor alto **dominante** y al bajo **recesivo**. De forma similar, los demás pares de caracteres que estudió mostraron dominancia y recesividad. Allí donde se presente un factor dominante, el recesivo no puede producir efecto. El factor recesivo aparecerá **solamente** cuando ambos factores sean recesivos o, en otras palabras, en condiciones puras.

Al representar sus cruces, Mendel utilizó letras como símbolos: los caracteres dominantes representados por letras mayúsculas y los caracteres recesivos por las correspondientes letras minúsculas. Los genetistas modernos todavía siguen esta costumbre. Así, los factores para plantas altas puras se podrían representar por T/T , los recesivos puros por t/t y los mixtos o híbridos de las dos plantas por T/t . La barra indica que los alelos están en cromosomas homólogos (los alelos son formas alternativas de los genes para el mismo carácter; Capítulo 6, p. 87). Cuando los gametos se unen en cualquier fecundación, se forma un cigoto. El cigoto lleva la constitución genética completa del organismo. Todos los gametos producidos por T/T deben ser necesariamente T , mientras que aquellos producidos por t/t deben ser t . Así, un cigoto producido por la unión de los dos debe ser T/t , un **heterocigoto**. Por otra parte, las plantas altas puras (T/T) y las plantas enanas puras (t/t) son **homocigotas**, lo que significa que los pares de factores (alelos) son iguales en los cromosomas homólogos. Un cruce que implique sólo a un par de caracteres opuestos se denomina **cruce monohíbrido**.

Como se ha mencionado anteriormente, en el cruce de plantas altas con plantas enanas había dos fenotipos: altas y enanas. De acuerdo con las fórmulas genéticas hay tres tipos *hereditarios*: T/T , T/t y t/t . Éstos son los llamados **genoti-**

pos. Un genotipo es una combinación alélica (T/T , T/t ó t/t) y el fenotipo es el aspecto del organismo (alto o enano).

En forma de diagrama, uno de los cruces originales de Mendel (plantas altas con plantas enanas) se podría representar como sigue:



En otras palabras, todas las combinaciones posibles de gametos F_1 en los zigotos de la F_2 producirán una proporción fenotípica 3:1 y una proporción genotípica 1:2:1. Es conveniente en tales cruces utilizar el método del cuadro diseñado por Punnett para representar las distintas combinaciones que resulten de un cruce. El siguiente esquema se podría aplicar en los cruces de la generación F_2 .

		Óvulos	
Polen		$\frac{1}{2} T$	$\frac{1}{2} t$
	$\frac{1}{2} T$	$\frac{1}{4} T/T$ (homocigoto alto)	$\frac{1}{4} T/t$ (híbrido alto)
	$\frac{1}{2} t$	$\frac{1}{4} T/t$ (híbrido alto)	$\frac{1}{4} t/t$ (homocigoto enano)

Razón: 3 altos por 1 enano

El siguiente paso fue muy importante, ya que capacitó a Mendel para probar su hipótesis de que todas las plantas contenían factores no miscibles procedentes de ambos progenitores. Autofecundó las plantas de la generación F_2 , esto es, fecundó el estigma de una flor con el polen de esa misma flor. Los resultados mostraron que las plantas enanas de la F_2 autopolinizadas producían solamente plantas enanas, mientras que un tercio de las plantas altas de la F_2 producían plantas altas y los otros dos tercios daban lugar a plantas tanto altas como enanas con una razón de 3:1, exactamente como lo habían hecho las plantas de la F_1 . Los genotipos y los fenotipos fueron como sigue:

Plantas F_2 : Altas $\left\{ \begin{array}{l} \frac{1}{4} T/T \xrightarrow{\text{Autofecundación}} \text{Todo } T/T \text{ (homocigotas altas)} \\ \frac{1}{2} T/t \xrightarrow{\text{Autofecundación}} 1 T/T : 2 T/t : 1 t/t \text{ (3 altas : 1 enana)} \end{array} \right.$

Enanas $\frac{1}{4} t/t \xrightarrow{\text{Autofecundación}} \text{Todo } t/t \text{ (homocigotas enanas)}$

Este experimento mostró que las plantas enanas eran puras, ya que siempre daban lugar a plantas enanas cuando se autofecundaban; las plantas altas eran tanto altas puras como altas híbridas. También demostró que el carácter enano, aunque desaparecía primero en las plantas de la F_1 , donde todas eran altas, aparecía de nuevo en las plantas de la F_2 .

Mendel razonó que los factores para la altura y el enanismo eran unidades que no se mezclaban cuando se daban juntas. La generación F_1 (la primera generación de híbridos o primera generación filial) contenía ambas unidades o factores, pero cuando estas plantas formaban sus células germinales, los factores se separaban de forma que cada célula germinal sólo poseía un factor. En una planta pura ambos factores eran iguales y en una híbrida eran diferentes. Mendel concluyó que las células germinales individuales eran siempre puras con respecto a un par de factores opuestos, incluso aunque las células germinales se formaran a partir de híbridos con ambos caracteres opuestos.

Esta idea constituyó la base para su ley de la segregación, que establece que siempre que dos factores aparecen juntos en un híbrido, se segregan en gametos distintos que son a su vez producidos por dicho híbrido. Cada factor o alelo que posee el progenitor pasa con igual frecuencia a los gametos. Hoy comprendemos que los factores se segregan porque hay dos alelos para el carácter, uno en cada cromosoma de un par homólogo, pero los gametos sólo reciben uno de cada en la meiosis.

La gran contribución de Mendel fue su visión cuantitativa de la herencia. Esto marca realmente el nacimiento de la Genética, y que antes de Mendel se pensaba que los caracteres se mezclaban como dos colores de pintura, un concepto que desafortunadamente anida todavía en la mente de muchos, y constituyó un problema para la teoría de la selección natural de Darwin cuando éste la propuso por primera vez (p. 16). Si los caracteres se mezclaran, la variabilidad

se habría perdido en la hibridación entre individuos. Con la herencia independiente, por otra parte, se retienen las diferentes variaciones, y se pueden barajar y reclasificar como las piezas de un juego de construcción.

Cruces prueba

Cuando uno de los alelos es dominante, los individuos heterocigotos son de fenotipo idéntico al de los individuos homocigotos para el alelo dominante. Por tanto, no se puede determinar el genotipo de estos individuos sólo con observar su fenotipo. Por ejemplo, en el experimento de Mendel de los caracteres alto y enano, es imposible determinar la constitución genética de las plantas altas de la generación F_2 mediante una mera inspección de las plantas. Las tres cuartas partes de esta generación son plantas altas, pero ¿cuáles son heterocigotas?

Para averiguarlo, como Mendel razonó, se cruzan los individuos problema con recesivos puros. Si las plantas altas son homocigotas, todas las plantas en dicho cruce prueba resultarán altas, así:

		Progenitores T/T (alto) \times t/t (enano)	
Polen		Óvulos	
		T	T
	t	T/t (híbrido alto)	T/t (híbrido alto)
	t	T/t (híbrido alto)	T/t (híbrido alto)

Toda la descendencia es T/t (híbrido alto). Si, por otra parte, las plantas altas son heterocigotas, la mitad de la descendencia es alta y la otra mitad enana, así:

		Progenitores T/t (híbrido alto) \times t/t (enano)	
Polen		Óvulos	
		T	t
	t	T/t (híbrido alto)	t/t (homocigoto enano)
	t	T/t (híbrido alto)	t/t (homocigoto enano)

El **cruce prueba** se usa con frecuencia en la Genética moderna para el análisis de la constitución genética de la descendencia y como un medio rápido para producir individuos homocigotos de animales y plantas.

Herencia intermedia

En algunos casos ningún alelo es completamente dominante sobre el otro, y el fenotipo del heterocigoto muestra características intermedias entre las de los progenitores, o incluso bastante diferentes. Esto se denomina **herencia intermedia** o **dominancia incompleta**. En las flores del dondiego de noche (*Mirabilis*), dos variantes alélicas determinan flores rojas frente a rosas o blancas; los homocigotos son de flores rojas o blancas, mientras que los heterocigotos poseen flores rosas. En cierta raza de gallinas, un cruce entre individuos con plumas de color negro y otras con plumas blanco-moteadas produce una descendencia que presenta un color que no es gris, sino un color distintivo llamado azul Andalucía (Figura 8-2). En cada caso, si se cruzan las F_1 , las F_2 tienen una proporción de 1:2:1 por colores, o 1 rojo: 2 rosa: 1 blanco para el dondiego de noche y 1 negro: 2 azul: 1 blanco para las gallinas Andalucía. Esto se puede esquematizar, en el caso de las gallinas, como sigue (cuando ninguno de los alelos es recesivo, podemos representarlos con letras mayúsculas y distinguirlos mediante la adición de un signo «prima» (B') o por letras en superíndice, por ejemplo, B'' para plumas negras y B'' para plumas blancas):

Progenitores	B/B (plumas negras)		×	B'/B' (plumas blancas)	
Gametos	todos B			todos B'	
F_1	B/B' (todos azules)				
Cruce de híbridos	B/B'		×	B/B'	
Gametos	B, B'			B, B'	
Genotipos F_2	B/B	B/B'		B/B'	B'/B'
Fenotipos F_2	Negro	Azul		Azul	Blanco

En este tipo de cruzamiento el fenotipo heterocigótico es sin duda una mezcla de los caracteres de ambos progenitores. Es fácil ver cómo observaciones de este tipo podrían reforzar el

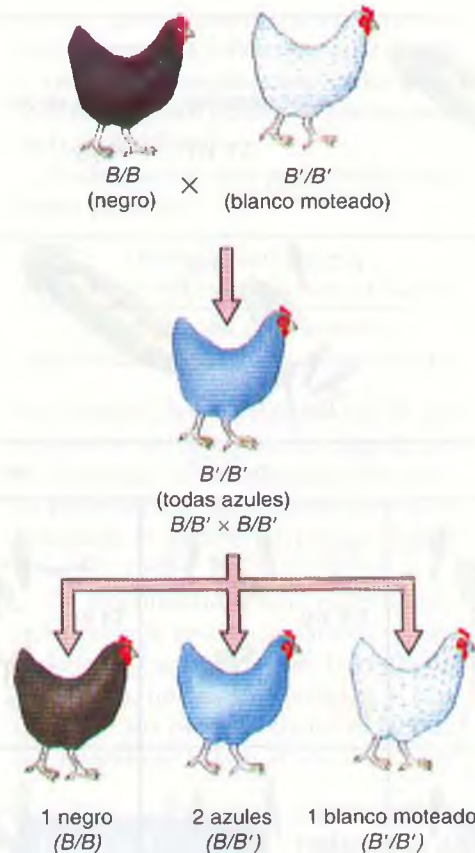


Figura 8-2

Cruce entre gallinas con plumas negras y gallinas con plumas blanco moteadas. Negro y blanco son homocigotos; azul Andalucía es heterocigoto.

concepto de «mezcla» en la herencia. Sin embargo, en el cruce de gallinas negras y blancas, o en el de las flores blancas y rojas, no existe mezcla de los

factores genéticos; la descendencia homocigótica a partir de individuos fenotípicamente intermedios es idéntica a los fenotipos parentales originales.

SEGUNDA LEY DE MENDEL

Según la **ley de la segregación independiente** de Mendel, los genes localizados en diferentes pares de cromosomas

homólogos se segregan independientemente durante la meiosis. Así, la ley trata de genes para dos caracteres diferentes situados en dos pares distintos de cromosomas. Mendel llevó a cabo experimentos con guisantes que se diferenciaban unos de otros por dos o más genes, es decir, experimentos que afectaban a dos o más caracteres fenotípicos.

Mendel ya había establecido que las plantas altas eran dominantes sobre las enanas. También notó que los cruces entre plantas con semillas amarillas y plantas con semillas verdes producían otras con semillas amarillas en la generación F_1 ; por tanto, el amarillo era dominante sobre el verde. El siguiente paso fue realizar un cruce entre plantas que se diferenciaban en estos dos caracteres. Cuando una planta alta con semillas amarillas ($T/T Y/Y$) se cruzó con una planta enana con semillas verdes ($t/t y/y$), las plantas de la F_1 fueron altas y amarillas, tal y como se esperaba ($T/t Y/y$).

Progenitores	$T/T Y/Y$ (altas, amarillas)	×	$t/t y/y$ (enanas, verdes)
Gametos	todo TY		todo ty
F_1	$T/t Y/y$ (altas, amarillas)		

Después se cruzaron entre sí los híbridos de la F_1 y los resultados de la F_2 fueron los que se muestran en la Figura 8-3.

Mendel ya sabía que un cruce entre dos plantas con un único par de alelos del genotipo T/t daría una razón 3:1. De forma similar, un cruce entre dos plantas con los genotipos Y/y produciría la misma proporción 3:1. Si examinamos *solamente* los fenotipos alto y enano en el resultado del experimento dihibrido, totalizan 12 altos y 4 enanos, lo que se reduce a una proporción 3:1. Por otra parte, un total de 12 plantas tiene semillas amarillas por cada 4 plantas que las tienen verdes, de nuevo una razón 3:1. Así la proporción monohíbrida permanece para ambos caracteres cuando se consideran independientemente. La razón 9:3:3:1 no es más que una combinación de las dos razones 3:1.

$$3:1 \times 3:1 = 9:3:3:1$$















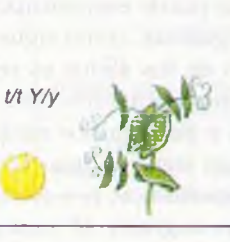



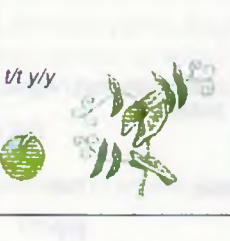











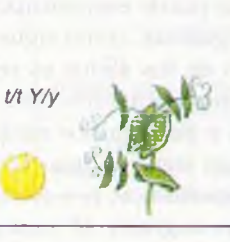



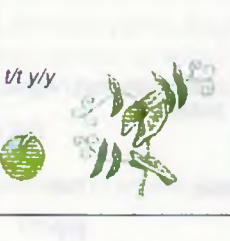











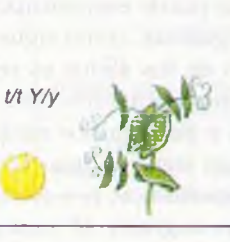



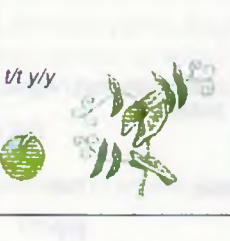
Progenitores	 <p>Altas, amarillas × Enanas verdes</p> <p>$T/T\ Y/Y$ $t/t\ y/y$</p> 																									
F ₁	<p>Todas altas amarillas</p>  <p>$T/t\ Y/y \times T/t\ Y/y$</p>																									
F ₂	<table><tr><th></th><th>T/Y</th><th>Ty</th><th>tY</th><th>ty</th></tr><tr><th>TY</th><td> $T/T\ Y/Y$</td><td> $T/T\ Y/y$</td><td> $T/t\ Y/Y$</td><td> $T/t\ Y/y$</td></tr><tr><th>Ty</th><td> $T/T\ Y/y$</td><td> $T/T\ y/y$</td><td> $T/t\ Y/y$</td><td> $T/t\ y/y$</td></tr><tr><th>tY</th><td> $T/t\ Y/Y$</td><td> $T/t\ Y/y$</td><td> $t/t\ Y/Y$</td><td> $t/t\ Y/y$</td></tr><tr><th>ty</th><td> $T/t\ Y/y$</td><td> $T/t\ y/y$</td><td> $t/t\ Y/y$</td><td> $t/t\ y/y$</td></tr></table> <p>Razón: 9 altas amarillas : 3 altas verdes : 3 enanas amarillas : 1 enana verde</p>		T/Y	Ty	tY	ty	TY	 $T/T\ Y/Y$	 $T/T\ Y/y$	 $T/t\ Y/Y$	 $T/t\ Y/y$	Ty	 $T/T\ Y/y$	 $T/T\ y/y$	 $T/t\ Y/y$	 $T/t\ y/y$	tY	 $T/t\ Y/Y$	 $T/t\ Y/y$	 $t/t\ Y/Y$	 $t/t\ Y/y$	ty	 $T/t\ Y/y$	 $T/t\ y/y$	 $t/t\ Y/y$	 $t/t\ y/y$
	T/Y	Ty	tY	ty																						
TY	 $T/T\ Y/Y$	 $T/T\ Y/y$	 $T/t\ Y/Y$	 $T/t\ Y/y$																						
Ty	 $T/T\ Y/y$	 $T/T\ y/y$	 $T/t\ Y/y$	 $T/t\ y/y$																						
tY	 $T/t\ Y/Y$	 $T/t\ Y/y$	 $t/t\ Y/Y$	 $t/t\ Y/y$																						
ty	 $T/t\ Y/y$	 $T/t\ y/y$	 $t/t\ Y/y$	 $t/t\ y/y$																						

Figura 8-3

Método del cuadro de Punnett para la determinación de los genotipos y los fenotipos esperados en un cruce dihibrido para genes de segregación independiente.

Cuando se desconoce uno de los alelos, éste se puede designar por un guión ($T/-$). Esta notación también se utiliza cuando es indiferente que el genotipo sea homocigótico o heterocigótico, así como cuando se contabiliza la totalidad de un cierto fenotipo. El guión puede representar tanto T como t .

Los genotipos y fenotipos de la F_2 son como sigue

1 T/T Y/Y	}	9 $T/-$ $Y/-$	9 altas amarillas
2 T/t Y/Y			
2 T/T Y/y			
4 T/t Y/y			
1 T/T y/y	}	3 $T/-$ y/y	3 altas verdes
2 T/t y/y			
1 t/t Y/Y	}	3 t/t $Y/-$	3 enanas amarillas
2 t/t Y/y			
1 t/t y/y		1 t/t y/y	1 enana verde

Los resultados de este experimento muestran que la segregación de alelos para la altura de la planta es independiente por completo de la segregación de alelos para el color de la semilla. Ninguno tiene influencia alguna sobre el otro. Por tanto, otra forma de establecer la ley de Mendel de la segregación independiente es que *variantes alélicas de genes diferentes sobre cromosomas distintos se segregan independientemente una de la otra*. La razón es que, durante la meiosis, el miembro de cualquier par de cromosomas homólogos recibido por un gameto es independiente de cualquier otro de los demás cromosomas que éste reciba. Por supuesto, la segregación independiente supone que los genes están en distintos cromosomas. Si estuvieran en el mismo cromosoma se segregarían juntos, a no ser que se produjera sobrecreuzamiento (p. 138).

Una forma de estimar las proporciones fenotípicas o genotípicas de la prole de un cruce con un determinado genotipo es construir un cuadro de Punnett. Esto es fácil con un cruce monohíbrido; con un dihibrido el cuadro de Punnett es bastante laborioso; y con un cruce trihibrido es absolutamente tedioso. Podemos conseguir tales estimaciones de forma mucho más sencilla con simples cálculos de probabilidad. El supuesto básico es que todos los genotipos de los gametos de un sexo tienen idénticas probabilidades de unirse a todos los genotipos de los gametos del otro sexo, en proporción al número en que se presenta cada uno. Esto se

cumple, generalmente, cuando el tamaño de la muestra es suficientemente grande y los números reales observados están muy cerca de los predichos por las leyes de la probabilidad.

Podemos definir la probabilidad de la forma siguiente:

$$\text{Probabilidad (p)} = \frac{\text{Número de veces que ocurre el suceso}}{\text{Número total de ensayos o posibilidades de que el suceso ocurra}}$$

Por ejemplo, la probabilidad (p) de que al lanzar al aire una moneda caiga de cara es $1/2$ porque la moneda tiene dos caras. La probabilidad de obtener un tres en una tirada de dado es $1/6$ porque el dado tiene seis caras.

La probabilidad de que sucesos independientes se produzcan juntos (sucesos ordenados) se obtiene por la **regla del producto**, que es simplemente el producto de sus probabilidades individuales. Cuando se lanzan al aire dos mone-

das, la probabilidad de obtener dos caras es $1/2 \times 1/2 = 1/4$, o una oportunidad de cada cuatro. La probabilidad de obtener dos treses tirando dos dados a la vez es:

$$\text{Probabilidad de dos treses} = 1/6 \times 1/6 = 1/36$$

Debe notarse, sin embargo, que una muestra de pequeño tamaño puede proporcionar un resultado bastante diferente al predicho. Así, si tiramos una moneda al aire tres veces y cae las tres de cara, no debemos sorprendernos demasiado. Ahora, si tiramos la moneda mil veces y el número de ocasiones en las que cae de cara difiere mucho de 500, podemos sospechar seriamente que hay algo extraño en la moneda o en la forma de tirarla.

Podemos utilizar la regla del producto para predecir las proporciones hereditarias en cruces monohíbridos o dihibridos (o mayores) si los genes se distribuyen independientemente en los gametos (como ocurría en todos los experimentos de Mendel) (Tabla 8-1).

Tabla 8-1

Utilización de la regla del producto para determinar las proporciones fenotípicas y genotípicas en un cruce dihibrido para genes de segregación independiente

Genotipos parentales	T/t Y/y	\times	T/t Y/y
Cruces equivalentes de los monohíbridos	$T/t \times T/t$	y	$Y/y \times Y/y$
Proporciones genotípicas de las F_1 de los cruces monohíbridos	$1/4 T/T$ $2/4 T/t$ $1/4 t/t$		$1/4 Y/Y$ $2/4 Y/y$ $1/4 y/y$
Combinación de las dos proporciones de los monohíbridos para determinar las proporciones genotípicas del dihibrido	$1/4 T/T$	\times	$\left\{ \begin{array}{l} 1/4 Y/Y = 1/16 T/T Y/Y \\ 2/4 Y/y = 2/16 T/T Y/y \\ 1/4 y/y = 1/16 T/T y/y \end{array} \right.$
	$2/4 T/t$	\times	$\left\{ \begin{array}{l} 1/4 Y/Y = 2/16 T/t Y/Y \\ 2/4 Y/y = 4/16 T/t Y/y \\ 1/4 y/y = 2/16 T/t y/y \end{array} \right.$
	$1/4 t/t$	\times	$\left\{ \begin{array}{l} 1/4 Y/Y = 1/16 t/t Y/Y \\ 2/4 Y/y = 2/16 t/t Y/y \\ 1/4 y/y = 1/16 t/t y/y \end{array} \right.$
Proporciones fenotípicas de las F_1 de los cruces monohíbridos			$3/4 T/-$ (alta), $1/4 t/t$ (enana) $3/4 Y/-$ (amarilla), $1/4 y/y$ (verde)
Combinación de las dos proporciones de los monohíbridos para determinar las proporciones fenotípicas	$3/4 T/-$	\times	$\left\{ \begin{array}{l} 3/4 Y/- = 9/16 T/- Y/- \\ 1/4 y/y = 3/16 T/- y/y \end{array} \right.$
	$1/4 t/t$	\times	$\left\{ \begin{array}{l} 3/4 Y/- = 3/16 t/t Y/- \\ 1/4 y/y = 1/16 t/t y/y \end{array} \right.$
Por tanto, las proporciones de los fenotipos son = 9 altas, amarillas:3 altas, verdes:3 enanas, amarillas:1 enana, verde.			

ALELOS MÚLTIPLES

Previamente hemos definido los alelos como formas alternativas de un gen. En tanto que un individuo sólo puede tener dos alelos para un locus dado (uno en cada cromosoma del par homólogo, p. 87), pueden existir muchos más alelos distintos en la población. Un ejemplo es el conjunto de alelos múltiples que afectan al color del pelaje de los conejos. Los diferentes alelos son C (color normal), c^{ch} (color chinchilla), c^h (color Himalaya) y c (albino). Los cuatro alelos forman una serie de dominancia, con C dominando sobre cualquier otro. El alelo dominante se escribe siempre a la izquierda y el recesivo a la derecha.

C/c^h = Color normal
 c^{ch}/c^h = Color chinchilla
 c^h/c = Color Himalaya

Los alelos múltiples surgen a través de mutaciones en el mismo locus del gen durante largos períodos. Cualquier gen puede mutar (p. 148) si existe tiempo suficiente, y dar lugar así a genes o alelos ligeramente diferentes en el mismo locus.

INTERACCIÓN GÉNICA

Los tipos de cruce previamente descritos son simples en el sentido de que los caracteres implicados son el resultado de la acción de un único gen, pero se conocen muchos casos en los que los caracteres son el resultado de dos o más genes. Mendel probablemente no llegó a comprender el significado real del genotipo, en contraste con el carácter visible, el fenotipo.

Además, muchos genes tienen más de un único efecto sobre los fenotipos del organismo. Por ejemplo, un gen por el color de ojos puede ser el causante del color del ojo y a la vez puede influir en el desarrollo de otros caracteres. Un alelo en un locus puede enmascarar o impedir la expresión de un alelo en otro locus que actúe sobre el mismo carácter, fenómeno que se denomina **epistasia**. Otro caso de interacción génica se da cuando varios conjuntos de alelos pueden producir un efecto acumulativo sobre el mismo carácter; esto se denomina **herencia poligénica**.

Varios caracteres del hombre son poligénicos. En tales casos, los caracteres, en

vez de tener fenotipos alternativos discretos, muestran una variación continua entre dos extremos. Esto a veces se llama **herencia mezclada** o **herencia cuantitativa**. En este tipo de herencia, los hijos son a menudo más o menos intermedios con respecto a los dos padres.

Un ejemplo de este tipo es el grado de pigmentación en cruzamientos entre las razas humanas blanca y negra. Los genes acumulativos en tales cruces tienen una expresión cuantitativa. Probablemente en la pigmentación cutánea están implicados tres o cuatro genes, pero simplificaremos nuestra explicación suponiendo que sólo hay dos pares de genes de segregación independiente. Así, una persona con pigmento muy oscuro tiene dos genes para la pigmentación en cromosomas separados ($A/A B/B$). Cada alelo dominante contribuye con una unidad de pigmento. Una persona con pigmento muy claro tiene alelos ($a/a b/b$) que no producen color. (Las pecas que aparecen comúnmente en la piel de personas muy blancas representan un pigmento producido por genes completamente diferentes. La descendencia de padres muy oscuros y muy claros debería tener un color de piel intermedio ($A/a B/b$).

La herencia del color de ojos en el hombre es otro ejemplo de interacción génica. Un alelo (B) determina la presencia de pigmento en la capa frontal del iris. Este alelo es dominante sobre el alelo para la ausencia de pigmento (b). Los genotipos B/B y B/b producen generalmente ojos pardos y el b/b origina ojos azules. Sin embargo, estos fenotipos están muy afectados por muchos genes modificadores que influyen, por ejemplo, sobre la cantidad de pigmento presente, el tono del pigmento y su distribución. Así, una persona B/b puede incluso tener ojos azules, si los genes modificadores determinan una carencia de pigmento, explicando así los casos raros de hijos con ojos pardos de padres con ojos azules.

Los hijos de padres de color de piel intermedio muestran variedad de color, dependiendo del número de genes para la pigmentación que han heredado. El color de su piel varía desde muy oscuro ($A/A B/B$) a oscuro ($A/A B/b$ ó $A/a B/B$),

intermedio ($A/A b/b$ ó $A/a B/b$ ó $a/a B/B$), claro ($A/a b/b$ ó $a/a B/b$) o muy claro ($a/a b/b$). Así, es posible que padres heterocigotos para el color de la piel tengan hijos de color más oscuro o más claro que ellos mismos.

DETERMINACIÓN DEL SEXO Y HERENCIA LIGADA AL SEXO

Antes de que se reconociera la importancia de los cromosomas en la herencia, al principio de este siglo, se desconocía por completo cómo se determinaba el sexo. La primera pista realmente científica para determinar el sexo se produjo en 1902, cuando C. McClung observó que las chinches (hemípteros) producían dos tipos de espermatozoides, aproximadamente en igual número. Un tipo contenía entre su juego normal de cromosomas un cromosoma denominado accesorio que faltaba en el otro tipo de espermatozoide. Ya que todos los óvulos de estas especies tenían el mismo número haploide de cromosomas, la mitad de los espermatozoides tendría el mismo número de cromosomas que los óvulos y la otra mitad tendría un cromosoma menos. Cuando un óvulo era fecundado por un espermatozoide portador del cromosoma accesorio (sexual), la descendencia resultante era una hembra; cuando era fecundado por un espermatozoide sin cromosoma accesorio, la descendencia era un macho. Hay, por tanto, dos tipos de cromosomas: los **cromosomas sexuales**, que determinan el sexo (y los caracteres ligados al sexo), y los **autosomas**, que determinan los demás caracteres corporales. El tipo particular de determinación del sexo que acabamos de describir es denominado a menudo XX-XO, lo que indica que las hembras tienen dos cromosomas X y los machos sólo un cromosoma X (O indica ausencia del cromosoma). El método XX-XO de determinación del sexo se esquematiza en la Figura 8-4.

Más tarde se descubrieron otros tipos de determinación del sexo. En el hombre y en muchos otros organismos cada sexo tiene el mismo número de cromosomas; sin embargo, los cromosomas sexuales (XX) son iguales en las hembras, pero diferentes (XY) en los machos. Por tanto, el óvulo humano contiene 22 autosomas + 1 cromosoma X y los espermato-

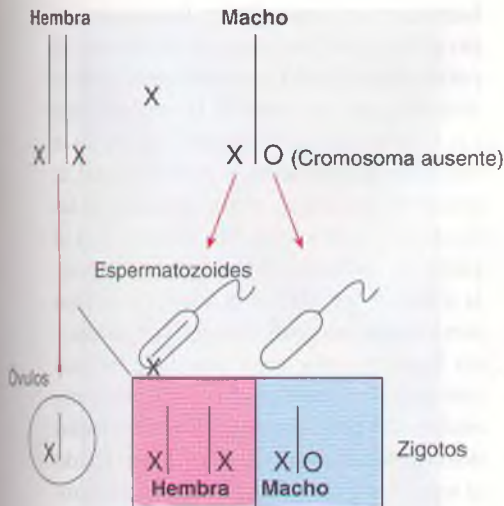


Figura 8-4
Determinación del sexo, tipo XX-XO.

tozoides son de dos clases: la mitad llevan 22 autosomas + 1 X y la otra mitad llevan 22 autosomas + 1 Y. El cromosoma Y es mucho más pequeño que el X. En la fecundación, cuando se unen dos cromosomas X e Y, la descendencia es un macho. El tipo XX-XY de determinación del sexo se muestra en la Figura 8-5.

La especulación sobre cómo se determinaba el sexo en los animales produjo varias creencias inverosímiles, por ejemplo, que los dos testículos del macho producían diferentes tipos de semen, uno para engendrar machos y otro para hembras. No es difícil imaginar los abusos y las mutilaciones de los animales domésticos que se producían cuando se intentaba alterar las proporciones de sexos del ganado. Otra creencia afirmaba que el sexo de la descendencia estaba determinado por el padre más «potentemente» sexuado. Un padre especialmente masculino produciría hijos y un padre afeminado sólo hijas. Tales ideas no eran demostrables y han perdurado hasta hace poco.

Un tercer tipo de determinación sexual se encuentra en aves, mariposas y polillas en las cuales el macho tiene dos cromosomas X (a veces llamados ZZ) y la hembra un X y un Y (ó ZW). Finalmente, tanto en los invertebrados (p. 437) como en los vertebrados (p. 570) se conocen casos en los que el sexo está determinado por condiciones ambien-

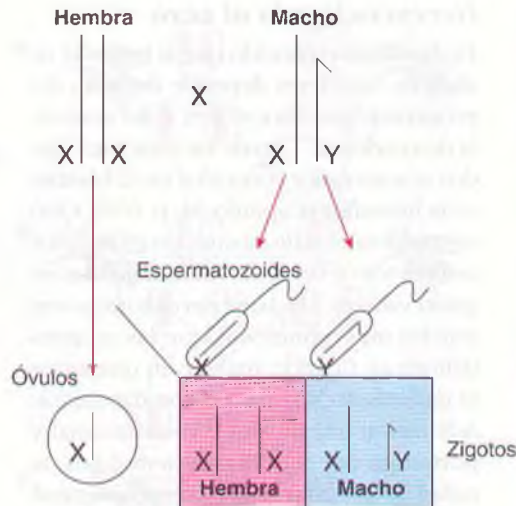


Figura 8-5
Determinación del sexo, tipo XX-XY.

les o de comportamiento más que por los cromosomas sexuales, o por loci cuya variación no está asociada con una diferencia visible en la estructura cromosómica.

Ya que el cromosoma X lleva varios genes esenciales para el funcionamiento celular normal, que no lleva el cromosoma Y, cada individuo debe poseer *al menos* un cromosoma X; y, por supuesto, el sistema XX-XY asegura que así ocurrirá: la hembra tiene dos, el macho uno. Para conseguir que el balance entre los genes del cromosoma X y los genes autosómicos sea el mismo en la hembra que en el macho, uno de los cromosomas X de la hembra siempre está inactivado en las células sexuales de los mamíferos. Esto sucede muy pronto en el desarrollo, cuando el embrión está formado solamente por unas pocas células, de acuerdo con la hipótesis de Lyon, ampliamente aceptada (de Mary Lyon, quien descubrió este y otros aspectos de la determinación del sexo en el hombre). En este punto, es un problema estrictamente de azar el que sea el cromosoma X materno o paterno el que se inactiva en cada célula. Sin embargo, todos los descendientes de esa célula retienen el mismo cromosoma inactivado. Consecuentemente, los tejidos de las hembras adultas son un «puzzle» de células (mosaico) que expresan los genes de uno u otro cromosoma X, pero nunca de ambos. Curiosamente, el cromosoma X inactivado se condensa, en el núcleo interfásico de la mayoría de las células somáticas, en un pequeño cuerpo teñido

de oscuro denominado cuerpo de Barr (Figura 8-6). Esto proporciona un método simple para determinar si un individuo es genéticamente masculino o femenino, como se ha hecho, por ejemplo, en exámenes de los participantes en competiciones atléticas femeninas.

El sexo genético es solamente un aspecto de la determinación sexual. La

Normalmente este mosaico del cromosoma X no tiene consecuencia en las mujeres, pero produce un efecto espectacular en los gatos. Los gatos variegados, que están manchados de negro y amarillo, son siempre hembras heterocigóticas para los alelos negro y amarillo; los machos, teniendo uno u otro alelo, son, o completamente negros o completamente amarillos. Esto ocurre porque los genes para el color del pelaje están localizados en el cromosoma X, es decir, están ligados al sexo. Un macho, que sólo tiene un cromosoma X, será negro o amarillo, pero una hembra tiene dos cromosomas X y, si es heterocigótica para el color del pelaje, éste será un mosaico de manchas negras y amarillas. Cada mancha representa los descendientes de una célula reglamentaria embrionaria con uno de los cromosomas X activo y el otro inactivo.

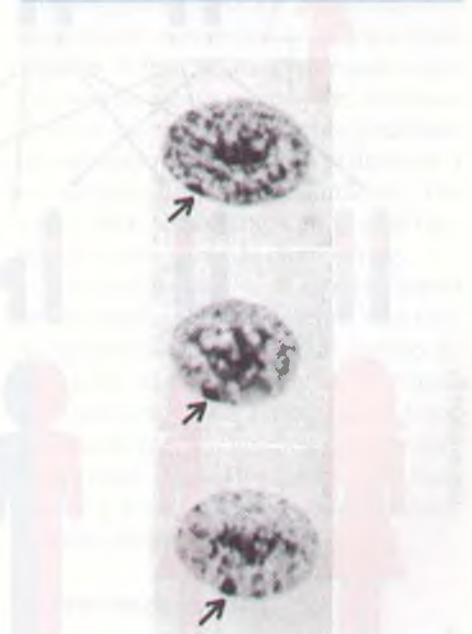


Figura 8-6
Núcleos de tres células epiteliales tomadas de la boca de una mujer normal. Los cuerpos de Barr fuertemente teñidos de oscuro (flechas) son el cromosoma X heterocromatinizado (inactivo).

posesión de una constitución genética XX ó XY no produce por sí sola una hembra o un macho. El embrión, al principio, está por completo indiferenciado sexualmente con independencia de su sexo genético. Incluso la gónada está sexualmente indiferenciada y es bipotencial, ya que se puede diferenciar tanto en testículo como en ovario. La diferenciación de las gónadas se discutió en el Capítulo 6 (p. 86) y allí se mencionó que la gónada primordial tiene una tendencia inherente a desarrollarse como ovario y el resto del cuerpo a convertirse en hembra, *a no ser que* un gen determinante de masculinidad en el cromosoma Y redirija la diferenciación gonadal en un testículo. Según el esbozo de gónada se va diferenciando en ovario o en testículo, comienza a secretar hormonas sexuales (andrógenos por los testículos, estrógenos por los ovarios). Estas hormonas influyen sobre los otros órganos en desarrollo para convertirlos en masculinos o femeninos.

Herencia ligada al sexo

Es de antiguo conocido que la herencia de algunos caracteres depende del sexo del progenitor que lleve el gen y del sexo de la descendencia. Uno de los caracteres ligados al sexo mejor conocidos en el hombre es la hemofilia (Capítulo 34, p. 679). Otro ejemplo es el daltonismo, en el cual los colores rojo y verde son indistinguibles en grado variable. Los hombres daltónicos son mucho más numerosos que las mujeres daltónicas. Cuando aparece en una mujer el daltonismo, sus padres son daltónicos. Además, si una mujer de visión normal y portadora del daltonismo tiene hijos, la mitad de los varones serán probablemente daltónicos, independientemente de que el padre tenga la visión alterada o no. ¿Cómo se explica esto?

Defectos como la ceguera para los colores y la hemofilia son caracteres recesivos situados sobre el cromosoma X, que se expresan fenotípicamente tanto cuando ambos genes son defectuosos en la

hembra como cuando en los machos se presenta un solo gen defectuoso. El patrón hereditario de estas anomalías se muestra, para el caso de la ceguera para los colores, en la Figura 8-7. Cuando la madre es portadora y el padre normal, la mitad de los hijos, pero ninguna de las hijas, son daltónicos. Sin embargo, si el padre es daltónico y la madre portadora la mitad de los hijos y la mitad de las hijas son ciegos para los colores (de media y en una muestra muy amplia). Es fácil comprender entonces por qué tales anomalías son mucho más abundantes en los hombres: un único gen recesivo ligado al sexo tiene un efecto visible en los varones. ¿Cómo sería la descendencia de la unión entre una mujer normal homocigótica y un hombre daltónico?

Otro ejemplo de la herencia ligada al sexo fue descubierto por Thomas Hunt Morgan (1910) en *Drosophila*. El color normal de los ojos en esta mosca es rojo, pero existen mutaciones para los ojos blancos

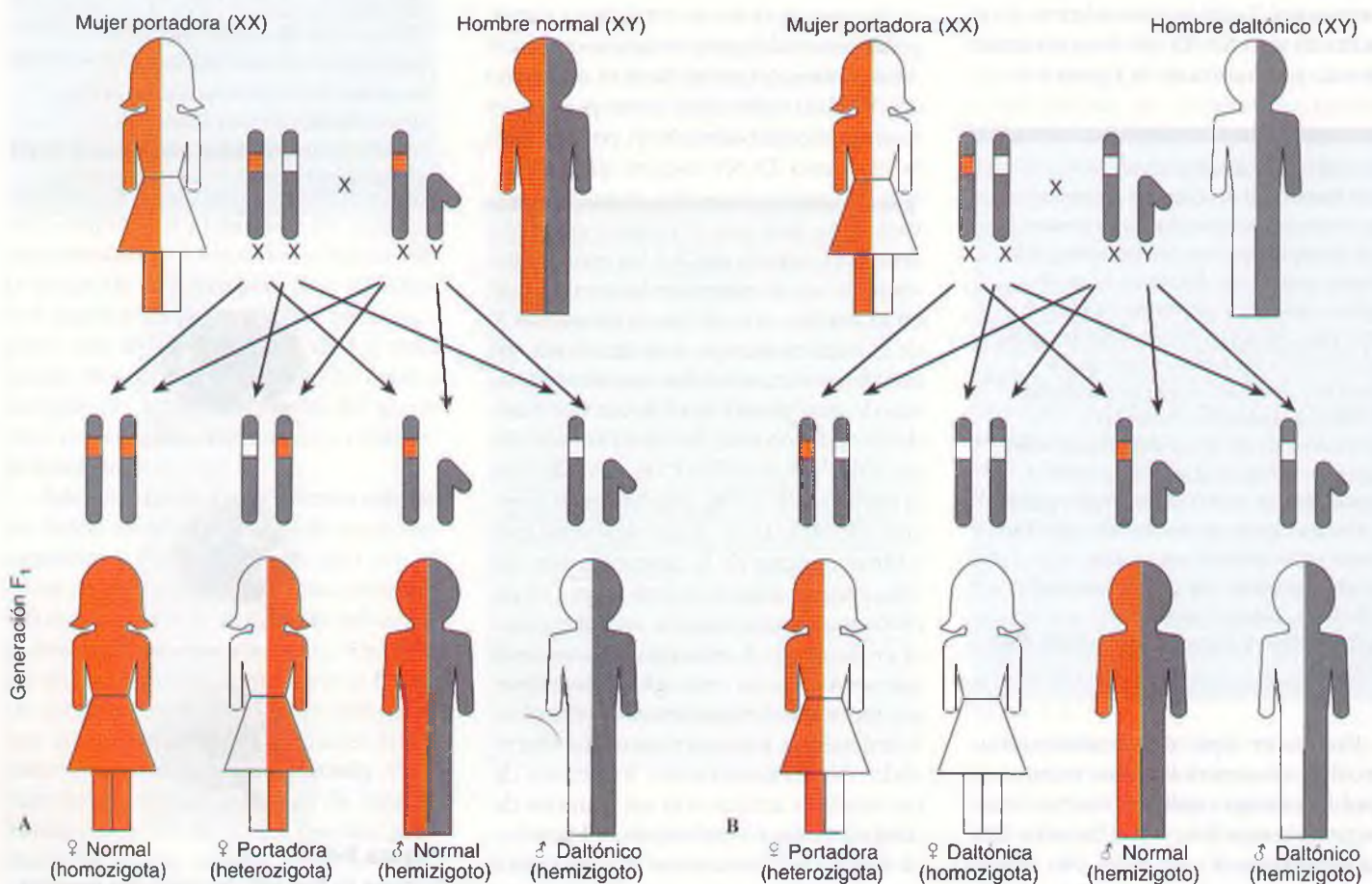


Figura 8-7

Herencia ligada al sexo para el daltonismo en el hombre. A, Madre portadora y padre normal producen daltonismo en la mitad de sus hijos, pero las hijas son normales. B, La mitad de los hijos e hijas de una madre portadora y un padre daltónico son daltónicos.

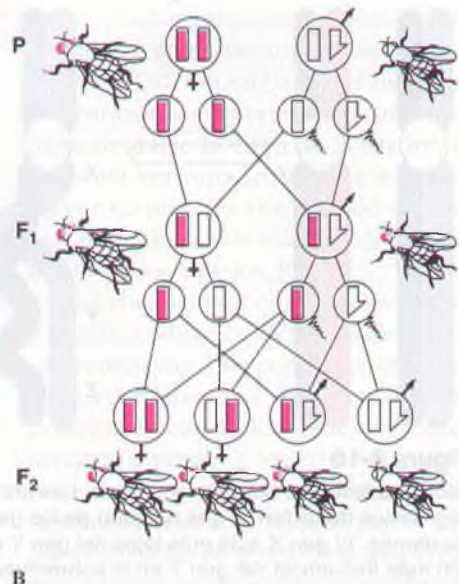


Figura 8-8

Herencia ligada al sexo para el color de ojos en la mosca *Drosophila melanogaster*. **A**, Ojos blancos y rojos de *D. melanogaster*. **B**, Los genes para el color de ojos están situados en el cromosoma X; el Y no lleva genes para el color de ojos. El rojo normal es dominante sobre el blanco. Una hembra homocigótica de ojos rojos cruzada con un macho de ojos blancos produce en la F_1 una descendencia toda de ojos rojos. Las proporciones en la F_2 , de cruzar entre sí la F_1 , son: una hembra homocigótica de ojos rojos y una hembra heterocigótica de ojos rojos frente a un macho de ojos rojos y un macho de ojos blancos.

(Figura 8-8). Un gen para el color de los ojos se encuentra en el cromosoma X. Si un macho de raza pura de ojos blancos se cruza con una hembra también pura de ojos rojos, toda la descendencia de la F_1 tiene ojos rojos, ya que este carácter es dominante (Figura 8-8). Si esta generación F_1 se cruza entre sí, todas las hembras de la F_2 tienen ojos rojos, la mitad de los machos tienen ojos rojos y la otra mitad ojos blancos. En esta generación no se encuentran hembras de ojos blancos, solamente los machos poseen el carácter recesivo (ojos blancos). El alelo para los ojos

¿Cómo encajan estas observaciones sobre defectos ligados al sexo con la inactivación de un cromosoma X en las hembras? Si el cromosoma X normal es el inactivo en células de hembras heterocigóticas, ¿podría esta persona no mostrar el carácter recesivo debido a que el cromosoma activo es el que tiene el alelo recesivo? La respuesta es que la inactivación del cromosoma X se produce completamente al azar en las células del embrión y hay, casi siempre, suficientes células con el cromosoma X normal como para que el carácter recesivo no se exprese.

blancos es recesivo y debería aparecer en estado homocigótico. Sin embargo, ya que los machos tienen un único cromosoma X (el cromosoma Y no lleva un gen para el color de ojos), los ojos blancos aparecen allí donde el cromosoma X lleve el gen para ese carácter. A los machos se les denomina **hemizigotos** para los caracteres que se encuentran en el cromosoma X.

Si se realiza el cruce recíproco, en el que las hembras son de ojos blancos y los machos de ojos rojos, todas las hembras de la F_1 son de ojos rojos y los machos de ojos blancos (Figura 8-9). Si esta generación F_1 se cruza entre sí, la generación F_2 muestra igual número de animales de ojos rojos que de ojos blancos, sean machos o hembras.

LIGAMIENTO AUTOSÓMICO Y SOBRECruzamiento

Ligamiento

Desde que se redescubrieron las leyes de Mendel en 1900, se ha hecho evidente que, en contradicción aparente con la segunda ley de Mendel, no todos los factores se segregan independientemente. De hecho, muchos caracteres se heredan juntos.

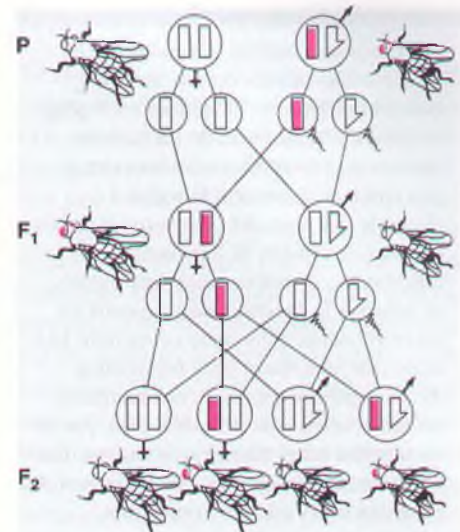


Figura 8-9

Los cruces recíprocos de la Figura 8-8 (hembra homocigótica de ojos blancos con un macho de ojos rojos) producen en la F_1 machos de ojos blancos y hembras de ojos rojos. La F_2 muestra números equivalentes de hembras de ojos rojos y ojos blancos y de machos de ojos rojos y ojos blancos.

Como el número de cromosomas de cualquier organismo es relativamente pequeño comparado con el número de caracteres, cada cromosoma debe contener muchos genes. Todos los genes presentes en el mismo cromosoma se dice que están **ligados**. El ligamiento simplemente significa que los genes están sobre el mismo cromosoma y todos los genes presentes en cromosomas homólogos pertenecen a los mismos grupos de ligamiento. Por tanto, debe haber tantos grupos de ligamiento como pares de cromosomas.

En *Drosophila*, donde este fenómeno se ha estudiado ampliamente, hay cuatro grupos de ligamiento que corresponden a los cuatro pares de cromosomas que presentan estas moscas de la fruta. Normalmente, los cromosomas pequeños tienen pequeños grupos de ligamiento y los cromosomas grandes tienen grandes grupos.

Sobrecruzamiento

El ligamiento, sin embargo, normalmente no es completo. Si llevamos a cabo un experimento en el que cruzamos animales como *Drosophila*, encontramos que los caracteres ligados se separan en cierto porcentaje en la descendencia. La

Los genetistas utilizan normalmente la palabra «ligamiento» en dos sentidos bastante diferentes. El ligamiento al sexo se refiere a la herencia de un carácter situado en los cromosomas sexuales y, por tanto, su expresión fenotípica depende del sexo del organismo y de los factores ya citados. El ligamiento autosómico, o simplemente ligamiento, se refiere a la herencia de los genes en un cromosoma autosómico concreto. Las letras que se utilizan para representar dichos genes se escriben, normalmente, sin barra entre ellas, lo que indica que se encuentran en el mismo cromosoma. Por ejemplo. *AB/ab* significa que los genes *A* y *B* están en el mismo cromosoma, mientras que *a* y *b* están en el cromosoma homólogo. Curiosamente, Mendel estudió siete caracteres del guisante de jardín, que se segregaban independientemente debido a que se encontraban en siete cromosomas distintos. Si hubiera estudiado ocho caracteres, no habría encontrado segregación independiente en dos de los caracteres ya que el guisante de jardín solamente tiene siete pares de cromosomas homólogos. Sin embargo, si los genes se localizan muy alejados sobre el mismo cromosoma, con frecuencia se segregan independientemente debido a que regularmente se produce sobrecruzamiento entre ellos.

separación de los alelos situados sobre el mismo cromosoma se produce debido al **sobrecruzamiento**.

Como se describe en el Capítulo 6 (p. 87), durante la prolongada profase de la primera división meiótica, los cromosomas homólogos se rompen e intercambian porciones equivalentes; los genes se «sobrecruzan» de un cromosoma a su homólogo y viceversa (Figura 8-10). Cada cromosoma está formado por dos cromátidas hermanas que se mantienen juntas por medio de una estructura proteinácea que se denomina **complejo sinaptonémico**. Las roturas e intercambios se producen en los puntos correspondientes de cromátidas no hermanas. (También ocurren roturas e intercambios entre cromátidas hermanas, pero normalmente no tienen significado genético, ya que las cromátidas hermanas son idénticas.) El sobrecruzamiento es un medio de intercambiar genes entre cromosomas homó-

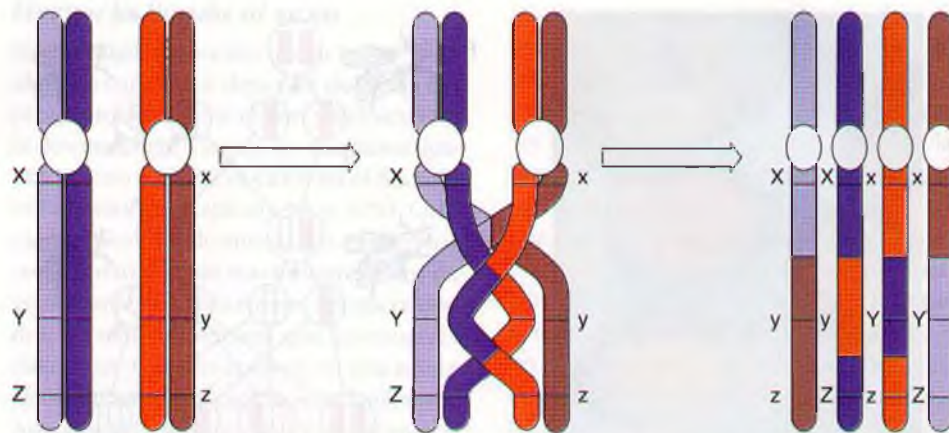


Figura 8-10

Sobrecruzamiento durante la meiosis. Las cromátidas no hermanas intercambian segmentos de tal forma que ninguno de los gametos resultantes es igual genéticamente a los demás. El gen *X* está más lejos del gen *Y* que el *Y* del *Z*, por tanto, el gen *X* se separa con más frecuencia del gen *Y* en el sobrecruzamiento que el *Y* del *Z*.

logos y, como tal, incrementa la cantidad de recombinación genética. La frecuencia de sobrecruzamiento varía dependiendo de la especie, pero generalmente cada vez que los cromosomas se emparejan se produce al menos un sobrecruzamiento y, a menudo, son varios los que ocurren.

Debido a que la frecuencia de recombinación es proporcional a la distancia entre los loci, se puede determinar la posición lineal comparativa de cada locus. Durante muchos años de experimentos genéticos laboriosos se han establecido mapas genéticos que indican la posición de más de 500 genes distribuidos sobre los cuatro cromosomas de *Drosophila*. El sobrecruzamiento es tan prevalente que los genes situados muy distantes en el mismo cromosoma normalmente cumplen la segunda ley de Mendel, segregándose independientemente en los cruces genéticos.

ABERRACIONES CROMOSÓMICAS

Las desviaciones de la norma, estructurales y numéricas, que afectan a muchos genes a la vez, se denominan aberraciones cromosómicas. Algunas veces se les denomina mutaciones cromosómicas, pero la mayoría de los citogenetistas prefieren utilizar el término «mutación» para referirse sólo a los cambios cualitativos dentro de un gen; las mutaciones genéticas se discutirán en la p. 148.

A pesar de la increíble precisión de la meiosis se producen aberraciones cro-

mosómicas y son más comunes de lo que uno podría imaginar. Estas suponen un gran beneficio económico para la agricultura. Desafortunadamente, también son responsables de muchas malformaciones genéticas en el hombre. Se estima que cinco de cada 1000 personas nacen con defectos genéticos *serios*, atribuibles a anomalías cromosómicas. Se produce un número incluso mayor de abortos espontáneos de embriones con defectos cromosómicos, muchos más de los que llegan a término.

Los cambios en el número de cromosomas se denominan **euploidía**, cuando se produce una adición o delección de grupos completos de cromosomas, y **aneuploidía**, cuando un único cromosoma se añade o sustrae de un juego diploide. Un «juego» de cromosomas contiene un cromosoma de cada par de homólogos, como se presentaría en el núcleo de un gameto. El tipo más común de euploidía es la **poliploidía**, la posesión de uno o más juegos adicionales de cromosomas. Tales aberraciones son mucho más comunes en las plantas que en los animales. Los animales son mucho menos tolerantes a las aberraciones cromosómicas debido a que la determinación del sexo requiere un delicado equilibrio entre el número de cromosomas sexuales y el de autosomas. Muchas especies de plantas domésticas son poliploides (el algodón, el trigo, los manzanos, la avena, el tabaco y otras) y quizás el 40% de las plantas con flores se han originado de esta forma. Los horticultores prefieren las plantas poli-

ploides y, a menudo, intentan desarrollarlas debido a que tienen flores de colores más intensos y un crecimiento vegetativo más vigoroso.

La aneuploidía se produce normalmente por un fallo en la separación de los cromosomas durante la meiosis (separación **no disjunta**). Si un par de cromosomas no se separa durante la primera o la segunda división meiótica, ambos miembros migran a un polo, y ninguno al opuesto. Esto produce un gameto con $n - 1$ cromosomas y otro con $n + 1$ cromosomas. Si el gameto $n - 1$ cromosomas es fecundado por un gameto n normal, el resultado es un animal **monosómico**. La supervivencia es rara, ya que la falta de un cromosoma produce un equilibrio desigual de instrucciones genéticas. La **trisomía**, el resultado de la unión de un gameto normal n y un gameto $n + 1$, es mucho más común y se conocen en el hombre varios tipos de condiciones trisómicas. Quizás la más familiar sea la **trisomía 21** o **síndrome de Down**. Como su nombre indica, implica un cromosoma 21 extra combinado con el par 21 de cromosomas y se produce por una no disyunción de ese par durante la meiosis.

Un síndrome es un conjunto de síntomas asociado a una enfermedad o anomalía particular, aunque no necesariamente cada paciente con esa enfermedad muestra todos los síntomas. En 1866, un médico inglés, John Langdon Down, describió el síndrome que hoy sabemos que está producido por trisomía 21, también denominado síndrome de Down. Entre las numerosas características de la enfermedad, la más importante es un retraso mental de grado variable. Ésta, así como otras enfermedades producidas por aberraciones cromosómicas, se pueden diagnosticar **prenatalmente** mediante un procedimiento de amniocentesis. El médico introduce una aguja hipodérmica a través de la pared abdominal de la madre hasta los líquidos que rodean al feto (no *dentro* del feto) y extrae algo de fluido, el cual contiene algunas células fetales. Estas células se cultivan, se examinan sus cromosomas y además se realizan otras pruebas. Si se encuentra un defecto importante, la madre tiene la opción de abortar. Como un «premio extra», se averigua el sexo del feto tras la amniocentesis ¿Cómo?

sis. Se produce espontáneamente y raramente hay antecedentes familiares de la anomalía. Sin embargo, el riesgo de su aparición aumenta dramáticamente al incrementarse la edad de la madre; se presenta con una frecuencia 40 veces mayor en mujeres con más de 40 años que en mujeres con edades comprendidas entre los 20 y los 30.

Las aberraciones estructurales afectan a grupos completos de genes dentro de un cromosoma. Una porción cromosómica pueden invertirse, colocando la disposición lineal de los genes en orden inverso (inversión); los cromosomas no homólogos pueden intercambiar secciones (traslocación); se pueden perder bloques completos de genes (delección) o una sección cromosómica extra se puede unir a un cromosoma normal (duplicación). Estos cambios estructurales, normalmente, producen cambios fenotípicos. Las duplicaciones, aunque raras, son importantes para la evolución, ya que proporcionan información genética adicional que puede llevar a cabo nuevas funciones.

TEORÍA DEL GEN

CONCEPTO DE GEN

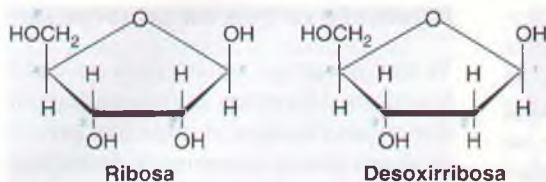
El término «gen» (G. *genos*, origen) fue acuñado por W. Johannsen en 1909 para referirse a los factores hereditarios de Mendel. Estudios, tanto citológicos como genéticos, mostraron que los genes, aunque de naturaleza química desconocida, eran las unidades fundamentales de la herencia. Se consideraron como unidades indivisibles de los cromosomas en los que estaban localizados. Estudios con múltiples alelos mutantes han demostrado que los alelos son, de hecho, divisibles por recombinación; es decir, se pueden separar *partes* de un gen y tienen su propia estructura. Además, en los eucariontes muchos genes tienen partes separadas por secciones de DNA, que se denominan **intrones**, y que no tienen ningún efecto sobre el producto final. Debido a su capacidad para mutar, variar y ser barajados en distintas combinaciones, los genes se han convertido en la base de nuestra interpretación moderna de la evolución. Los genes son patrones moleculares que pueden mantener su identidad a través de muchas generaciones y pueden autoduplicarse en cada generación.

Hipótesis: un gen, un polipéptido

Ya que los genes actúan para producir fenotipos diferentes, podemos deducir que su acción sigue el esquema: gen \rightarrow producto génico \rightarrow expresión fenotípica. Los productos directos de los genes son moléculas de RNA que intervienen en la síntesis de proteínas. Los distintos genes codifican las moléculas de RNA mensajero que a su vez determinan la secuencia de aminoácidos de una determinada proteína, las moléculas de RNA ribosómico y las moléculas de RNA transferente que se necesitan para transportar los aminoácidos al lugar de la síntesis de proteínas. Así, las proteínas producidas actúan como enzimas, anticuerpos, hormonas y elementos estructurales en todo el cuerpo.

El primer estudio claro y bien documentado que ligaba a los genes con las enzimas lo llevaron a cabo Beadle y Tatum a principios de los cuarenta en el moho del pan *Neurospora*. Este organismo se prestaba inmejorablemente para un estudio de las funciones de los genes por varias razones: estos mohos eran mucho más sencillos de manipular que las moscas de la fruta, crecían rápidamente en medios químicamente definidos y son organismos haploides (la mayor parte de su ciclo vital) que, en consecuencia, no están afectados por fenómenos de dominancia. Además, las mutaciones se provocan fácilmente mediante irradiaciones con luz ultravioleta. Los mutantes inducidos por luz ultravioleta, criados y controlados en medios nutritivos específicos, presentaban mutaciones de un solo gen que se heredaba de acuerdo con los principios mendelianos de la segregación. Cada cepa mutante resultó carecer de una enzima, que impedía a la cepa sintetizar una o más moléculas complejas. Dicho de otra forma, la capacidad de sintetizar una determinada molécula estaba controlada por un solo gen.

A partir de estos experimentos, Beadle y Tatum enunciaron una importante y sorprendente formulación: **un gen produce una enzima**. Por su trabajo fueron galardonados con el Premio Nobel en 1958. La nueva hipótesis pronto se confirmó por las investigaciones de otros autores, que estudiaron otras vías biosintéticas. Cientos de defectos heredados, incluidas decenas de enfermedades

**Figura 8-11**

Ribosa y desoxirribosa, los azúcares pentosas de los ácidos nucleicos. Un átomo de carbono está situado en cada uno de los cuatro ángulos del pentágono (señalados del 1' al 4'). La ribosa tiene un grupo hidroxilo ($-\text{OH}$) y un hidrógeno en el carbono número 2'; la desoxirribosa tiene dos hidrógenos en esta posición.

hereditarias del hombre, están producidos por mutaciones únicas, que producen la pérdida de una enzima específica. Hoy sabemos que una determinada proteína puede estar compuesta por varias cadenas de aminoácidos (polipéptidos), cada una de las cuales puede estar codificada por un gen diferente y que no todas las proteínas codificadas por genes son enzimas (por ejemplo, proteínas estructurales, anticuerpos, proteínas de transporte y hormonas). Además, los genes que dirigen la síntesis de RNA mensajero y ribosómico no estaban incluidos en la formulación de Beadle y Tatum. Así, ahora podemos definir un gen como una **secuencia de ácido nucleico** (normalmente DNA) que codifica un polipéptido funcional o una secuencia de RNA.

ALMACENAMIENTO Y TRANSMISIÓN DE LA INFORMACIÓN GENÉTICA

ÁCIDOS NUCLEICOS: BASE MOLECULAR DE LA HERENCIA

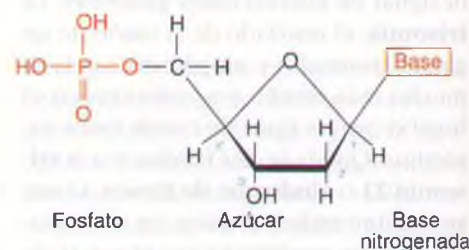
Como hemos visto en el Capítulo 2, las células contienen dos clases de ácidos nucleicos: ácido desoxirribonucleico (DNA), que es el material genético, y

ácido ribonucleico (RNA), que participa en la síntesis de proteínas. Tanto el DNA como el RNA son polímeros compuestos por unidades repetidas denominadas **nucleótidos**. Cada nucleótido tiene tres partes: un **azúcar**, una **base nitrogenada** y un **grupo fosfato**. El azúcar es una pentosa (5-carbonos); en el DNA es **desoxirribosa** y en el RNA es **ribosa** (Figura 8-11).

Las bases nitrogenadas de los nucleótidos también son de dos tipos: pirimidinas, que consisten en un único anillo de seis unidades, y purinas, compuestas por dos anillos fusionados. Ambos tipos de compuestos contienen nitrógeno y carbono en sus anillos, por lo que reciben el nombre de bases «nitrogenadas». Las purinas, tanto en el RNA como en el DNA, son la adenina y la guanina (Tabla 8-2). Las pirimidinas en el DNA son la timina y la citosina y en el RNA son el uracilo y la citosina. Los átomos de carbono en las bases están numerados (para su identificación) según la notación bioquímica estándar (Figura 8-12). Los carbonos en la ribosa y la desoxirribosa también están numerados, pero para distinguirlos de los de las bases, los números para los carbonos en los azúcares llevan el signo prima (Figura 8-11).

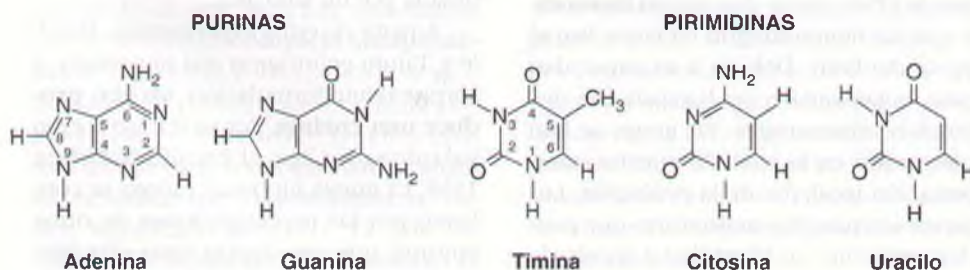
Tabla 8-2			Componentes químicos del DNA y del RNA
	DNA	RNA	
Purinas	Adenina	Adenina	
	Guanina	Guanina	
Pirimidinas	Citosina	Citosina	
	Timina	Uracilo	
Azúcar	2-Desoxirribosa	Ribosa	
Fosfato	Ácido fosfórico	Ácido fosfórico	

El azúcar, el grupo fosfato y la base nitrogenada están unidos como se muestra en el esquema general de un nucleótido:



En el DNA, el esqueleto de la molécula está constituido por el ácido fosfórico y la desoxirribosa; a este esqueleto se unen las bases nitrogenadas (Figura 8-13). El **extremo 5'** del esqueleto tiene un grupo fosfato libre en el carbono 5' de la ribosa y el **extremo 3'** tiene un grupo hidroxilo libre en el carbono 3'. Sin embargo, uno de los descubrimientos más importantes e interesantes sobre los ácidos nucleicos es que el DNA no es una única cadena de polinucleótidos, sino que consiste en *dos* cadenas complementarias entrelazadas con precisión por enlaces de hidrógeno específicos entre las bases púricas y pirimidínicas. El número de timinas es igual al número de adeninas y el de guaninas igual al de citosinas. Este hecho sugirió un apareamiento de las bases: adenina con timina (AT) y guanina con citosina (GC) (Figuras 1-6 y 8-14).

El resultado es una estructura en escalera (Figura 8-15). Los largueros son los esqueletos de azúcar fosfato y los travesaños de conexión son los pares de bases nitrogenadas, AT ó GC. Sin embargo, la escalera está retorcida en una **doble hélice**, con unos 10 pares de bases por cada giro completo de la hélice (Figura 8-16). Las dos cadenas de DNA corren en direcciones opuestas, es

**Figura 8-12**

Purinas y pirimidinas del DNA y RNA.

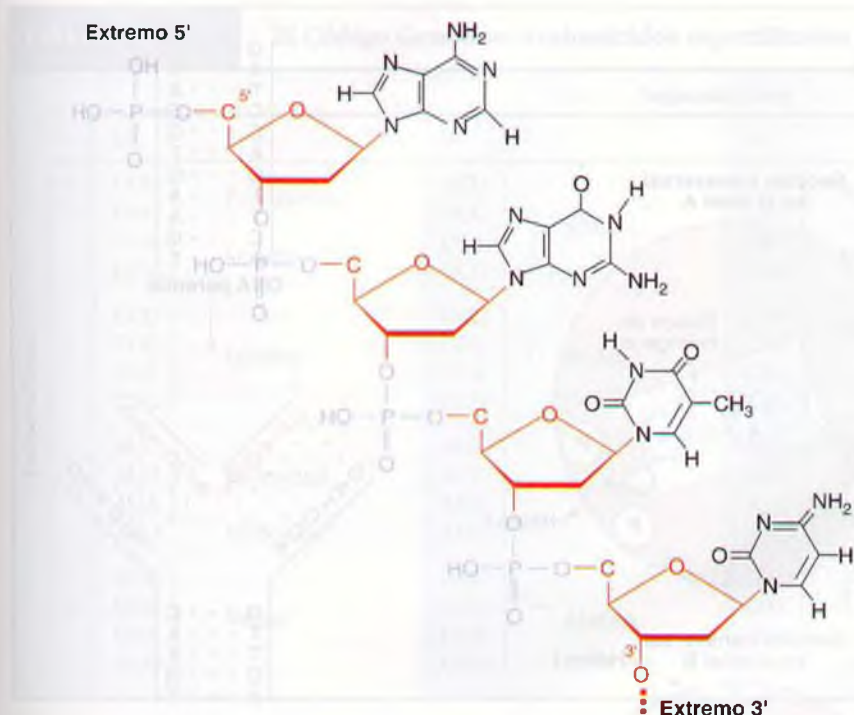


Figura 8-13

Sección de una cadena de DNA. La cadena de nucleótidos está formada por un esqueleto de ácido fosfórico y moléculas de azúcar desoxirribosa. Cada azúcar lleva una rama lateral de base nitrogenada. De arriba hacia abajo se muestran la adenina, la guanina, la timina y la citosina.

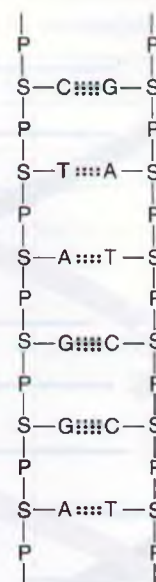


Figura 8-15

DNA que muestra cómo las uniones entre los pares de bases complementarias entre los «esqueletos» de azúcar fosfato mantienen la doble hélice con un diámetro constante a lo largo de toda la molécula. Las líneas de puntos representan los tres enlaces de hidrógeno existentes entre cada citosina y guanina, y los dos enlaces de hidrógeno entre cada adenina y timina.



Figura 8-14

Posiciones, en el DNA, de los enlaces de hidrógeno entre la timina y la adenina, y entre la citosina y la guanina.

decir, son **antiparalelas** y el extremo 5' de una cadena se corresponde con el extremo 3' de la otra. Esto se hace evidente tras observar la Figura 8-16. Las dos cadenas son también **complementarias**: la secuencia de bases a lo largo de una de ellas especifica la secuencia de bases a lo largo de la otra.

La determinación de la estructura del DNA por sí sola se ha considerado como el descubrimiento biológico más importante de este siglo. Esta determinación se basó en los estudios de difracción de los rayos-X realizados por Maurice Wilkins y Rosalind Franklin y en las ingeniosas propuestas de Francis H. C. Crick y James D.

Watson que se publicaron en 1953. Más tarde, Watson, Crick y Wilkins fueron galardonados con el Premio Nobel por su trascendental descubrimiento.

El RNA es de estructura similar al DNA excepto en que consiste en una **única** cadena de polinucleótidos, tiene ribosa en lugar de desoxirribosa y uracilo en vez de timina. Las tres clases de DNA (ribosómico, transferente y mensajero) se describen más adelante.

Cada vez que una célula se divide, la estructura del DNA debe ser copiada con precisión en las células hijas. Esto se denomina **replicación** (Figura 8-17). Durante la replicación, las dos cadenas

de la doble hélice se separan y cada cadena separada sirve como **molde** para que una cadena complementaria se sintetice. Esto es, una enzima (DNA-polimerasa) forma una nueva cadena de polinucleótidos con un grupo timina frente al grupo adenina de la cadena molde, un grupo guanina frente al grupo citosina, y así sucesivamente.

Codificación del DNA por la secuencia de bases

Ya que el DNA es el material genético y está compuesto por una secuencia lineal de pares de bases, una consecuencia obvia del modelo de Watson-Crick es que

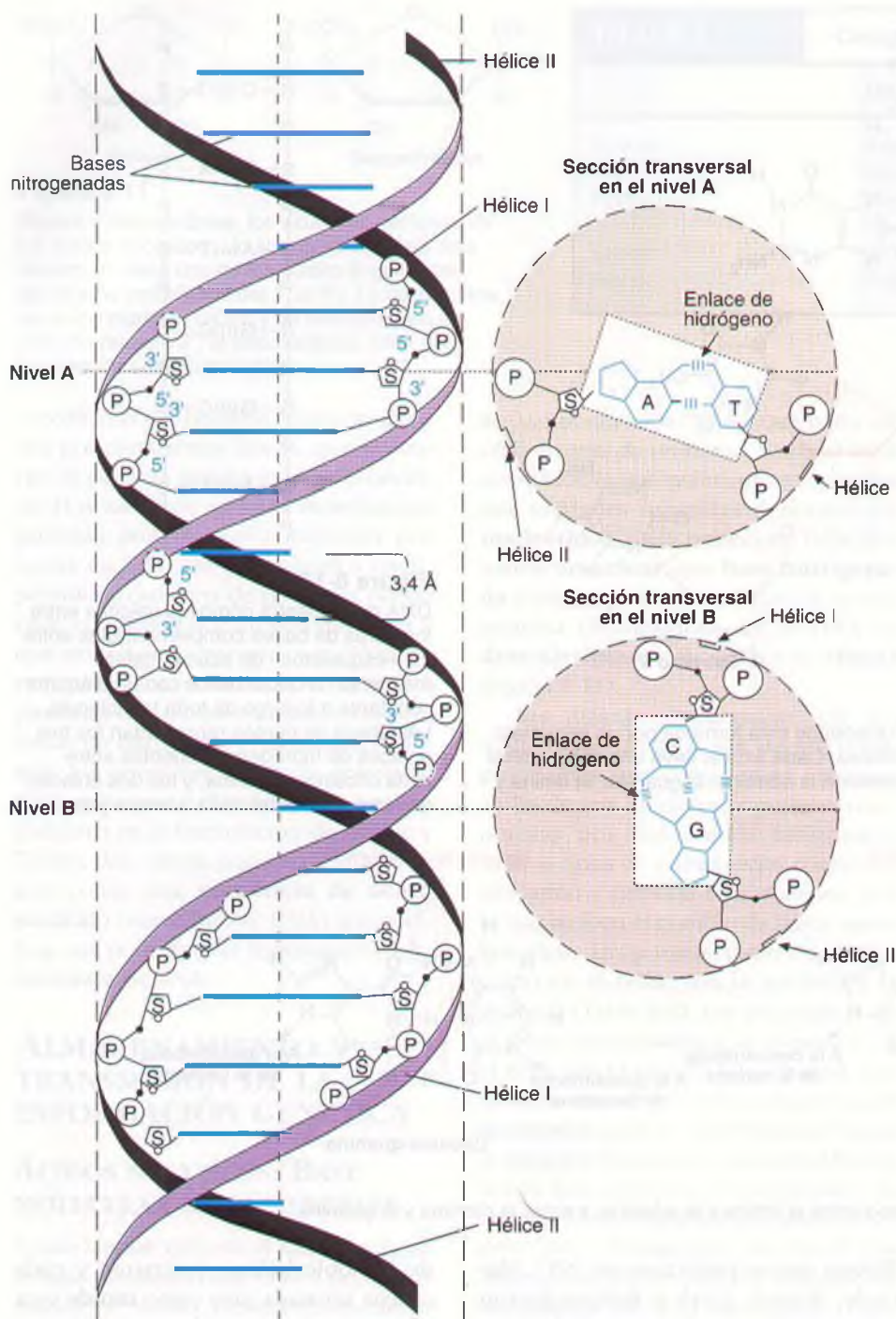


Figura 8-16
Molécula de DNA.

la secuencia de pares de bases del DNA codifica la secuencia de aminoácidos en una proteína y es colineal con ella. La hipótesis del código tenía que explicar la forma en que un conjunto de cuatro bases diferentes (un alfabeto de cuatro letras) podía dictar la secuencia de 20 aminoácidos distintos.

En la codificación, obviamente, no puede existir una correlación 1:1 entre

cuatro bases y 20 aminoácidos. Si la unidad de codificación (a menudo denominada palabra, o **codón**) está formada por dos bases, solamente se pueden formar 16 palabras (4^2), lo que no es suficiente para 20 aminoácidos. En consecuencia, el codón debe estar formado por al menos tres bases o letras, ya que se pueden formar 64 palabras posibles (4^3) con cuatro bases cuando se toman de tres en

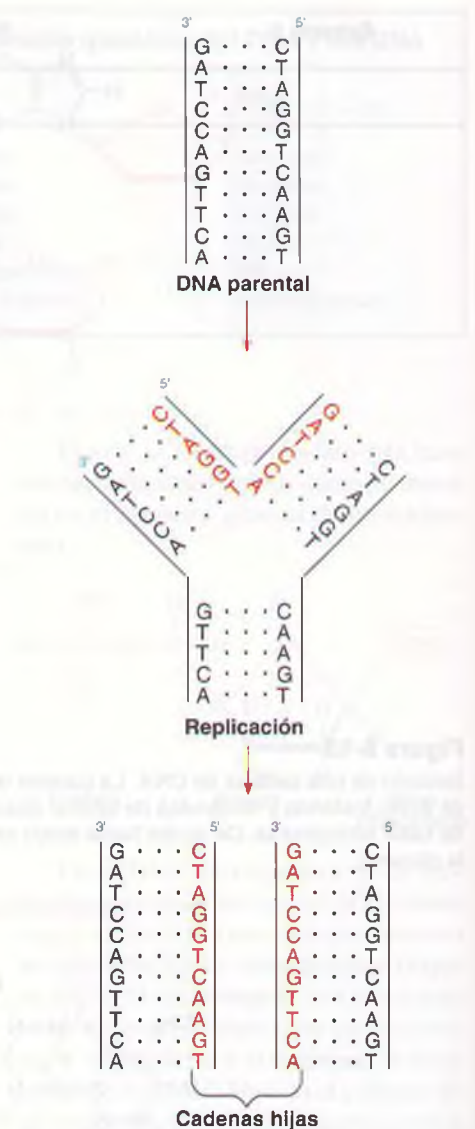


Figura 8-17
Replicación del DNA. Las cadenas parentales de DNA se separan y la DNA polimerasa sintetiza cadenas hijas, utilizando como molde la secuencia de bases de las cadenas parentales. El diagrama muestra una replicación unidireccional, pero la mayor parte de la replicación en el DNA es bidireccional, se produce en ambas direcciones a la vez.

tres (tripletes). Esto significa que debe haber una considerable redundancia de tripletes (codones), ya que el DNA codifica sólo para 20 aminoácidos. Trabajos posteriores confirmaron que casi todos los aminoácidos están especificados por más de un triplete (Tabla 8-3).

El DNA muestra una estabilidad sorprendente, tanto en procariontes como en eucariontes. Es de interés que se

Tabla 8-3

El Código Genético: Aminoácidos especificados por los codones de RNA mensajero

		Segunda letra										
		U	C	A	G							
Primera letra	U	UUU } UUC } UUA } UUG }	Fenilalanina	UCU } UCC } UCA } UCG }	Serina	UAU } UAC } UAA } UAG }	Tirosina	UGU } UGC } UGA } UGG }	Cisteína	Final de mensaje	Triptófano	
		C	CUU } CUC } CUA } CUG }	Leucina	CCU } CCC } CCA } CCG }	Prolina	CAU } CAC } CAA } CAG }	Histidina	CGU } CGC } CGA } CGG }	Arginina		
			A	AUU } AUC } AUA } AUG }	Isoleucina	ACU } ACC } ACA } ACG }	Treonina	AAU } AAC } AAA } AAG }	Asparagina	AGU } AGC } AGA } AGG }	Serina	Arginina
				G	GUU } GUC } GUA } GUG }	Valina	GCU } GCC } GCA } GCG }	Alanina	GAU } GAC } GAA } GAC }	Ácido aspártico	GGU } GGC } GGA } GGG }	Glicina

										Tercera letra		
U	C	A	G	U	C	A	G	U	C		A	G

* También, principio de mensaje.

puede dañar por sustancias químicas nocivas del ambiente y por radiación. Tal daño no es normalmente permanente debido a que las células poseen un eficaz sistema de reparación. Se conocen varios tipos de daño y de reparación, uno de los cuales se denomina **reparación por escisión**. La radiación ultravioleta provoca a menudo que pirimidinas adyacentes se unan por enlaces covalentes (forman dímeros), impidiendo la transcripción y la replicación. Una serie de varias enzimas «reconoce» el área dañada de la cadena y escinde el par de pirimidinas dimerizadas y varias bases siguientes. La DNA polimerasa sintetiza entonces en la cadena perdida a lo largo de la que queda, de acuerdo con las reglas de apareamiento de bases, y la enzima **DNA ligasa** une el extremo de la nueva cadena a la antigua.

TRANSCRIPCIÓN Y PAPEL DEL RNA MENSAJERO

La información está codificada en el DNA, pero el DNA no participa directamente en la síntesis proteica. Es obvio que necesita un intermediario. Este intermediario es otro ácido nucleico llamado **RNA mensajero (mRNA)**. Los codones (tripletes) en el DNA se **transcriben** en mRNA, con el uracilo sustituyendo a la timina (Tabla 8-3).

Los RNA mensajeros, ribosómicos y de transferencia son transcritos directamente del DNA, donde cada uno está codificado por diferentes grupos de genes. En este proceso de producir una copia complementaria de una cadena o gen de DNA en la formación del mRNA se necesita una enzima, la **RNA polimerasa**. (De hecho, en los eucariontes, cada tipo de RNA [ribosómico, de transferencia y mensajero] está transcrito por un tipo específico de RNA polimerasa.) El mRNA contiene una secuencia de bases que es complemento de las bases de una de las dos cadenas de DNA, de la misma forma que las cadenas de DNA se complementan entre sí. Así, A en la cadena de DNA es sustituida por U en el mRNA, G es reemplazada por C, y T es reemplazada por A. Sólo una de las dos cadenas se utiliza como molde para la síntesis de RNA, ya que sólo una de ellas lleva el codón AUG, que inicia el mensaje (Tabla 8-3). La razón por la cual sólo una cadena del DNA bicatenario es la «cadena codificante» es que, de otra forma, el mRNA se formaría siempre en pares complementarios. En otras palabras, se producirían dos enzimas diferentes por cada secuencia del código de DNA en lugar de una sola. Esto conduciría a un caos metabólico.

Los genes del DNA en los procariontes están codificados en una cinta conti-

nua de DNA, que se transcribe en mRNA y después se traduce (ver la sección siguiente). Se creyó que así ocurriría también en los genes eucarióticos, hasta el sorprendente descubrimiento de que hay trozos de DNA transcritos a RNA en el núcleo que no encuentran el correspondiente mRNA en el citoplasma. En otras palabras, se han eliminado partes de mRNA nuclear en el núcleo antes de que el mRNA procesado sea transportado al citoplasma (Figura 8-18). Se ha descubierto, posteriormente, que muchos genes están divididos, interrumpidos por secuencias de bases que no codifican para un producto final y que el mRNA transcrito de ellos se debe «procesar» o «madurar» antes de la traducción en el citoplasma. Los segmentos de mRNA nuclear que no codifican reciben actualmente el nombre de **intrones**, mientras que aquellos que se traducen en los productos génicos se denominan **exones**. Antes de que el mRNA abandone el núcleo, se añade en el extremo 5' una «cabeza» de metilguanina y, normalmente, en el extremo 3' se une una «cola» de nucleótidos de adenina (poli-A). Después se eliminan los intrones y se unen los segmentos de los extremos de los exones (Figura 8-18).

En los mamíferos, los genes que codifican las histonas y el interferón están en

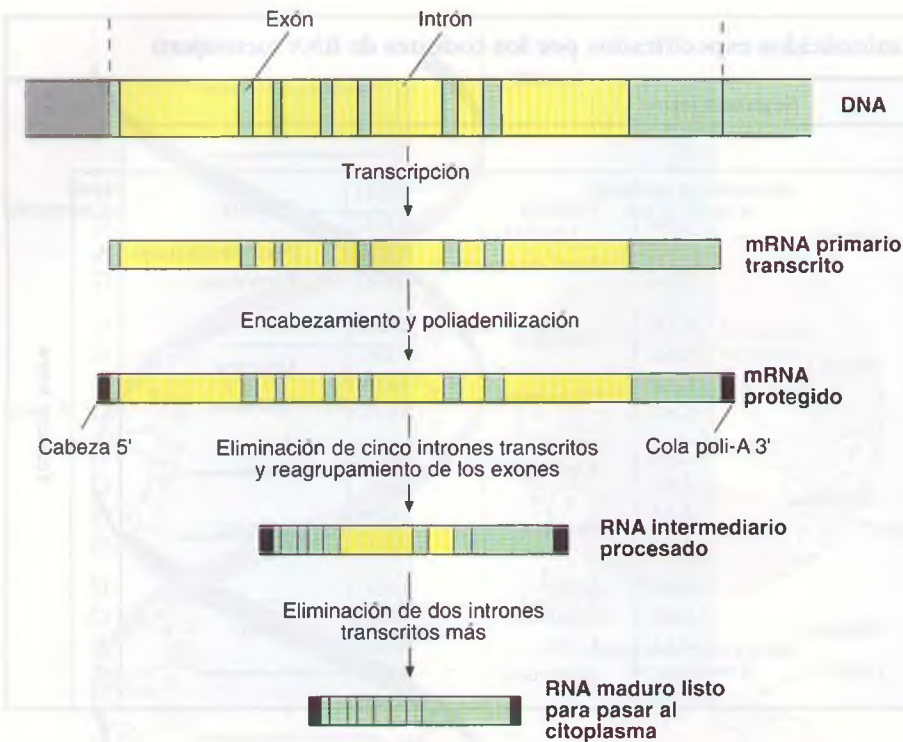


Figura 8-18

Transcripción y maduración del gen de la ovoalbúmina en la gallina. El gen completo, de 7700 pares de bases, se transcribe para formar el mRNA primario, al que se añaden la cabeza 5' de metilguanina y la cola 3' de poliadenilato. Después se eliminan los intrones y el mRNA maduro pasa al citoplasma.

segmentos continuos de DNA. Sin embargo, sabemos que los genes que codifican muchas proteínas están divididos. En la diferenciación de los linfocitos, las partes de los genes divididos que codifican para las inmunoglobulinas, en realidad se *reorganizan* durante el desarrollo, de forma que se obtienen diferentes proteínas de la transcripción y traducción subsiguientes. Esto explica en parte la enorme diversidad de anticuerpos fabricada por las estirpes de linfocitos (p. 682).

Los científicos han demostrado que la creencia de que los intrones son regiones no funcionales no es necesariamente verdadera. Aunque el DNA de las mitocondrias de los animales no tiene intrones, en los mRNA de otros organismos los intrones podrían codificar proteínas y, en un caso, para los componentes de los ribosomas. En la mayoría de las estudiadas hasta ahora, las proteínas codificadas por los intrones son «maturasas», proteínas que desempeñan algún papel en el procesamiento de los intrones de las que proceden o de intrones de diferentes genes. En algunos intrones

existen secuencias de bases que son complementarias de otras dentro del mismo intrón, lo que sugiere que el intrón se podría plegar para que las secuencias complementarias se pudiesen emparejar. Esto podría ser necesario para el apropiado alineamiento de las uniones del intrón antes del procesamiento. Más sorprendente aún ha sido el descubrimiento de que, al menos en algunos casos, el

RNA puede «autocatalizar» la escisión de intrones. Los extremos del intrón se unen, se forma así un pequeño círculo de RNA y los exones quedan unidos. Este proceso no encaja con la clásica definición de una enzima u otro catalizador ya que la propia molécula cambia en la reacción.

TRADUCCIÓN: ETAPA FINAL EN LA TRANSFERENCIA DE LA INFORMACIÓN

El proceso de **traducción** tiene lugar en los **ribosomas**, estructuras granulares compuestas de proteína y **RNA ribosómico (rRNA)**. El RNA ribosómico está formado por una subunidad grande y una pequeña. La subunidad pequeña se une a una depresión que tiene la subunidad grande y forman así el ribosoma funcional (Figura 8-19). Las moléculas de mRNA se fijan a los ribosomas para formar el complejo mRNA-ribosoma. Como solamente un corto segmento de una molécula de mRNA entra en contacto con un solo ribosoma, el mRNA normalmente se fija a varios ribosomas al tiempo. El complejo total, denominado **polirribosoma** o **polisoma**, permite que varias moléculas del mismo tipo de proteínas se sintetizen a la vez, una en cada ribosoma del polisoma (Figura 8-19).

El ensamblaje de las proteínas en el complejo mRNA-ribosoma requiere la acción de otra clase de RNA, llamado **RNA de transferencia (tRNA)**. Las moléculas del tRNA son sorprendentemente grandes y están plegadas de forma muy compleja en forma de hoja de trébol (Figura 8-20). Las moléculas del tRNA recogen aminoácidos libres de citoplas-

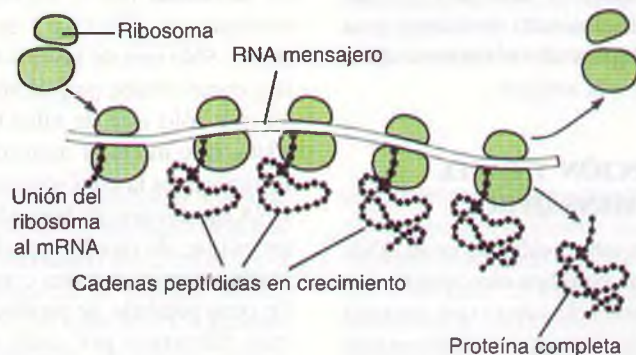
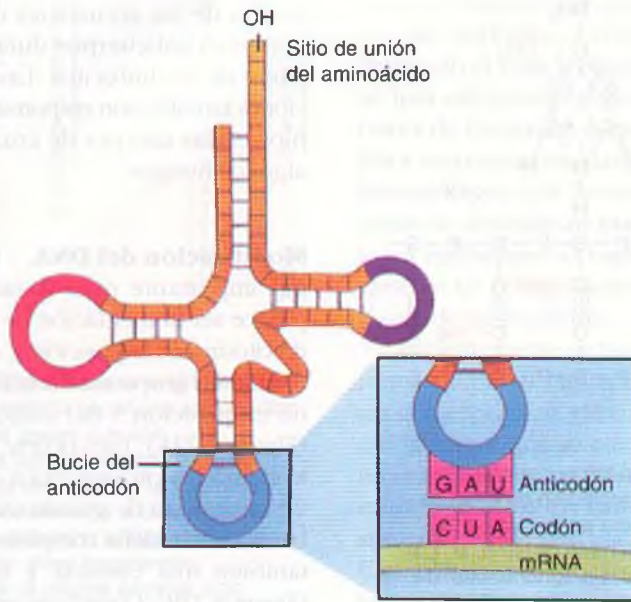


Figura 8-19

Formación de la cadena de proteína. A la vez que se mueven los ribosomas a lo largo del RNA mensajero, se añaden paso a paso los aminoácidos para formar la cadena polipeptídica.


Figura 8-20

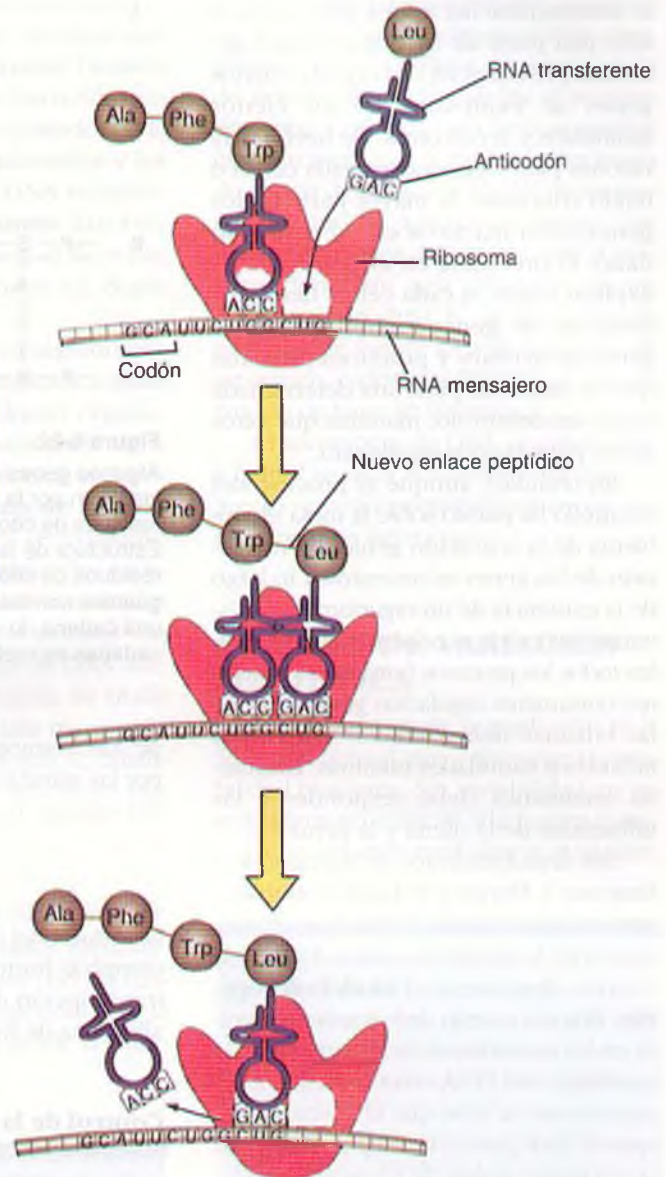
Estructura de una molécula de tRNA. El bucle del anticodón lleva las bases complementarias a aquellas presentes en el codón del mRNA. Los otros dos bucles intervienen en la unión con los ribosomas durante la síntesis de proteínas. El aminoácido libre se une al extremo -OH libre de la cadena simple mediante la tRNA sintetasa.

ma y los llevan al polisoma, donde se ensamblan en una proteína. Existe una molécula especial de tRNA para cada aminoácido. Además, cada tRNA está acompañado por una tRNA-sintetasa específica. Las tRNA sintetastas son enzimas necesarias para escoger y unir el extremo del aminoácido correcto al lugar de unión en el extremo de cada tRNA mediante un proceso denominado **carga**.

En la molécula de hoja de trébol queda expuesta una secuencia especial de tres bases (el **anticodón**) de la forma precisa para formar pares de bases con las bases complementarias (el **codón**) en el mRNA. La dirección de lectura de los codones y de ensamblaje de las proteínas es desde el extremo 5' al 3'. El anticodón del tRNA es la clave de la secuencia correcta de aminoácidos en la proteína que se está ensamblando.

Por ejemplo, la alanina se ensambla en la proteína cuando aparece el codón GCG en un mRNA. Esta traducción se lleva a cabo por el tRNA de alanina, en el cual el anticodón es CGC. El tRNA de alanina primero se carga con alanina por medio de su tRNA sintetasa. El complejo RNA-alanina se incorpora al ribosoma, donde se sitúa exactamente en el lugar correcto de la cadena de mRNA. Entonces el siguiente tRNA cargado, espe-

cificado por el código del mRNA (por ejemplo, tRNA-glicina), se incorpora al ribosoma y se fija junto al tRNA de alanina. Los dos aminoácidos se unen mediante un enlace peptídico (con la energía proporcionada por una molécula de guanosintrifosfato) y el tRNA de alanina se desprende. El proceso continúa paso a paso según se construye la cadena de proteína (Figura 8-21). Una proteína de 500 aminoácidos se puede ensamblar en menos de 30 segundos.


Figura 8-21

Formación de la cadena polipeptídica en el RNA mensajero. A la vez que el ribosoma se desplaza por la molécula de RNA mensajero, entran en el ribosoma moléculas de RNA transferente con aminoácidos unidos (*arriba*). Los aminoácidos se unen a la cadena polipeptídica y las moléculas de RNA transferente dejan el ribosoma (*abajo*).

REGULACIÓN DE LA EXPRESIÓN GÉNICA

En el Capítulo 7 vimos cómo el desarrollo ordenado de un organismo desde el óvulo fecundado hasta el adulto requiere la intervención del material genético en cada etapa del desarrollo. Los embriólogos han proporcionado pruebas evidentes de que cada una de las células de un embrión en desarrollo son genéticamente equivalentes. Queda así claro que

al diferenciarse los tejidos, éstos utilizan sólo una parte de las instrucciones genéticas presentes en cada célula. Ciertos genes se expresan sólo en ciertos momentos y no en otros. De hecho, hay razones para creer que, en cada célula o tejido concretos, la mayor parte de los genes están inactivos en un momento dado. El problema en el desarrollo es explicar cómo, si cada célula tiene una dotación de genes completa, ciertos genes se «activan» y producen proteínas que se necesitan para una determinada etapa del desarrollo, mientras que otros genes permanecen en silencio.

En realidad, aunque el proceso del desarrollo ha puesto sobre la mesa el problema de la activación génica, la regulación de los genes es necesaria a lo largo de la existencia de un organismo. Los sistemas enzimáticos celulares que controlan todos los procesos funcionales requieren obviamente regulación génica, ya que las enzimas tienen efectos poderosos incluso en cantidades mínimas. La síntesis enzimática debe responder a las influencias de la oferta y la demanda.

Los descubrimientos de los científicos franceses J. Monod y F. Jacob contribuyeron en gran manera a nuestro conocimiento de la regulación génica. Utilizando bacterias, describieron el **modelo del operón**. El conocimiento de la regulación génica en los procariontes es importante en la tecnología del DNA recombinante, pero actualmente se sabe que el concepto del operón tiene poca o nula aplicabilidad en la regulación génica de los eucariontes.

Regulación génica en los eucariontes

Hay muchos fenómenos diferentes en las células eucarióticas que pueden servir como puntos de referencia. Citaremos algunos ejemplos.

Control de la transcripción. Quizás éste sea el mecanismo más importante. Los **factores de transcripción** son moléculas que pueden tener un efecto positivo o negativo sobre la transcripción en RNA del DNA de los genes diana. Los factores pueden actuar dentro de las células que los producen o ser transportados a diferentes partes del cuerpo antes de actuar. Un ejemplo de factor de transcripción positivo es un receptor esteroi-

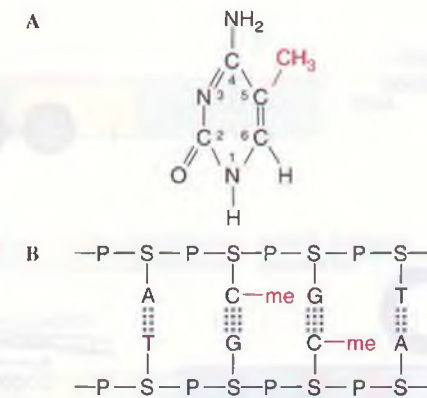


Figura 8-22

Algunos genes en los eucariontes se inactivan por la metilación de algunos residuos de citosina en la cadena **A**. Estructura de la 5-metilcitosina. **B**, Los residuos de citosina a continuación de guanina son los que están metilados en una cadena, lo que permite que ambas cadenas se metilen simétricamente.

de. Las hormonas esteroideas producidas por las glándulas endocrinas de otra parte del cuerpo penetran en la célula y se unen a una proteína receptora en el núcleo. El complejo receptor-esteroide se une entonces a un receptor nuclear en las células del oviducto de las gallinas; el complejo hormona-receptor activa así la transcripción de genes que codifican la albúmina de huevo y otras sustancias.

Control de la traducción. Los genes pueden ser transcritos y el mRNA secuestrado de tal forma que se retrase la traducción. Esto ocurre con frecuencia en el desarrollo de los óvulos de muchos animales. El ovocito acumula durante su desarrollo grandes cantidades de mRNA y, después, la fecundación activa el metabolismo y se inicia la traducción del RNA materno.

Reorganización génica. Los vertebrados poseen células, denominadas linfocitos, que llevan los genes que codifican proteínas llamadas anticuerpos (p. 681). Cada tipo de anticuerpo tiene la capacidad de unirse específicamente con una sustancia extraña determinada (antígeno). Debido a que el número de antígenos diferentes es enorme, la diversidad genética de los genes que codifican anticuerpos debe ser igualmente amplia. Una fuente de esta diversidad es la reorgani-

zación de las secuencias de DNA que codifican anticuerpos durante el desarrollo de los linfocitos. Las reorganizaciones también son responsables de cambios en las estirpes de cruzamiento en algunos hongos.

Modificación del DNA. Un mecanismo importante para desactivar genes parece ser la metilación de los residuos de citosina en la posición 5, es decir, añadiendo un grupo metilo (CH_3) al carbono en posición 5 del anillo de citosina (Figura 8-22A). Esto ocurre normalmente cuando la citosina está a continuación de un residuo de guanina; entonces, las bases en la cadena complementaria serán también una citosina y una guanina (Figura 8-22B). Cuando se replica el DNA, una enzima reconoce la secuencia CG y metila rápidamente la cadena hija, manteniendo el gen en estado inactivo.

INGENIERÍA GENÉTICA

El proceso en nuestro conocimiento de los mecanismos genéticos a nivel molecular, como se ha visto en las páginas anteriores, ha sido vertiginoso en los últimos años. Podemos esperar muchos más descubrimientos en un futuro cercano. Este progreso es, en gran parte, el resultado de la eficacia de muchas técnicas bioquímicas que se emplean actualmente en biología molecular. Tenemos espacio para describir brevemente sólo algunas de ellas.

Además de sus cromosomas, la mayoría de los procariontes y, al menos, algunas células eucarióticas tienen pequeños círculos de DNA bicatenario denominados *plásmidos*. Aunque sólo forman del 1 al 3 % del genoma total bacteriano, éstos pueden llevar información genética importante, por ejemplo, la resistencia a un antibiótico. Los plastos en las células vegetales (por ejemplo, los cloroplastos) y las mitocondrias, que se encuentran en la mayor parte de las células eucarióticas, se autorreplican y tienen su propio complemento de DNA en forma de pequeños círculos. El DNA de las mitocondrias y de los plastos codifican algunas de sus propias proteínas y otras están codificadas por genes nucleares.

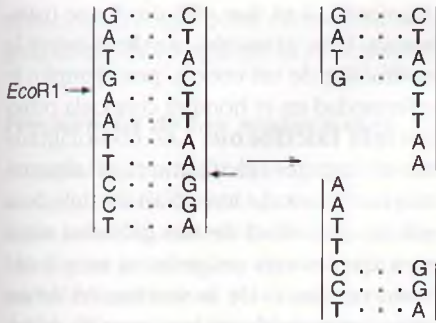


Figura 8-23

Acción de la endonucleasa restrictiva *EcoRI*. Esta enzima reconoce secuencias específicas de bases que son palindrómicas (un palíndromo es una palabra que se lee igual de izquierda a derecha que de derecha a izquierda). *EcoRI* deja «extremos adhesivos» que se emparejan con otros fragmentos escindidos por la misma enzima. Las cadenas se unen mediante la DNA ligasa.

Una de las herramientas más importantes en estas técnicas es una serie de enzimas llamadas **endonucleasas restrictivas**. Cada una de estas enzimas, obtenidas de las bacterias, rompe el DNA bicatenario en lugares concretos determinados por la particular secuencia de bases en dichos puntos. Muchas de estas endonucleasas cortan las cadenas de DNA, de forma que una de ellas tiene varias bases que sobresalen más allá de la otra cadena (Figura 8-23), dejando lo que se llama «extremos adhesivos». Cuando estos fragmentos de DNA se mezclan con otros que han sido escindidos por la misma endonucleasa tienden a reensamblarse por las reglas de la complementariedad de bases. Se ensamblan en su nueva posición mediante la enzima **DNA ligasa**.

Si el DNA reensamblado tras la escisión por la endonucleasa procede de dos fuentes diferentes, por ejemplo, un plásmido (ver nota en la p. 146) y un mamífero, el producto es un **DNA recombinante**. Para utilizar el DNA recombinante se debe clonar en bacterias. Las bacterias se tratan con cloruro de calcio diluido para hacerlas más susceptibles a la incorporación del DNA recombinante, pero los plásmidos no penetran en la mayor parte de las células presentes. Las células bacterianas que han incorporado el DNA recombinante se pueden identificar si el plásmido tiene un marcador, por ejemplo, resistencia a un antibiótico. Así,

sólo las bacterias que crezcan en presencia del antibiótico serán las que han absorbido el DNA recombinante. También se han utilizado algunos bacteriófagos (virus de bacterias) como portadores de DNA recombinante. Los plásmidos y los bacteriófagos que llevan DNA recombinante se denominan **vectores**. Los vectores mantienen su capacidad de replicarse en las células bacterianas; así, el gen insertado se amplifica.

Recientemente se ha conseguido una forma simple de clonar enzimáticamente un gen específico, de cualquier organismo, siempre que se conozca parte de la secuencia de ese gen. La técnica se denomina **reacción en cadena de la polimerasa (PCR)**, del inglés «Polymerase Chain Reaction»). Se sintetizan dos cadenas cortas de nucleótidos denominados cebadores («primer»); los cebadores son complementarios de cadenas de DNA diferentes en la secuencia conocida. Se añade cada cebador en exceso a una muestra de DNA del organismo y la mezcla se calienta para separar la doble hélice en dos cadenas sencillas. Cuando se enfría la mezcla, hay mucha probabilidad de que cada cadena del gen problema se una a un cebador antes que a la otra cadena del gen, porque hay más cebador presente. Se añade la DNA polimerasa con los cuatro trifosfatos desoxirribonucleótidos y la síntesis del DNA se realiza desde el extre-

Un **clon** es un grupo de individuos o células que proceden, por reproducción asexual, de un único individuo. Cuando hablamos de clonar un gen o un plásmido en las bacterias, queremos decir que aislamos una colonia o grupo de bacterias que derivan de un único antecesor en el cual se ha insertado el gen o el plásmido.

mo 3' de cada cebador, moviéndose éste desde el extremo 5' hacia el 3'. Si se eligen los cebadores de tal forma que cada uno se une al extremo 3' de cada una de las cadenas molde, se sintetizarán las cadenas complementarias nuevas completas y el número de copias del gen se habrá duplicado (Figura 8-24). Entonces, la mezcla de reacción se recalienta y

enfría de nuevo para permitir que más cebadores se unan a copias nuevas y originales de cada cadena. Con cada ciclo de síntesis de DNA se dobla el número de copias. Como en cada ciclo se pueden emplear menos de 5 minutos, el número de copias de un gen se puede incrementar de uno a, aproximadamente, un millón, en menos de 2 horas! La PCR permite clonar un gen conocido de un paciente individual, la identificación de una gota de sangre seca de la escena de un crimen, o clonar el DNA de un mamut lanudo de hace 40 000 años.

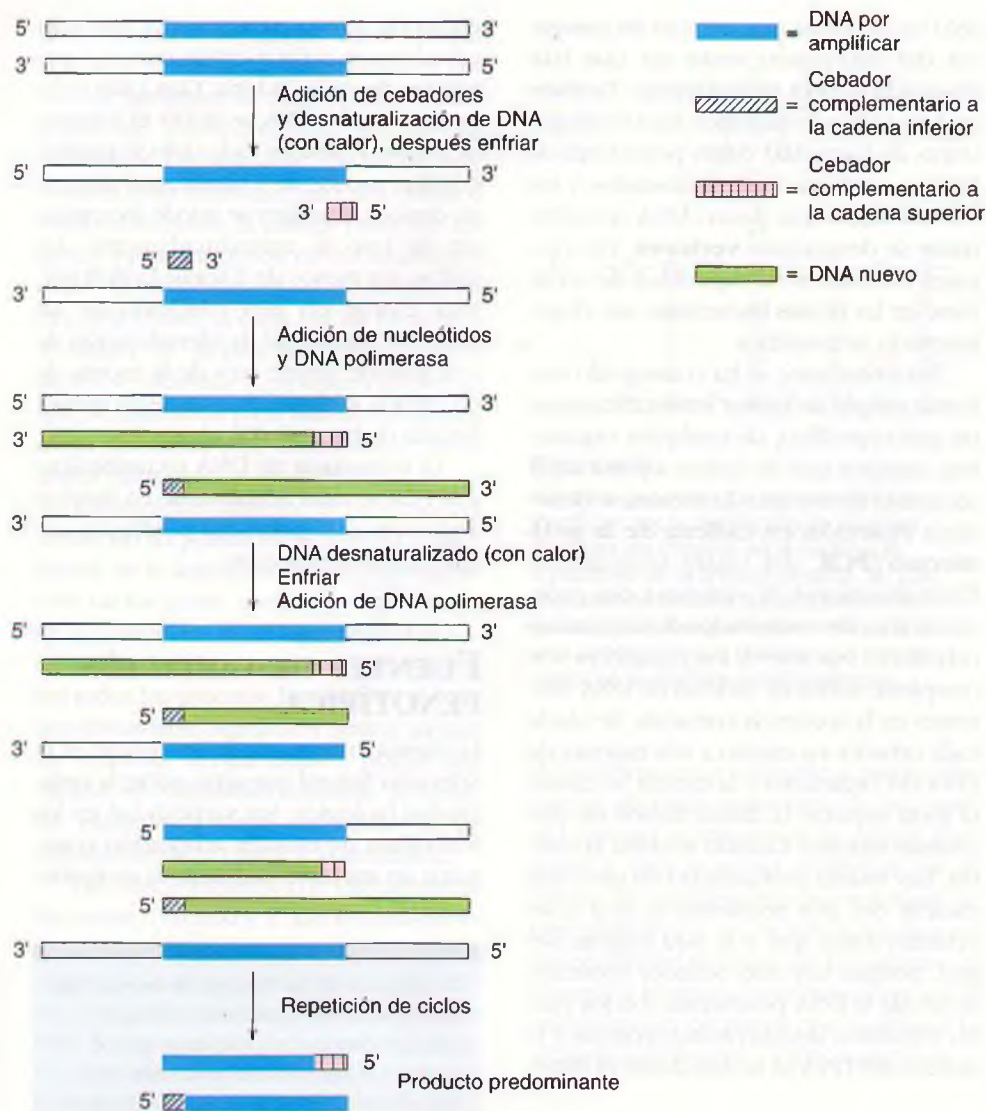
La tecnología de DNA recombinante y la PCR se usan actualmente en muchas áreas con gran potencial positivo y con muchos usos prácticos.

FUENTES DE VARIACIÓN FENOTÍPICA

La fuerza creativa de la evolución es la Selección Natural que actúa sobre la variabilidad biológica. Sin variabilidad en los individuos no existiría adaptación continua a un ambiente cambiante ni evolución.

Las técnicas de la biología molecular han permitido a los científicos realizar proezas con las que sólo unos pocos podrían haber soñado solamente hace una década. Llevar a cabo estos hechos traerá enormes beneficios a la humanidad en cuanto a la mejora de la producción alimentaria y el tratamiento de las enfermedades. El progreso con las plantas de cosecha ha sido tan rápido que podemos esperar que el algodón, el arroz, el maíz, la caña de azúcar, la soja, el tomate y la alfalfa tratados genéticamente, alcancen el mercado antes del año 2000. El desarrollo de los animales transgénicos de utilidad potencial no ha llegado tan lejos como en el caso de las plantas. La terapia génica para enfermedades hereditarias presenta muchas dificultades, pero la investigación en este área es intensa y los ensayos clínicos para ciertas enfermedades acaban de empezar.

En realidad hay varias fuentes de variabilidad, algunas de las cuales ya se han descrito. La distribución independiente de los cromosomas durante la

**Figura 8-24**

Pasos en la reacción en cadena de la polimerasa (PCR).

meiosis es un proceso al azar que produce nuevas combinaciones de cromosomas en los gametos. Además, el sobrecruzamiento cromosómico durante la meiosis permite la recombinación de genes ligados entre cromosomas homólogos, aumentando aún más la variabilidad. La unión al azar de los gametos de ambos padres es otra fuente de variación adicional.

Así, la reproducción sexual multiplica la variabilidad y proporciona la diversidad y plasticidad necesarias para que una especie sobreviva a cambios ambientales. La reproducción sexual, con su secuencia de segregación y recombinación de genes, generación tras generación, es, según el genetista T. Dobzhansky, «la adaptación maestra que hace

que las otras adaptaciones evolutivas sean más fácilmente accesibles».

Aunque la reproducción sexual amplifica cualquier diversidad genética que exista en la población, debe haber formas de generar variación genética *nueva*. Esto sucede a través de las mutaciones genéticas y, a veces, por aberraciones cromosómicas.

MUTACIONES GÉNICAS

Las mutaciones genéticas son cambios químicos en los genes que producen una alteración de la secuencia de bases en el DNA. Estas mutaciones se pueden estudiar directamente determinando la secuencia del DNA, e indirectamente a través de sus efectos en el fenotipo del

organismo, si es que esos efectos se manifiestan. Una mutación puede suponer la sustitución de un codón, por ejemplo, la enfermedad en el hombre conocida como **anemia falciforme**. Los homocigotos con el carácter falciforme normalmente mueren antes de los 30 años, debido a que la capacidad de sus glóbulos rojos para transportar oxígeno es muy baja, como resultado de la sustitución de un único aminoácido en la secuencia de los aminoácidos de su hemoglobina. Otras mutaciones pueden implicar la delección de una o más bases o la inserción de bases adicionales en la cadena de DNA. Por tanto, la traducción del mRNA cambiará, conduciendo a codones que especifican aminoácidos incorrectos.

Una vez que un gen ha mutado, indefectiblemente se reproduce como lo hacía antes de mutar. Muchas mutaciones son perjudiciales, muchas ni perjudican ni benefician y, a veces, las mutaciones son ventajosas. Estas son de gran importancia para la evolución porque proporcionan nuevas posibilidades sobre las que trabaja la selección natural para formar adaptaciones. La selección natural determina qué nuevos alelos merecen sobrevivir; el ambiente impone un proceso de selección que conserva al beneficioso y elimina al dañino.

Cuando un alelo de un gen muta a un nuevo alelo, tiende a ser recesivo y sus efectos suelen estar enmascarados por el otro alelo de la pareja. Solamente en la condición homocigótica se pueden expresar tales alelos mutantes. Así, una población lleva una reserva de genes recesivos mutantes, algunos de los cuales son letales, en condición homocigótica, pero raramente se presentan en dicha condición. La endogamia favorece la formación de homocigotos y aumenta la probabilidad de que mutantes recesivos se expresen en el fenotipo.

La mayoría de las mutaciones están condenadas a una existencia breve. Sin embargo, hay casos en los que las mutaciones pueden ser perjudiciales o neutras bajo un conjunto de condiciones ambientales y beneficiosas bajo otras condiciones distintas. Si se produce un cambio ambiental, se podría dar una nueva adaptación beneficiosa para la especie. El ambiente cambiante de la Tierra ha proporcionado numerosas oportunidades para nuevas combinaciones genéticas y

mutaciones, como pone en evidencia la gran diversidad actual de la vida animal.

Frecuencia de las mutaciones

Aunque las mutaciones se producen al azar, en loci diferentes prevalecen distintas tasas de mutación. Es más probable que se produzcan algunos *tipos* de mutación que otros, y los genes individuales difieren considerablemente en longitud. Un gen largo (más pares de bases) es más susceptible de sufrir una mutación que un gen corto. Así, es posible estimar tasas medias de mutación espontánea para diferentes organismos y caracteres.

En términos relativos, los genes son extremadamente estables. En la estudiada mosca de la fruta *Drosophila* hay, aproximadamente, una mutación detectable por cada 10 000 loci (tasa del 0,01 % por locus y generación). La tasa en el hombre es de un 1 por 10 000 a un 1 por 100 000 loci por generación. Si aceptamos esta última cifra, más conservadora, resulta que el único alelo normal se espera que pase por 100 000 generaciones antes de que sufra una mutación. Sin embargo, como los cromosomas humanos poseen 100 000 loci, cada persona lleva aproximadamente una mutación. De forma semejante, cada óvulo o espermatozoide que se produce contiene, en promedio, un alelo mutante.

Como la mayoría de las mutaciones son deletéreas, estas estadísticas son cualquier cosa menos optimistas. Afortunadamente, la mayor parte de los genes son recesivos y no se expresan en los heterocigotos. Sólo unos pocos incrementan la suficiente frecuencia en los homocigotos para expresarse.

GENÉTICA MOLECULAR DEL CÁNCER

El defecto fundamental de las células cancerosas es que proliferan de forma incontrolada (**crecimiento neoplásico**). El mecanismo que controla la velocidad de división de las células normales se ha

degradado de alguna manera y las células cancerosas se multiplican con mucha rapidez, invadiendo otros tejidos del cuerpo. Las células cancerosas se originan a partir de células normales que pierden su restricción en la división y se vuelven en cierto modo indiferenciadas (menos especializadas). Por ello, hay muchas clases de cáncer, según el origen de las células fundadoras del tumor. En años recientes se han acumulado pruebas que indican que el cambio en muchas células cancerosas, quizás en todas, tiene una base genética y el estudio de las alteraciones genéticas que provocan el cáncer es hoy día uno de los objetivos principales de la investigación de esta enfermedad.

ONCOGENES Y GENES SUPRESORES DE TUMOR

Ahora admitimos que el cáncer es el resultado de cambios genéticos especifi-

De los muchos modos en que el DNA celular puede sufrir alteraciones, los tres más importantes son la radiación ionizante, la radiación ultravioleta y los agentes químicos mutagénicos. La alta energía de la radiación ionizante (rayos X y rayos gamma) provoca la expulsión de los electrones de los átomos en que se encuentran, lo que produce átomos ionizados con electrones desapareados (radicales libres). Los radicales libres (principalmente los del agua) son muy reactivos químicamente y reaccionan con moléculas en la célula, incluyendo el DNA. Algún DNA alterado se repara, pero si la reparación no es adecuada, se produce una mutación. La radiación ultravioleta es de energía mucho menor que la radiación ionizante y no produce radicales libres. Las pirimidinas del DNA la absorben y provoca la formación de dobles enlaces covalentes entre pirimidinas adyacentes. Los mecanismos de reparación de las alteraciones UV pueden ser también incorrectos. Los mutágenos químicos reaccionan con las bases del DNA y provocan errores en el apareamiento durante la replicación.

cos que tienen lugar en un clon particular de células. Estos incluyen alteraciones en dos tipos de genes: los **oncogenes** y los **genes supresores de tumor**; existen numerosos genes específicos conocidos de cada tipo.

Los oncogenes (G. *onkos*, bulto, masa + *genos*, origen) son genes cuya actividad se ha asociado durante algún tiempo con la producción del cáncer. Son genes que se encuentran normalmente en las células y en su forma normal se denominan **proto-oncogenes**. Uno de éstos codifica una proteína conocida como **Ras**. La proteína Ras es una guanosín trifosfatasa (**GTPasa**) que se encuentra justo bajo la membrana celular. Cuando un receptor de la superficie celular se une a un factor de crecimiento, la proteína Ras se activa y se inicia una cascada de reacciones que, por último, conducen a la división celular. La forma oncogén codifica una proteína que inicia la cascada de la división celular incluso cuando el factor de crecimiento no se ha unido al receptor de la membrana, es decir, cuando el factor de crecimiento está ausente.

Los productos génicos de genes supresores de tumor actúan como controladores de la proliferación celular. Uno de tales productos se denomina **p53** (de proteína «53 kilodalton», una referencia a su peso molecular). Las mutaciones en el gen que codifica la p53 se presentan, aproximadamente, en la mitad de los 6,5 millones de casos de cáncer en el hombre que se diagnostican cada año. La p53 normal desempeña un número de funciones importantes, dependiendo de las circunstancias de la célula. Puede desencadenar apoptosis (p. 61) actuar como activador o represor de la transcripción (activar o desactivar genes), controlar el paso de la fase G₁ a S en el ciclo celular y provocar la reparación del DNA dañado. Muchas de las mutaciones conocidas en la p53 están relacionadas con su unión al DNA y, por tanto, con su función.

Resumen

Los genes son las entidades unitarias que determinan todas las características de un organismo y se heredan de los progenitores a la descendencia. Las variantes alélicas de los genes pueden ser dominantes, recesivas o intermedias; los alelos recesivos en un genotipo heterocigótico no se expresan en el fenotipo, sino que requieren la condición homocigótica para su expresión. En un cruce monohíbrido que afecte a un alelo dominante y a su alelo recesivo (ambos progenitores homocigóticos), la generación F_1 será toda heterocigótica, mientras que los genotipos de la F_2 aparecerán en una proporción 1:2:1 y los fenotipos en una proporción 3:1. Esto se demuestra en la ley de Mendel de la segregación. En la herencia intermedia, los heterocigotos muestran fenotipos intermedios entre los fenotipos homocigóticos o, a veces, muestran un fenotipo diferente, con sus correspondientes alteraciones en la proporción fenotípica. Los cruces dihíbridos (en los cuales los genes de los dos caracteres se encuentran en pares distintos de cromosomas homólogos) demuestran la ley de Mendel de la segregación independiente y las proporciones fenotípicas serán 9:3:3:1 con alelos dominantes y recesivos para cada gen. Las proporciones para cruces monohíbridos y dihíbridos se pueden determinar mediante la construcción de un cuadro de Punnett, pero las leyes de la probabilidad permiten mucho más fácilmente el cálculo de las proporciones en cruces de dos o más caracteres.

Los genes pueden tener dos o más alelos y las diferentes combinaciones de alelos pueden producir diferentes efectos fenotípicos. Los alelos de genes diferentes pueden interaccionar para producir un fenotipo, como ocurre en la herencia poligénica, en la cual un gen afecta a la expresión de otro gen.

El género se determina en la mayoría de los animales mediante los cromosomas sexuales; en el hombre, las moscas de la fruta y muchos otros animales, las hembras tienen dos cromosomas X y los machos un X y un Y. Un gen en el cromosoma X muestra herencia ligada al sexo y producirá un efecto en el macho, incluso cuando el alelo recesivo está presente, debido a que el cromosoma Y no lleva el alelo correspondiente. Todos los genes de un cromosoma autosómico dado están ligados y sus variantes no se segregan independientemente a no ser que se encuentren muy distanciados entre sí sobre el cromosoma, de tal forma que se produce sobrecruzamiento

entre ellos casi en cada meiosis. El sobrecruzamiento aumenta la cantidad de recombinación genética en una población. Como la frecuencia de sobrecruzamiento entre dos genes aumenta con la distancia entre los loci de los genes en el cromosoma, se pueden construir mapas genéticos de cada cromosoma.

Ocasionalmente, se produce en la meiosis la no disyunción de uno de los cromosomas y uno de los gametos acaba con un cromosoma de más y el otro con $n - 1$ cromosomas. Los cigotos resultantes normalmente no sobreviven; las personas con $2n + 1$ cromosomas pueden vivir, pero nacen con serias deficiencias, como en el caso del síndrome de Down.

Comúnmente, un gen controla la producción de un RNA que codifica una proteína o un polipéptido (hipótesis: un gen, un polipéptido), pero también los distintos tipos de RNA están codificados en los genes.

Los ácidos nucleicos de las células son DNA y RNA, grandes polímeros de nucleótidos, cada uno de los cuales está compuesto por una base nitrogenada, un azúcar pentosa y un grupo fosfato. Las bases nitrogenadas en el DNA son la adenina (A), la guanina (G), la timina (T) y la citosina (C) y las del RNA son las mismas excepto que el uracilo (U) sustituye a la timina. El DNA es una molécula helicoidal de doble cadena, en la que las bases se dirigen unas hacia otras desde un esqueleto de azúcar-fosfato: A siempre se empareja con T y G lo hace siempre con C. Así, las cadenas de DNA son antiparalelas y complementarias, manteniéndose unidas mediante enlaces de hidrógeno entre las bases apareadas. En la replicación del DNA las cadenas se separan y la enzima DNA polimerasa sintetiza una nueva cadena a lo largo de cada cadena parental, utilizando la cadena parental como molde.

Muchas secuencias de DNA codifican para proteínas. La secuencia de bases en el DNA es el código para la secuencia de aminoácidos en la proteína final. Cada triplete de tres bases especifica un aminoácido concreto.

Las proteínas se sintetizan por transcripción de DNA en la secuencia de bases de una molécula de RNA mensajero (mRNA), que funciona junto con los ribosomas (que contienen RNA ribosómico [rRNA] y proteínas) y RNA de transferencia (tRNA). Los ribosomas se unen a la cadena de mRNA y se mueven a lo largo de ella, ensamblando la secuencia de aminoácidos de la proteína. Cada aminoácido

es colocado en posición para su ensamblaje por una molécula de tRNA, que lleva a su vez una secuencia de bases (anticodón) complementaria de los codones correspondientes en el mRNA. En el DNA nuclear eucariótico la secuencia de bases de DNA que codifica para los aminoácidos de una proteína (exones) está interrumpida por secuencias intercaladas (intrones). Los intrones se eliminan del mRNA primario antes de que abandone el núcleo y la proteína se sintetiza en el citoplasma.

Los genes, y la síntesis de los productos de los que son responsables, deben estar regulados: activados o inhibidos en respuesta a condiciones ambientales cambiantes o a la diferenciación celular. La regulación génica en los eucariontes es compleja y se desconocen varios mecanismos. Un mecanismo de inhibición es la metilación de los residuos de citosina de la cadena de DNA, que inhibe la transcripción. Otros mecanismos implican el control de la traducción y la redistribución génica.

Los métodos modernos en genética molecular han hecho posible avances espectaculares. Las endonucleasas restrictivas escinden el DNA en secuencias específicas de bases y estos DNA troceados de diferente origen se pueden reensamblar para formar DNA recombinante. Combinando DNA de mamífero con DNA viral o de plásmidos, se puede introducir un gen de mamífero dentro de células bacterianas que expresan dicho gen. La reacción en cadena de la polimerasa (PCR) permite, de forma relativamente simple, clonar genes específicos incluso si sólo se conoce una pequeña secuencia del gen.

Una mutación es una alteración físico-química de las bases del DNA, que puede cambiar el efecto fenotípico del gen. Aunque raras y normalmente dañinas para la supervivencia o reproducción del organismo, las mutaciones son ocasionalmente beneficiosas y proporcionan un nuevo material genético sobre el que puede actuar la selección natural.

El cáncer (crecimiento neoplásico) está asociado con series de alteraciones genéticas en un clon de células que permiten una proliferación incontrolada de dichas células. Los oncogenes (como el gen que codifica la proteína Ras) y la inactivación de genes supresores de tumor (como el que codifica la proteína p53) se han implicado en muchos tipos de cáncer.

Cuestionario

- ¿Cuál es la relación entre cromosomas homólogos y alelos?
- Defina los siguientes conceptos: dominante, recesivo, cigoto, heterocigoto, homocigoto, fenotipo, genotipo, cruce monohíbrido, cruce dihíbrido.
- Construya, mediante cuadros de Punnett, un cruce entre individuos con los siguientes genotipos: $A/a \times A/a$; $A/a B/b \times A/a B/b$.
- Defina concisamente las leyes de Mendel de la segregación y de la segregación independiente.
- Suponiendo que los ojos pardos (P) son dominantes sobre los ojos azules (p), determine el genotipo de los individuos que se citan a continuación: el hijo, de ojos azules, de una pareja de ojos pardos, se casa con una mujer de ojos pardos cuya madre es de ojos pardos y cuyo padre tiene ojos azules. El hijo de ambos es de ojos azules.
- Recuérdese que el color rojo (R) en las flores del dondiego de noche actúa con dominancia incompleta sobre el blanco (R'). En los siguientes cruces, señale el genotipo de los gametos producidos por cada parental y el color de las flores de la descendencia: $R/R' \times R/R'$; $R'/R' \times R/R'$; $R/R \times R/R'$; $R/R \times R'/R'$.
- Un ratón pardo macho se cruza con dos hembras negras. Tras varias camadas, la primera hembra ha producido 48 ratones negros y la segunda 14 negros y 11 pardos. ¿Podría deducir el patrón hereditario para el color del pelaje y los genotipos de los padres?
- El pelaje rizado (R) es dominante sobre el pelaje liso (r) en las cobayas y el pelaje negro (N) es dominante sobre el blanco (n). Si una cobaya homocigótica de pelaje negro rizado se cruza con una homocigótica de pelaje blanco liso, deduzca el aspecto de lo siguiente: la F_1 , la F_2 , la descendencia de la F_1 cruzada con un parental de pelaje negro rizado.
- Supongamos, en el hombre, que la condición de ser diestro (D) domina sobre la de ser zurdo (d) y que los ojos pardos (P) son dominantes sobre los azules (p). Un hombre diestro y con los ojos azules se casa con una mujer diestra de ojos pardos. Sus dos hijos son, respectivamente, diestro con ojos azules y zurdo de ojos pardos. El hombre se casa de nuevo y esta vez la mujer es diestra y de ojos pardos. Tienen diez hijos, todos diestros y de ojos pardos. ¿Cuáles son los genotipos del hombre y de las dos mujeres?
- En *Drosophila*, los ojos rojos (R) son dominantes sobre los blancos (r) y el carácter recesivo está sobre el cromosoma X. Las alas vestigiales (v) son recesivas con respecto a las alas normales (V). ¿Cuál será el aspecto de los siguientes cruces?: $X^R/X^r V/v \times X^R/Y v/v$; $X^r/X^r V/v \times X^R/Y V/v$.
- Se asume que la ceguera para los colores es un carácter recesivo situado en el cromosoma X. Un hombre y una mujer con visión normal tienen la siguiente descendencia: una hija con visión normal que tiene seis hijos de visión normal y un hijo daltónico que tiene una hija con visión normal. ¿Cuáles son los genotipos probables de todos los individuos?
- Distinga lo siguiente: euploidía, aneuploidía y poliploidía; monosomía y trisomía.
- Nombre las purinas y las pirimidinas del DNA y explique cómo se emparejan entre sí en la doble hélice. ¿Cuáles son las purinas y las pirimidinas del RNA y cuáles son sus complementarias en el DNA?
- Explique cómo se replica el DNA.
- ¿Por qué no es posible que un codón esté formado por sólo dos bases?
- Explique la transcripción y el procesamiento del mRNA en el núcleo.
- Explique el papel del mRNA, el tRNA y del rRNA en la síntesis de proteínas.
- Explique cuatro formas de regulación de los genes en los eucariontes.
- En la genética molecular moderna, ¿qué es el DNA recombinante y cómo se prepara?
- Cite tres fuentes de variación fenotípica.
- Diferencie proto-oncogén y oncogén. Explique dos mecanismos por los que el cáncer podría estar producido por cambios genéticos.
- ¿Qué son las proteínas Ras y p53? ¿Cómo podrían contribuir al desarrollo de cáncer mutaciones en los genes que codifican para estas proteínas?
- Señale los pasos esenciales del método de la reacción en cadena de la polimerasa.

Bibliografía

- Cavenee, W. K., and R. L. White. 1995. The genetic basis of cancer. *Sci. Am.* **272**:72-79 (Mar.). *Describe mutaciones en células de cáncer colorrectal y de tumores cerebrales.*
- Culotta, D., and D. E. Koshland, Jr. 1993. p53 sweeps through cancer research. *Science* **262**:1958-1961. *La p53 se descubrió en 1979, pero fue 10 años antes de que los científicos empezaran a descubrir su importancia.*
- Erllich, H. A., D. Gelfand, and J. J. Sninsky. 1991. Recent advances in the polymerase chain reaction. *Science* **252**:1643-1651. *Revisión de avances recientes en métodos y aplicaciones de la PCR.*
- Friend, S. 1994. p53: a glimpse at the puppet behind the shadow play. *Science* **265**:334-335. *Resumen corto de las funciones cruciales de la proteína p53 y de cómo las mutaciones en los genes que codifican para la misma conducen a la inactivación.*
- Hall, A. 1994. A biochemical function for Ras-at last. *Science* **264**:1413-1414. *La proteína Ras es una enzima en la cascada de señales de la transducción que provoca la división de una célula.*
- Klug, W. S. 1991. Concepts of genetics, ed. 3. New York, Macmillan Publishing Company. *Un texto corto.*
- Koshland, D. E., Jr. 1989. The engineering of species. *Science* **244**:1233. *Se trata del editorial de un número de la revista que contiene varias revisiones sobre ingeniería genética.*
- Mange, E. J., and A. P. Mange. 1994. Basic human genetics. Sunderland, Massachusetts, Sinauer Associates. *Un texto introductorio, legible, que se concentra en la genética de las especies animales de mayor interés para la mayoría de nosotros.*

Bibliografía (Continuación)

- Marx, J. 1994. Oncogenes reach a milestone. *Science* **266**:1942-1944. *La investigación sobre los oncogenes nos ha ayudado a entender muchos procesos celulares normales.*
- Mullis, K. B. 1990. The unusual origin of the polymerase chain reaction. *Sci. Am.* **262**:56-65 (Apr.). *Cómo el autor tuvo la idea de la producción simple de copias ilimitadas de DNA mientras conducía por las montañas de California.*
- Russell, P. J. 1992. *Genetics*, ed. 3. New York, HarperCollins Publishers. *Popular texto de genética general.*
- Verma, I. M. 1990. Gene therapy. *Sci. Am.* **263**:68-84 (Nov.). *Revisión de las perspectivas de tratamiento y la prevención de enfermedades genéticas mediante la introducción de genes sanos en el organismo.*
- Weinberg, R. A. 1991. Tumor suppressor genes. *Science* **254**:1138-1143. *Cómo la inactivación de los genes supresores tumorales es un paso en la producción del cáncer.*

9

Evolución orgánica



Un legado de cambio

La característica fundamental de la historia de la vida es el legado de cambio perpetuo. A pesar de la aparente permanencia del mundo natural, el estado de cambio caracteriza a todas las cosas, en la Tierra y en el Universo. Innumerables clases de animales y plantas han florecido y desaparecido, dejando tras de ellas un imperfecto registro fósil de su existencia. Muchas, pero no todas, han dejado descendientes que muestran una semejanza sólo parcial con ellas.

Los cambios vitales se perciben y miden de muchas maneras. En una escala temporal a corto plazo, vemos cambios en las frecuencias de las variantes genéticas dentro de las poblaciones. Los cambios evolutivos en las frecuencias relativas de mariposas claras y oscuras se observaron dentro del lapso de tiempo de una vida humana, en entornos contaminados de la Inglaterra industrializada. El registro fósil revela la formación de nuevas especies y los cambios dramáticos en el aspecto de los organismos en escalas de

tiempo más amplias, que cubren entre 100 000 y 1 millón de años. Las principales tendencias evolutivas y las extinciones masivas periódicas se aprecian en escalas temporales aún mayores, que abarcan decenas de millones de años. El registro fósil de los caballos a lo largo de los pasados 50 millones de años muestra una serie de especies diferentes que remplazan a otras más antiguas a través del tiempo, para finalizar con los familiares caballos que conocemos hoy en día. El registro fósil de los invertebrados marinos nos muestra una serie de extinciones en masa separadas por intervalos de aproximadamente 26 millones de años.

La Tierra posee su propio registro del cambio histórico irreversible que llamamos evolución orgánica. Ya que cada rasgo de la vida, tal como lo conocemos hoy, es el producto de un proceso evolutivo, los biólogos consideran la evolución orgánica como la piedra angular de todo conocimiento biológico. ■

En el Capítulo 1 se presentó la teoría evolutiva de Darwin como el paradigma dominante que guía la biología. Charles Robert Darwin y Alfred Russel Wallace (Figura 9-1) fueron los primeros en establecer este paradigma. Hoy en día, la realidad de la evolución orgánica sólo puede negarse si se traspasan los límites de la razón. Como escribió el notable biólogo inglés Sir Julian Huxley, «Charles Darwin llevó a cabo la mayor de las revoluciones del pensamiento humano, mayor que la de Einstein, la de Freud o incluso la de Newton, al establecer el hecho de la evolución orgánica y descubrir simultáneamente su mecanismo». La teoría de Darwin nos permite comprender tanto la genética de las poblaciones como el registro fósil. Revisaremos primero el desarrollo histórico de las ideas sobre la evolución tal y como condujeron al darwinismo, para discutir después las evidencias actuales que apoyan las cinco teorías de Darwin sobre la evolución y sus modificaciones.

DESARROLLO HISTÓRICO DE LA IDEA DE EVOLUCIÓN ORGÁNICA

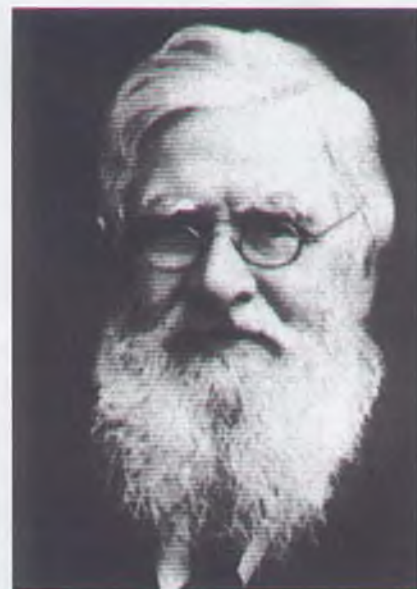
IDEAS EVOLUTIVAS PREDARWINISTAS

Antes del s. XVIII, las especulaciones sobre el origen de las especies estaban basadas en mitos y supersticiones, sin nada parecido a una teoría científicamente comprobable. Los mitos creacionistas contemplaban el mundo como una entidad constante, invariable tras su creación. No obstante, algunos pensadores se aproximaron a la idea de que la naturaleza tiene una larga historia de cambio perpetuo e irreversible.

Los primeros filósofos griegos, principalmente Xenófanes, Empédocles y Aristóteles, desarrollaron una idea primaria de cambio evolutivo. Reconocieron los fósiles como evidencias de una vida anterior, que creyeron destruida por una catástrofe natural. A pesar de su espíritu de inquietud intelectual, los griegos no establecieron un concepto evolutivo, y la idea fue declinando ya antes del advenimiento de la cristiandad. Las oportunidades para el pensamiento evolutivo se vieron aún más restringidas al imponerse la versión bíblica de la creación del



A



B

Figura 9-1

Fundadores de la teoría de la selección natural. **A**, Charles Robert Darwin (1809 a 1882) en 1881, un año antes de su muerte. **B**, Alfred Russel Wallace (1823 a 1913) en 1895. Darwin y Wallace llegaron independientemente a la misma teoría. Una carta y un ensayo que Wallace envió a Darwin en 1852 impulsaron a éste a escribir el *Origen de las especies*, publicado en 1859.

A, Cortesía del Museo Americano de Historia Natural, Nueva York, Neg. #32662. **B**, Cortesía del Museo Británico de Historia Natural, Londres.

mundo como dogma de fe. El arzobispo James Ussher, a mediados del s. XVII, fijó el año 4004 a.C. como origen de la vida. Los puntos de vista evolutivos fueron considerados como revolucionarios y heréticos, y aún hoy persiste cierta controversia. El naturalista francés Georges Louis Buffon (1707-1788) remarcó la influencia del ambiente en las modificaciones de los tipos animales. También extendió la edad de la Tierra hasta 70 000 años.

El lamarckismo: la primera explicación científica de la evolución

La primera explicación coherente de la evolución se debe al naturalista francés Jean Baptiste de Lamarck (1744-1829) (Figura 9-2) en 1809, el año del nacimiento de Darwin. Estableció el primer marco convincente para la idea de que los fósiles eran los restos de animales extintos. El mecanismo evolutivo propuesto por Lamarck, la **herencia de los caracteres adquiridos**, era sorprendentemente simple: los organismos, al tratar de ajustarse a las exigencias de su entorno, adquieren adaptaciones que

transmiten genéticamente a su descendencia. De acuerdo con Lamarck, la jirafa desarrolló su largo cuello porque sus antecesores lo fueron alargando al estirarse para obtener alimento, legando con-



Figura 9-2

Jean Baptiste de Lamarck (1744 a 1829), naturalista francés que desarrolló las primeras ideas razonadas sobre la evolución. La hipótesis de Lamarck de que la evolución procede mediante la herencia de los caracteres adquiridos ha sido rechazada. Cortesía del Museo Británico de Historia Natural, Londres.

secuentemente a su descendencia cuellos cada vez más largos. A lo largo de muchas generaciones, estos cambios se fueron acumulando hasta producir el cuello de las jirafas actuales.

Actualmente, el concepto de Lamarck de la evolución se califica de teoría **transformista**, debido a que, según ella, los organismos individuales cambian o transforman su apariencia para evolucionar. Hoy en día se rechazan las teorías transformistas ya que los estudios genéticos demuestran que los rasgos adquiridos por un organismo durante su vida, como una musculatura más fuerte, no pasan a su descendencia (Capítulo 8). La teoría evolutiva de Darwin difiere de la de Lamarck en que está basada en la **variación**. El cambio evolutivo se produce por las distintas capacidades de supervivencia y reproducción de organismos genéticamente variables (Capítulo 1), no por la transmisión genética de caracteres adquiridos.

Charles Lyell y el uniformismo

El geólogo Sir Charles Lyell (1797-1875) (Figura 9-3) estableció en sus *Principios de Geología* (1830-1833) el principio del **uniformismo**, que influyó en la teoría de Darwin del gradualismo (Capítulo 1). El uniformismo comprende varios prin-

cipios diferentes. Algunos son asunciones que guían el estudio científico de la naturaleza, y otros son hipótesis comprobables sobre cambios geológicos. Las asunciones de Lyell son (1) que las leyes físicas y químicas permanecen invariables a lo largo de la historia de la Tierra, y (2) que los sucesos geológicos pasados se produjeron por fenómenos naturales que podemos observar en acción hoy en día. Lyell mostró que las fuerzas naturales, actuando durante inmensos períodos de tiempo, podían explicar la formación de rocas fosilíferas. Sus estudios geológicos le condujeron a la conclusión de que la edad de la Tierra debía contarse en millones de años.

Las dos argumentaciones comprobables de Lyell sobre el mundo natural son el «gradualismo» y el «no direccionalismo». El gradualismo pretende que los grandes cambios geológicos (como la formación de montañas) se produjeron no como sucesos catastróficos, sino por la acumulación gradual de pequeños cambios geológicos durante muy largos períodos. El «no direccionalismo» argumenta que los cambios geológicos no están programados hacia una condición final predeterminada. Posteriormente, Darwin aplicó ambos principios al mundo biológico, rechazando tanto el catastrofismo como la noción de que la evolución persigue objetivos predeterminados.

EL GRAN VIAJE DE DARWIN

«Tras dos intentos fallidos por fuertes galernas del sudoeste, el navío de su Majestad *Beagle*, un bergantín de diez cañones, bajo el mando del capitán Fitz-Roy, de la Royal Navy, partió de Devonport el 27 de diciembre de 1831.» Así comienza el relato de Darwin de su viaje de cinco años en el *Beagle* alrededor del mundo (Figura 9-4). Darwin, que todavía no había cumplido los 23 años, se incorporó como naturalista al *Beagle*, un pequeño barco de sólo 90 pies (unos 30 m) de longitud que iba a partir hacia un extenso viaje de exploración por Sudamérica y el océano Pacífico. Fue el comienzo de uno de los viajes más importantes del siglo XIX.

Durante el viaje (1831 de 1836) (Figura 9-5), Darwin soportó constantes mareos y la variable compañía del autoritario capitán FitzRoy. Sin embargo, su

juvenil fuerza física y su previo adiestramiento como naturalista le hacían estar bien preparado para su trabajo. El *Beagle* hizo repetidas paradas a lo largo de los puertos y costas de Sudamérica y regiones adyacentes, donde Darwin recogió abundantes muestras e hizo numerosas observaciones sobre la fauna y flora de estas regiones. Desenterró muchos fósiles de animales extinguidos hace mucho tiempo, y se percató de la semejanza entre los fósiles de las pampas de Sudamérica y los conocidos fósiles norteamericanos. En los Andes encontró conchas marinas en rocas a más de 4000 m de altitud. Sufrió la experiencia de un fuerte terremoto y contempló los torrentes de montaña que inexorablemente desnudaban la Tierra. Estas observaciones reforzaron su convicción de que las fuerzas naturales eran las responsables de las características geográficas de la Tierra.

A mediados de septiembre de 1835, el *Beagle* llegó a las islas Galápagos, un archipiélago volcánico situado sobre el ecuador a 600 millas al oeste de Ecuador (Figura 9-6). La fama de las islas radica en su infinita rareza; son distintas de cualquier otra isla de la Tierra. Hoy en día, muchos visitantes sienten una mezcla de temor y sorpresa; otros, un sentimiento depresivo y de rechazo. Rodeadas por corrientes caprichosas, con costas de lava retorcida y arbustos esqueléticos achicharrados por el sol ecuatorial, casi desprovistas de vegetación, habitadas por extraños reptiles y convictos del gobierno de Ecuador, las islas tienen pocos admiradores entre los marineros. A mediados del siglo XVII, ya eran conocidas por los españoles como islas Galápagos. Las tortugas gigantes, utilizadas como alimento primero por los bucaneros y más tarde por balleneros y barcos mercantes y de guerra tanto ingleses como estadounidenses, fueron la principal atracción de las islas. Cuando Darwin visitó las Galápagos, las tortugas ya habían sido fuertemente explotadas.

Durante la visita de cinco semanas del *Beagle* a las Galápagos, Darwin comenzó a desarrollar sus puntos de vista sobre la evolución de la vida en la Tierra. Sus observaciones originales sobre las tortugas gigantes, las iguanas marinas, los sinsones y los pinzones contribuyeron en gran medida al giro del pensamiento de Darwin.



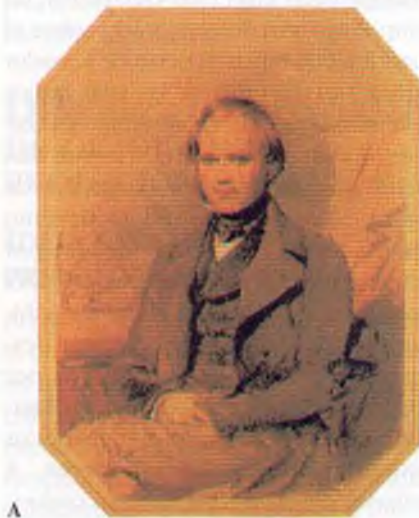
Figura 9-3

Sir Charles Lyell (1797 a 1875), geólogo inglés y amigo de Darwin. Su libro, *Principios de Geología*, tuvo gran influencia sobre Darwin en su formación. Esta fotografía se realizó hacia 1856.

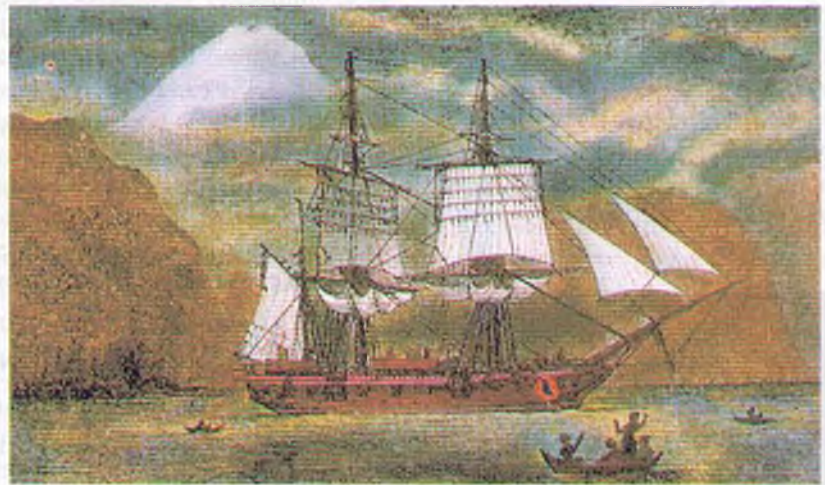
Cortesía del Museo Británico de Historia Natural, Londres.

**Figura 9-4**

El viaje, de cinco años, del H.M.S. *Beagle*.



A



B

Figura 9-5

Charles Darwin y el H.M.S. *Beagle*. **A**, Darwin en 1840, cuatro años después de que el *Beagle* volviera a Inglaterra, y uno tras su matrimonio con su prima, Emma Wedgwood. **B**, El H.M.S. *Beagle* navega en el Canal del Beagle, Tierra del Fuego, en el extremo sur de Sudamérica, en 1833. La acuarela fue pintada por Conrad Martens, uno de los dos artistas oficiales durante el viaje del *Beagle*.

**Figura 9-6**

Las islas Galápagos vistas desde el borde del cráter de un volcán.



Figura 9-7

Estudio de Darwin en Down House, Kent (Inglaterra). Hoy se conserva casi exactamente como estaba cuando Darwin escribió *Sobre el origen de las especies*.

Darwin se vio sorprendido por el hecho de que, aunque las islas Galápagos y las de Cabo Verde (visitadas previamente durante el viaje del *Beagle*) tenían clima y topografía similares, su fauna y su flora eran completamente diferentes. Observó que las plantas y animales de las Galápagos estaban relacionados con los del continente americano, aunque diferían en ciertos aspectos curiosos. Cada isla albergaba a menudo una única especie de un grupo de animales determinado, sin relación con las formas de otras islas. En resumen, la vida de las Galápagos debía haberse originado en el continente sudamericano y después haber sufrido modificaciones en las diversas condiciones ambientales de las distintas islas. Concluyó que las formas de vida no eran ni creadas por el poder divino ni inmutables; de hecho, eran resultado de un proceso de evolución. Aunque Darwin dedica solamente unas páginas a la fauna de las Galápagos en su obra monumental *Sobre el origen de las especies*, publicada más de dos décadas después, sus observaciones sobre el carácter único de sus animales y plantas fueron, según sus propias palabras, «el origen de todas mis ideas».

El 2 de octubre de 1836 el *Beagle* volvió a Inglaterra, donde Darwin llevó a

cabo el resto de su trabajo científico (Figura 9-7). La mayor parte del cuantioso material recogido por Darwin le había precedido, al igual que casi todas sus anotaciones y diarios durante la travesía. El diario de Darwin fue publicado a los tres años del regreso del *Beagle*. Constituyó un éxito inmediato, que necesitó dos reimpresiones adicionales durante el primer año. En versiones posteriores, Darwin introdujo grandes cambios y tituló su libro *El viaje del Beagle*. El fascinante relato de sus observaciones, escrito en un estilo simple y expresivo, ha hecho de la obra uno de los más populares libros de viajes de todos los tiempos.

Curiosamente, el principal producto del viaje de Darwin, su teoría de la evolución, no apareció en papel impreso hasta más de 20 años después del regreso del *Beagle*. En 1838 «comenzó a leer por entretenimiento» un ensayo sobre poblaciones de T. R. Malthus (1766 a 1834), que establecía que las poblaciones de animales y plantas, incluidas las humanas, tendían a aumentar más allá de la capacidad del entorno para mantenerlas. Darwin ya había recopilado información sobre la selección artificial de animales domésticos por el hombre. Tras leer el artículo de Malthus, Darwin com-

prendió que un proceso de selección en la naturaleza, una «lucha por la existencia» debida a la sobrepoblación, podía ser una fuerza poderosa para la evolución de las especies salvajes.

Dejó que la idea se desarrollase en su mente hasta que la plasmó en un ensayo en 1844, aún sin publicar. Finalmente, en 1856 comenzó a reagrupar su enorme cantidad de datos en un trabajo sobre el origen de las especies. Esperaba escribir cuatro volúmenes, una obra muy grande, «tan perfecta como sea capaz». Sin embargo, sus planes iban a dar un giro inesperado.

En 1858, recibió un manuscrito de Alfred Russel Wallace (1823-1913), un naturalista inglés afincado en Malasia con el que mantenía correspondencia. Darwin quedó sorprendido al ver que, en unas pocas páginas, Wallace resumía los principales puntos de la teoría de la selección natural en la que él llevaba trabajando más de dos décadas. En lugar de retener su propio trabajo en favor de Wallace, como tenía intención de hacer, Darwin fue persuadido por dos íntimos amigos, el geólogo Lyell y el botánico Hooker, para publicar sus opiniones en una breve comunicación que aparecería junto con el trabajo de Wallace en el *Journal of the Linnean Society*. Parte de ambos trabajos fueron leídos ante una escéptica audiencia el 1 de julio de 1858.

«Allí donde me he equivocado, o donde mi trabajo ha resultado imperfecto, y cuando he sido ardientemente criticado, incluso cuando me han adulado, todo lo cual me mortifica, mi mayor consuelo ha sido decirme a mí mismo miles de veces que «he trabajado tan duramente y tan bien como he sido capaz, y nadie puede hacer más que eso». Charles Darwin, en su autobiografía, 1876.

Durante el año siguiente, Darwin trabajó intensamente en la preparación de un «resumen» de la obra original en cuatro volúmenes. Éste se publicó en noviembre de 1859, con el título *Sobre el origen de las especies por medio de la selección natural, o la conservación de las razas favorecidas en la lucha por la vida*. ¡Las 1250 copias de la primera tira-

da se vendieron el primer día! El libro generó de forma instantánea una tormenta que nunca se ha calmado por completo. Las ideas de Darwin iban a tener extraordinarias consecuencias sobre las creencias científicas y religiosas, y permanecen entre los mayores logros intelectuales de todos los tiempos.

Una vez desechada la cautela de Darwin con la publicación de *Sobre el origen de las especies*, comenzó un período increíblemente productivo de desarrollo del pensamiento evolutivo durante los siguientes 23 años, produciendo libro tras libro. Darwin murió el 19 de abril de 1882 y fue enterrado en la abadía de Westminster. El pequeño *Beagle* ya había desaparecido; fue retirado en 1870 y presumiblemente dado al desguace.

LA EVIDENCIA DE LA TEORÍA EVOLUTIVA DE DARWIN

CAMBIO PERPETUO

La principal premisa que subyace a la evolución darwiniana es que el mundo vivo no es ni constante ni perpetuamente cíclico, sino que está siempre cambiando. El cambio perpetuo en la forma y en la diversidad de la vida animal a lo largo de sus 600 ó 700 millones de años de historia se puede ver de forma directa en el registro fósil. Un **fósil** es un resto de vida pasada descubierto en la corteza terrestre (Figura 9-8). Algunos fósiles son restos completos (mamuts e insectos en ámbar), partes duras (dientes o huesos), o partes esqueléticas petrificadas, infiltradas por sílice u otros minerales (ostracodermos y moluscos). Otros fósiles están constituidos por moldes, impresiones, huellas y excrementos (coprolitos). Además de documentar la evolución de los organismos, los fósiles revelan profundos cambios en el ambiente terrestre, incluyendo las principales variaciones en la distribución de mares y continentes. Un registro completo del pasado queda fuera de nuestro alcance debido a que muchos organismos no fosilizan, pero a pesar de ello, el descubrimiento de nuevos restos y la reinterpretación de los ya conocidos incrementan nuestro conocimiento de cómo la forma y la diversidad animales han cambiado a lo largo del tiempo geológico.

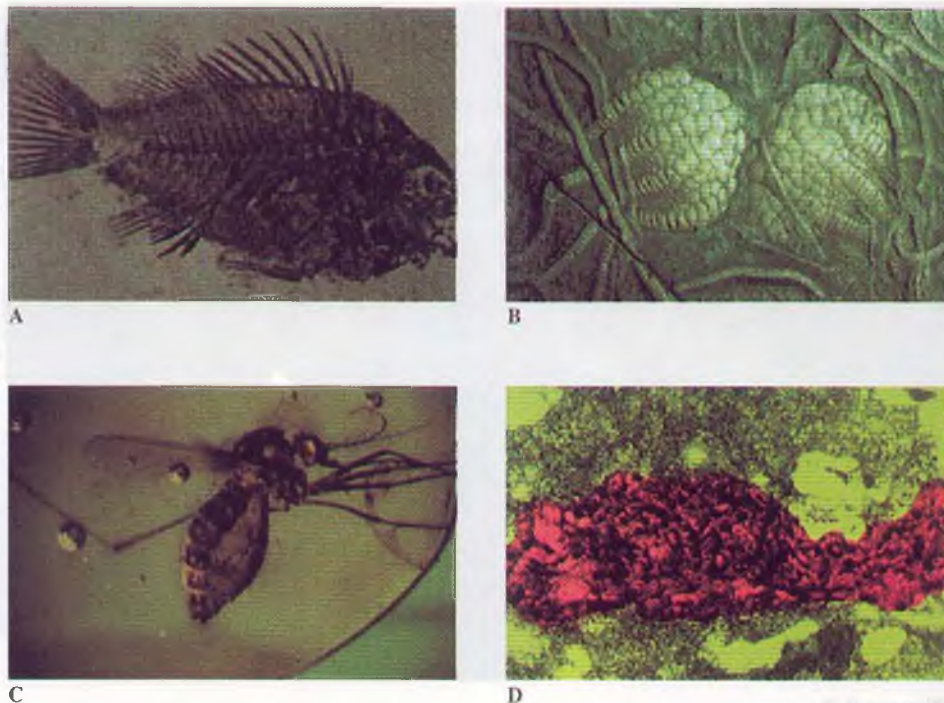


Figura 9-8

Cuatro ejemplos de materiales fósiles. **A**, Pez fósil procedente de rocas de la Green River Formation, Wyoming. Estos peces vivieron durante el Eoceno, en el período Terciario, hace aproximadamente unos 55 millones de años. **B**, Crinoideos pedunculados (clase Crinoidea, p. 469), en rocas cretácicas de hace 85 millones de años. El registro fósil de estos animales muestra que alcanzaron su clímax millones de años antes, comenzando desde entonces un lento declinar hasta nuestros días. **C**, Insecto fósil atrapado en la resina de un árbol hace 40 millones de años; esta resina se ha endurecido hasta constituir el ámbar. **D**, Micrografía electrónica de un tejido de mosca fosilizado como en **C**; se ha resaltado en rojo el núcleo de una célula.

A, Fotografía de Ken Lucas/Biological Photo Service; **B**, Fotografía de A. J. Copley/Visuals Unlimited.

Los restos fósiles pueden incluir en raras ocasiones tejidos blandos tan bien conservados que son reconocibles incluso alteraciones celulares que se pueden observar ¡con el microscopio electrónico! Frecuentemente, los insectos se pueden encontrar en ámbar, la resina fosilizada de ciertos árboles. Un estudio de una mosca conservada en ámbar de hace 40 millones de años reveló estructuras correspondientes a fibras musculares, núcleos, ribosomas, gotas de lípidos, retículo endoplásmico y mitocondrias (Figura 9-8D). Este caso extremo de conservación se ha producido probablemente porque se difundieron sustancias químicas de la savia de la planta en los tejidos del insecto embalsamado.

Interpretando el registro fósil

El registro fósil es incompleto porque la conservación es selectiva. Partes del

esqueleto de los vertebrados y conchas u otras estructuras duras de invertebrados dejan los mejores restos (Figura 9-8). Los animales de cuerpo blando, como las medusas y la mayoría de los gusanos, fosilizan sólo bajo condiciones muy especiales, como las que formaron los depósitos de esquistos de Burgess en la Columbia británica (Figura 9-9). Condiciones excepcionalmente favorables para la fosilización dieron lugar al lecho fosilífero precámbrico del sur de Australia, los pozos de asfalto de Rancho La Brea (Hancock Park, Los Ángeles), los grandes yacimientos de dinosaurios (Alberta, Canadá, y Jensen, Utah; Figura 9-10) y la Garganta de Olduvai en Tanzania.

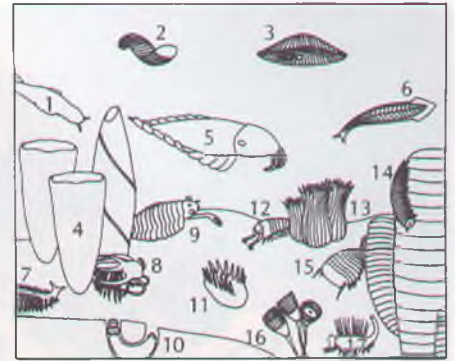
Los fósiles se disponen en capas estratificadas, con nuevos depósitos formándose sobre los más antiguos. Si no sufren alteraciones, lo que es raro, se produce una secuencia en la que la edad de los fósiles es proporcional a la pro-



A

Figura 9-9.

A, Trilobites fósiles visibles en las rocas de Burgess Shale Quarry, Columbia Británica. **B**, Animales del periodo Cámbrico, hace aproximadamente 580 millones de años, reconstruidos a partir de fósiles conservados en Burgess Shale (Columbia Británica, Canadá). Los planes corporales que aparecieron de forma bastante brusca en este tiempo sentaron el modelo general de animales que hoy en día nos son familiares. **C**, Clave del dibujo de Burgess Shale. *Amiskwia* (1), de un filo extinto; *Odontogriphus* (2), de un filo extinto; *Eldonia* (3), un posible equinodermo; *Halichondrites* (4), una esponja; *Anomalocaris canadensis* (5), de un filo extinto; *Pikaia* (6), un cordado primitivo; *Canadia* (7), un poliqueto; *Marrella splendens* (8), un extraño artrópodo; *Opabinia* (9), de un filo extinto; *Otoia* (10), un priapulido; *Wiwaxia* (11), de un filo



C

extinto; *Yohoia* (12), un extraño artrópodo; *Xiangyangia* (13), un animal semejante a las anémonas; *Aysheaia* (14), un onicóforo o un nuevo filo; *Sidneyia* (15), un extraño artrópodo; *Dinomischus* (16), de un filo extinto; *Hallucigenia* (17), de un filo extinto.



B



Figura 9-10

Un esqueleto de hadrosaurio del Dinosaur Provincial Park, Alberta.

fundidad del estrato en que se encuentran. Hay fósiles característicos que sirven para identificar determinadas capas. Ciertos invertebrados marinos fósiles, ampliamente distribuidos, como diversos foraminíferos y equinodermos, son tan buenos indicadores de períodos geológicos específicos que se denominan «fósiles guía». Por desgracia, los estratos están muchas veces volcados, plegados, o muestran roturas (fallas). Los depósitos antiguos, expuestos a la erosión, pueden cubrirse con nuevos estratos en un plano diferente. Cuando están expuestas a enormes presiones o al calor, las rocas sedimentarias estratificadas se metamorfosean en cuarcita, pizarra o mármol, que destruyen los fósiles.

Tiempo geológico

Mucho antes de conocerse la edad de la Tierra, los geólogos tabularon su historia según una serie de sucesos basados en las capas ordenadas de las rocas sedimentarias. La «ley estratigráfica» produjo un sistema de datación con las capas más antiguas en la base de la secuencia y las más modernas en lo alto. El tiempo quedó dividido en eones, eras, períodos y épocas, como se muestra en la contracubierta final de este libro. El tiempo durante el último eón (Fanerozoico) se

expresa en eras (por ejemplo, Cenozoico), períodos (por ejemplo, Terciario), épocas (por ejemplo, Paleoceno), y a veces, divisiones menores que las épocas.

A finales de los años cuarenta se desarrollaron los métodos radiométricos de datación, para determinar la edad absoluta en años de las formaciones rocosas. Actualmente se utilizan varios métodos independientes, todos ellos basados en la transformación radiactiva de los elementos existentes naturalmente en otros elementos. Estos «relojes radiactivos» son independientes de los cambios de presión y temperatura, por lo que no resultan afectados por actividades geológicas, a menudo violentas.

Un método, la datación por potasio-argón, está basado en la transformación del potasio-40 (^{40}K) en argón-40 (^{40}Ar) (12%) y calcio-40 (^{40}Ca) (88%).



La vida media del potasio-40 es 1300 millones de años. Esto significa que la mitad de los átomos originales se habrán transformado en 1300 millones de años,

y la mitad de los restantes lo habrán hecho al final de los siguientes 1300 millones. Esta transformación continúa hasta que todos los átomos de potasio-40 radiactivo han desaparecido. Para medir la edad de la roca se calcula el cociente entre los átomos de potasio-40 que quedan y la cantidad de potasio-40 original (los mismos átomos de potasio-40 más los de argón-40 y calcio-40 en que se han ido transformando). Existen varios isótopos que funcionan de forma semejante para la datación, algunos incluso para datar la edad de la propia Tierra. Uno de los relojes radiactivos más útiles está basado en la transformación de uranio en plomo. Con este método se pueden datar rocas de más de 2000 millones de años de edad con un margen de error menor del 1%.

El registro fósil de los organismos macroscópicos comienza cerca de la base del período Cámbrico de la era Paleozoica, aproximadamente 600 millones de años atrás. El período anterior al Cámbrico se denomina Precámbrico. Aunque la era Precámbrica ocupa el 85% de todo el tiempo geológico, ha recibido mucha menor atención que períodos posteriores, en parte debido a que el petróleo, que proporciona el incentivo comercial para gran parte de la investigación geológica, se encuentra rara vez en formaciones precámbricas. Existe, sin embargo, evidencia de vida en la era Precámbrica: hay fósiles bien conservados de bacterias y algas, impresiones de medusas, espículas de esponjas, corales blandos, gusanos segmentados planos y rastros de otros animales. La mayoría, pero no todos, son fósiles microscópicos.

Tendencias evolutivas

El registro fósil nos permite contemplar los cambios evolutivos a través de la mayor escala temporal. Podemos ver a las especies aparecer y extinguirse repetidamente a lo largo del registro fósil. Una especie animal puede, por término medio, sobrevivir entre uno y diez millones de años, aunque con grandes variaciones. Al estudiar la sustitución de unas especies u otros taxones por otros a lo largo del tiempo, se observan tendencias. Las tendencias son cambios orientados en los rasgos característicos o en los modelos de diversidad en un grupo de

organismos. Las tendencias fósiles demuestran claramente el principio de Darwin del cambio perpetuo. Hay que hacer hincapié en que las tendencias se observan solamente a posteriori. No podemos predecir, a partir de los primeros fósiles de un grupo, cuál será el aspecto o la diversidad de los fósiles posteriores. El proceso evolutivo no contiene direcciones predeterminadas.

Una tendencia bien estudiada es la evolución del caballo, desde el Eoceno hasta el presente (Figura 9-11). George Gaylord Simpson (p. 204) demostró que esta tendencia es compatible con la teoría evolutiva darwinista.

Los tres caracteres que mejor muestran una tendencia en la evolución del caballo son el tamaño corporal, la estructura de las patas y la estructura de los dientes. Si nos fijamos en el Eoceno, vemos muchos géneros y especies de caballos diferentes, que se sucedieron en el tiempo (Figura 9-11). Comparados con los caballos actuales, los de los géneros extinguidos eran pequeños, sus dientes tenían una superficie de abrasión relativamente reducida y sus patas tenían un número de dedos comparativamente alto (cuatro). A lo largo de los períodos siguientes, Oligoceno, Mioceno, Plioceno y Pleistoceno, se observa continuamente cómo aparecen nuevos géneros y se van extinguiendo los antiguos. En todos los casos se produce un claro incremento del tamaño corporal, un aumento de la superficie de abrasión de los dientes y la reducción del número de dedos. Conforme el número de dedos disminuía, el dedo central se hacía cada vez mayor, hasta que fue el único que quedó.

No solamente se puede observar un cambio claro en las características de los caballos, sino también en el número de géneros (y en el número de especies) a través del tiempo. Los numerosos géneros de caballos de épocas pasadas han desaparecido, dejando un único superviviente. Del mismo modo, se han observado tendencias evolutivas relacionadas con la diversidad en muchos grupos de animales (Figura 9-12).

Las tendencias en la diversidad fósil están producidas por diferentes frecuencias de formación y extinción de especies a lo largo del tiempo. ¿Por qué algunas estirpes producen gran número de especies nuevas mientras que otras estir-

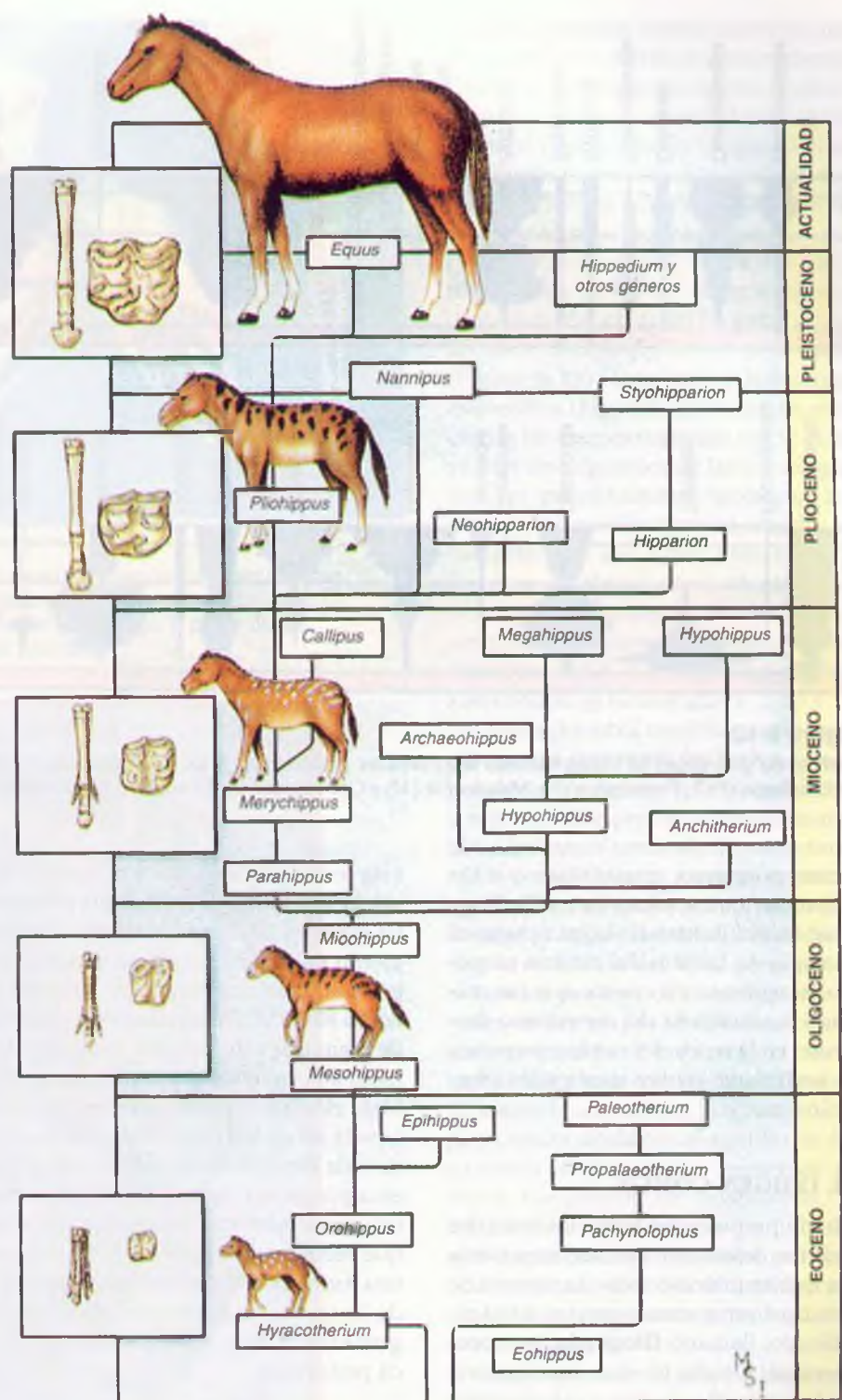


Figura 9-11

Reconstrucción de los géneros de caballos desde el Eoceno hasta la actualidad. Las tendencias evolutivas hacia el incremento en tamaño, la complejidad de los molares y la reducción del número de dedos se muestran junto con una genealogía hipotética de los géneros actuales y extintos.

pes dan lugar a sólo unas pocas? ¿Por qué diferentes linajes tienen mayores o menores frecuencias de extinción (de especies, géneros o familias) a través del tiempo?

Para responder a estos interrogantes, debemos volver a las otras cuatro teorías evolutivas de Darwin (Capítulo 1). Independientemente de cómo respondamos

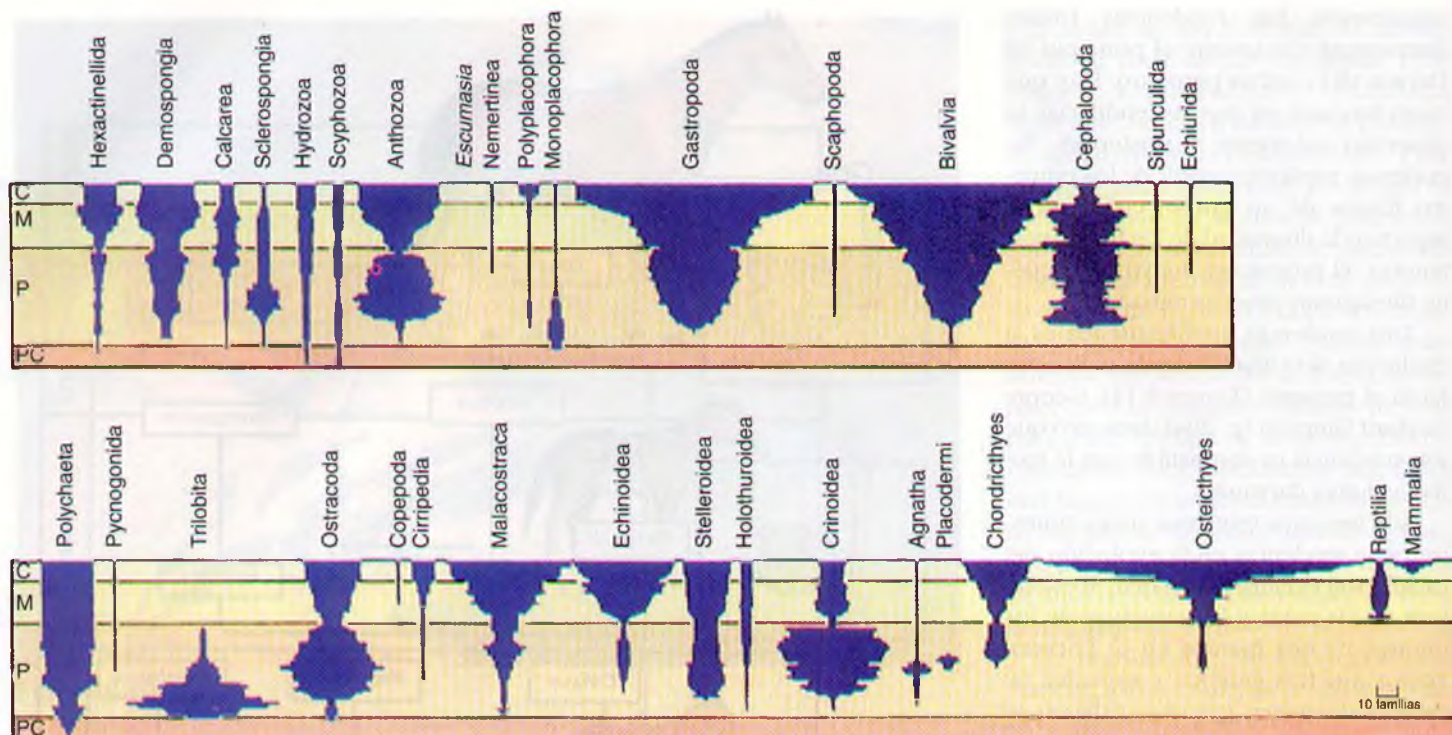


Figura 9-12

Perfiles de diversidad de varias familias taxonómicas y diferentes grupos de animales en el registro fósil. La escala marca las eras Precámbrica (PC), Paleozoica (P), Mesozoica (M) y Cenozoica (C). El número de familias queda indicado por el ancho de cada silueta.

a estas preguntas, queda claro que las tendencias que se observan en la diversidad animal ilustran sin lugar a dudas el principio de Darwin del cambio perpetuo. Si tenemos en cuenta que las restantes cuatro teorías del darwinismo descansan en la teoría del cambio perpetuo, los hechos que apoyen tales teorías reforzarán ésta.

EL ORIGEN COMÚN

Darwin propuso que todos los animales y plantas descienden «de una única forma a la que se infundió vida». La historia de la vida se representa como un árbol ramificado, llamado **filogenia**, que proporciona a todo lo vivo una historia evolutiva unificada. Los evolucionistas predarwinianos, incluido Lamarck, abogaron por orígenes múltiples e independientes de la vida, cada uno de los cuales dio lugar a linajes que cambiaron a través del tiempo pero sin ramificarse demasiado. Como todas las buenas teorías científicas, la del origen común hace varias predicciones importantes, que pueden comprobarse y, potencialmente, utilizarse para rechazarla. De acuerdo con

esta teoría, deberíamos ser capaces de seguir hacia atrás la genealogía de todas las especies modernas hasta que convergieran en linajes ancestrales que compartieran con otras especies, tanto vivas como extintas. Deberíamos ser capaces de continuar este proceso cada vez más hacia atrás a través del tiempo evolutivo hasta alcanzar el primer antecesor de toda la vida sobre la Tierra. Todas las formas de vida estarían conectadas a este árbol en algún punto, incluso las formas extintas, que representan ramas muertas. Aunque reconstruir la historia de la vida de esta forma puede parecer casi imposible, de hecho se ha llevado a cabo con un gran éxito. ¿Cómo se ha resuelto este difícil problema?

Homología y reconstrucción filogenética

Darwin identificó la principal fuente de evidencia para demostrar el origen común en el concepto de **homología**. Su contemporáneo Richard Owen (1804-1892) utilizó este término para designar «el mismo órgano en diferentes organismos, bajo todas las variedades de forma

y función». El clásico ejemplo de homología es el esqueleto de las extremidades de los vertebrados. Este esqueleto mantiene una estructura y unos patrones de conexión característicos a pesar de sus diversas modificaciones para distintos fines (Figura 9-13). De acuerdo con la teoría de Darwin del origen común, las estructuras que llamamos homólogas representan características heredadas, con alguna modificación, del correspondiente rasgo de un antecesor común.

Darwin dedicó un libro completo, *El origen del hombre y la selección en relación con el sexo*, a la idea de que el hombre comparte un origen común con los simios y otros animales. Esta idea era repulsiva para el mundo victoriano, que reaccionó con la esperada violencia (Figura 9-14). Darwin basó su argumentación fundamentalmente en comparaciones anatómicas entre el hombre y los simios. Para Darwin, las estrechas semejanzas entre los monos y el hombre sólo podían explicarse por un ancestro común.

A través de la historia evolutiva de todas las formas de vida, los procesos

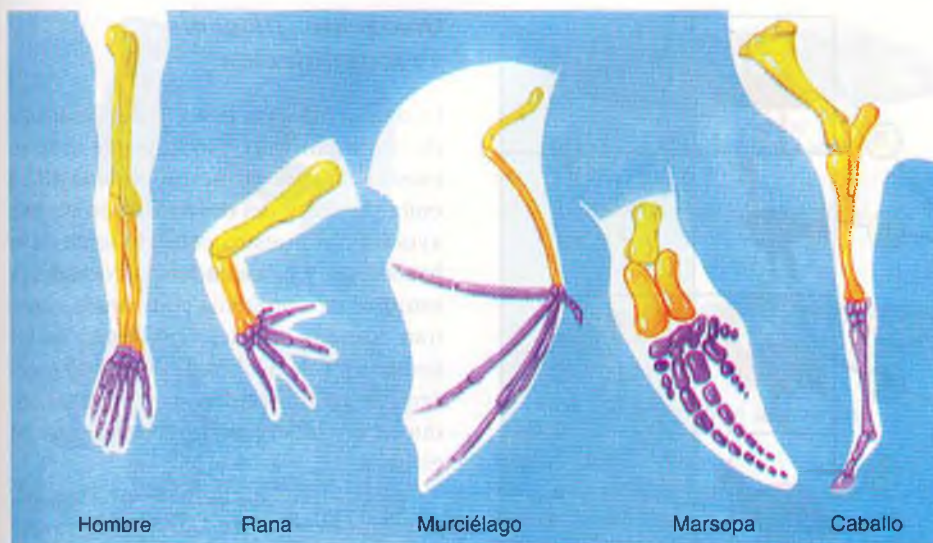


Figura 9-13

Las extremidades anteriores de cinco vertebrados muestran homologías esqueléticas: verde, húmero; amarillo, radio y ulna; púrpura, «mano» (carpales, metacarpales y falanges). Los huesos y su disposición son claramente homólogos, a pesar de las modificaciones evolutivas para desarrollar distintas funciones.



Figura 9-14

Anuncio de 1873 de un preparado para gargarismos, ridiculizando la teoría de Darwin del origen común del hombre y los primates, que no fue universalmente aceptada en vida de Darwin.

evolutivos generan nuevos caracteres que se transmiten a través de generaciones. Cada vez que surge un nuevo rasgo en un linaje que será ancestral para otros, estamos contemplando la aparición de una nueva homología. Los modelos formados por estas homologías proporcionan la evidencia del origen común y nos permiten reconstruir la ramificada historia evolutiva de la vida. Podemos ilustrar todo esto con un árbol filogenético de las aves ratites, que viven en el suelo (Figura 9-15). Una nueva homología esquelética (Figura 9-15) surge en cada una de las estirpes ilustradas (no se incluyen las descripciones de las homologías por ser excesivamente técnicas). Los distintos grupos de especies situados en los extremos del árbol presentan diferentes combinaciones de estas homologías según sus ascendientes. Por ejemplo, los avestruces muestran las homologías 1 a 5 y 8, mientras que los kiwis tienen las homologías 1, 2, 13 y 15. Las ramas del árbol combinan estas especies en una **jerarquía inclusiva** de grupos dentro de otros grupos (Capítulo 11). Los grupos más pequeños (especies reunidas en ramas terminales) están contenidos dentro de otros mayores (especies agrupadas por ramas mayores, lo que incluye al tronco del árbol). Si eliminamos la estructura del árbol pero mantenemos los patrones de homología observados en los grupos terminales, todavía seremos capaces de reconstruir la estructura ramificada de todo el árbol. Los evolucionistas comprueban la teoría del origen común mediante el estudio de los patrones de homología presentes en todos los grupos de organismos. El modelo formado por todas las homologías consideradas juntas debe producir una estructura de árbol de ramificación simple, que representa la genealogía evolutiva del grupo.

La estructura jerárquica de las homologías es tan persistente en el mundo vivo que constituye la base de nuestra clasificación sistemática de todas las formas de vida (géneros agrupados en familias, familias reunidas en órdenes y así sucesivamente). La clasificación jerárquica precedió incluso a la teoría de Darwin, ya que es un modelo muy claro y evidente, pero no fue explicada adecuadamente antes de Darwin. Una vez aceptada la idea del origen común, los bió-

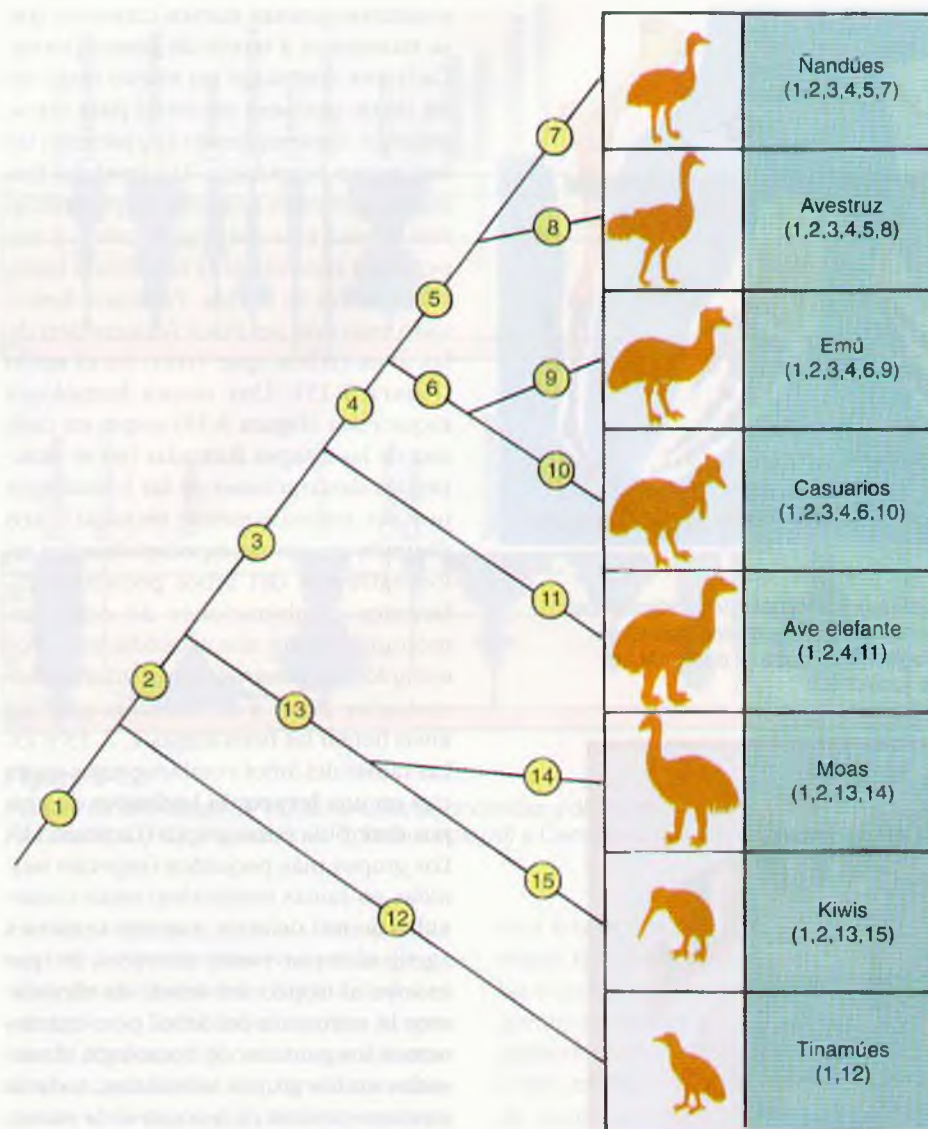


Figura 9-15

Patrón filogenético establecido por estructuras homólogas en el esqueleto de las aves ratites. Los rasgos homólogos están numerados del 1 al 12 y señalados no sólo en las ramificaciones en las que aparecen, sino también en las aves que los presentan. Si tuviera que prescindir o borrar la estructura del árbol, podría reconstruirlo con exactitud, partiendo de la distribución de los caracteres homólogos en las aves que ocupan el extremo de las ramificaciones.

logos comenzaron a investigar las homología estructural, molecular y cromosómica de todos los grupos animales. Tomados en conjunto, los modelos jerárquicos descubiertos en estos estudios nos han permitido reconstruir los árboles evolutivos de muchos grupos y continuar investigando otros. La utilización de la teoría de Darwin para reconstruir la historia evolutiva de la vida y clasificar a los animales se trata en el Capítulo 11.

Hay que tener en cuenta que las hipótesis evolutivas anteriores, que mantenían el origen múltiple de la vida formando

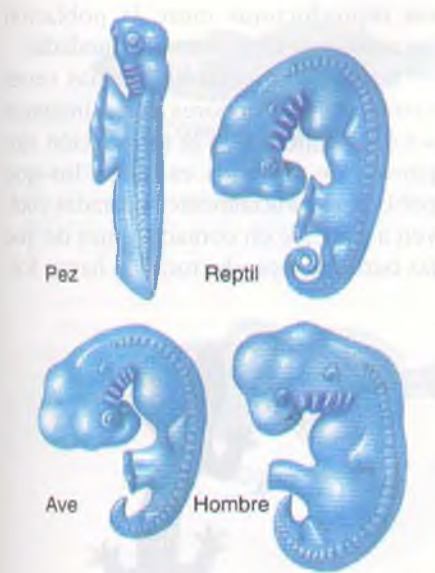
linajes no ramificados, predicen secuencias lineales de cambio evolutivo sin una jerarquía en que los grupos se incluyen unos dentro de otros. Como las homología que observamos producen de hecho jerarquías que sí presentan esta condición, podemos rechazar estas hipótesis. Tengamos en cuenta también que la argumentación creacionista, que no es una hipótesis científica, no puede hacer predicciones comprobables acerca de modelos de homología; únicamente recurrir a excusas sobrenaturales ante cualquier observación hecha por los evolucionistas.

Ontogenia, filogenia y recapitulación

La ontogenia es la historia del desarrollo de un organismo a lo largo de toda su existencia. Las primeras características embrionarias y del desarrollo son de gran ayuda para nuestro conocimiento de la homología y la ascendencia común. Los estudios de ontogenia comparada muestran cómo la alteración evolutiva de los tiempos y velocidades de desarrollo generan nuevos fenotipos, y por tanto conducen a la divergencia evolutiva entre las estirpes.

El zoólogo alemán Ernst Haeckel, contemporáneo de Darwin, creía que cada etapa sucesiva en el desarrollo de un individuo representaba una de las formas adultas que aparecían en su historia evolutiva. Por ejemplo, la presencia de depresiones branquiales en el cuello de los embriones humanos se interpretó como indicativa de un antecesor entre los peces. Sobre esta base, Haeckel enunció su famosa generalización: *la ontogenia (el desarrollo del individuo) recapitula (repite) la filogenia (desarrollo evolutivo de la especie)*. Esto se conoció en adelante como **recapitulación** o como **ley biogenética**. Haeckel basó su ley biogenética en la premisa de que el cambio evolutivo se produce por la adición sucesiva de estados al final de una ontogenia ancestral inalterada, lo que comprime a esta ontogenia ancestral en las primeras etapas del desarrollo. Esta noción estaba basada en el concepto de Lamarck de la herencia de los caracteres adquiridos (p. 154).

El embriólogo del s. XIX K. E. von Baer dio una explicación más satisfactoria de la relación entre ontogenia y filogenia. Su argumentación se basó sencillamente en que las características tempranas del desarrollo eran compartidas de forma más amplia entre diferentes grupos de animales que los caracteres más tardíos. La Figura 9-16 muestra, por ejemplo, las semejanzas embriológicas en estados tempranos de organismos cuyas formas adultas son muy diferentes. Los adultos de animales con ontogenias relativamente cortas o simples a menudo se parecen a estados pre-adultos de otros animales cuya ontogenia es más compleja, pero los embriones de los descendientes no tienen por qué parecerse


Figura 9-16

Comparación de los arcos branquiales en diferentes embriones de vertebrados. Todos ellos se muestran aparte de sus correspondientes sacos vitelinos. Véase la notable similitud de los cuatro embriones en esta etapa del desarrollo.

necesariamente a los adultos de los antecesores. Es más, incluso el desarrollo temprano sufre divergencia evolutiva entre los grupos y no es tan estable como creía von Baer.

Actualmente se sabe que hay un gran paralelismo entre la ontogenia y la filogenia, pero los caracteres de la ontogenia ancestral pueden trasladarse a etapas más o menos tempranas de la ontogenia de los descendientes. El cambio evolutivo en los tiempos del desarrollo se denomina **heterocronía**, un término acuñado inicialmente por Haeckel para designar las excepciones a su teoría de la recapitulación. Si la ontogenia de los descendientes se acerca hacia la del antecesor, de forma que los rasgos de la ontogenia ancestral aparecen en etapas más tempranas del desarrollo, se puede decir que la ontogenia recapitula la filogenia en cierto grado. Sin embargo, la ontogenia también puede reducirse o abreviarse durante la evolución: se eliminan etapas terminales de la ontogenia ancestral, de forma que los adultos de los descendientes se asemejan a estados preadultos de sus antecesores (Figura 9-17). Esto invierte la relación entre la ontogenia y la filogenia (recapitulación inversa), produciendo la **pedomorfosis** (retención de rasgos juveniles ancestrales en etapas


Figura 9-17

Formas acuática y terrestre del ajolote. Este animal retiene la morfología juvenil, acuática (arriba) durante su vida, a menos que sea forzado a la metamorfosis (abajo) por tratamiento hormonal. El ajolote evolucionó a partir de antecesores con metamorfosis, lo que constituye un ejemplo de pedomorfosis.

ontogenéticas tardías de los descendientes). Como el alargamiento o acortamiento de la ontogenia puede cambiar diferentes partes del cuerpo de forma independiente, a menudo vemos un mosaico de distintos tipos de cambios evolutivos en el desarrollo de un único linaje o estirpe. Por ello, los casos en que toda la ontogenia recapitula la filogenia son raros.

MULTIPLICACIÓN DE ESPECIES

Esta multiplicación a lo largo del tiempo es un corolario lógico de la teoría de Darwin del origen común. Un punto de ramificación del árbol evolutivo significa que una especie ancestral se ha dividido en otras dos diferentes. La teoría de Darwin postula que la variación presente en una especie, y más concretamente, la variación que se da entre poblaciones geográficamente separadas, proporciona el sustrato a partir del que se forman especies nuevas. Como la evolución es un proceso ramificado, el número total de especies producidas evolutivamente aumenta con el tiempo, aunque muchas de ellas se han extinguido. Uno de los principales desafíos para un evolucionista es descubrir el proceso por el cual una especie se «divide» para constituir dos o más nuevas especies.

Antes de explorar la multiplicación de las especies, debemos decidir qué entendemos por «especie». Como veremos en

el Capítulo 11, no existe consenso respecto a la definición de especie. Sin embargo, la mayoría de los biólogos están de acuerdo en que los criterios importantes para el reconocimiento de una especie implican: (1) descender de una población ancestral común, (2) compatibilidad reproductora (capacidad de cruzarse) interna e incompatibilidad reproductora entre especies, y (3) mantenimiento, dentro de la especie, de cohesión genotípica y fenotípica (ausencia de diferencias bruscas entre poblaciones en cuanto a frecuencias alélicas [ver el texto que sigue] y aspecto de los organismos). El criterio de la compatibilidad reproductora ha recibido la mayor atención en los estudios sobre la formación de las especies, proceso que también se conoce como **especiación**.

Los factores biológicos que impiden que especies diferentes se entrecrucen se denominan **barreras reproductoras**. El problema primario de la especiación es descubrir cómo dos poblaciones inicialmente compatibles desarrollan barreras reproductoras que las convierten en linajes diferentes que evolucionan por separado. ¿Cómo pueden las poblaciones diverger unas de otras mientras mantienen una compatibilidad reproductora completa dentro de cada población?

Las barreras reproductoras entre poblaciones normalmente evolucionan de forma gradual. La evolución de tales barreras reproductoras requiere que las poblaciones divergentes se mantengan físicamente separadas durante largos períodos de tiempo. Si las poblaciones divergentes se reunieran antes de que las barreras reproductoras se hayan constituido por completo, se produciría un entrecruzamiento, y las poblaciones se fusionarían. La especiación por divergencia gradual en los animales puede requerir extraordinarios períodos de tiempo, quizás de 10 000 a 100 000 años o más. El aislamiento geográfico seguido de divergencia gradual es el mecanismo más eficaz para que se produzca una barrera reproductora, y muchos evolucionistas consideran la separación geográfica como un prerrequisito para la especiación.

Especiación alopátrida

Las poblaciones alopátridas («en otra patria») de una especie son aquellas que



Figura 9-18

El profesor Ernst Mayr, uno de los principales responsables de nuestro actual conocimiento de la especiación y de la evolución en general.

ocupan áreas geográficamente separadas. No se mezclan activamente, pero probablemente lo harían si no existieran las barreras geográficas entre ellas. La especiación que resulta de la aparición de barreras reproductoras entre poblaciones geográficamente separadas se conoce como **especiación alopatrida** o especiación geográfica. Las poblaciones separadas evolucionan independientemente y se adaptan a sus distintos entornos, generando barreras reproductoras como resultado de sus distintas vías evolutivas. Ernst Mayr (Figura 9-18) ha contribuido enormemente a nuestro conocimiento de la especiación alopatrida a través de sus estudios de la especiación en aves.

La especiación alopatrida comienza cuando una especie genéticamente coherente se divide en dos o más poblaciones separadas geográficamente. Esto puede ocurrir de dos formas: por **especiación vicariante** o por un **suceso fundador**. La especiación vicariante se inicia cuando se producen cambios climáticos o geológicos que fragmentan el hábitat de una especie, dando lugar a barreras impenetrables que separan poblaciones diferentes. Por ejemplo, una especie de mamífero que viva en un bosque bajo puede quedar dividida por el levantamiento de una barrera montañosa, por el hundimiento y posterior inundación de una falla o por cambios cli-

máticos que conviertan en pradera o desierto parte del bosque.

La especiación vicariante tiene dos consecuencias importantes. Aunque la población ancestral se fragmenta, sus partes quedan generalmente casi intactas. El proceso vicariante no induce por sí mismo cambios genéticos por reducir las poblaciones a pequeños tamaños o por trasladarlas a entornos diferentes. Otra consecuencia importante es que los mismos acontecimientos vicariantes pueden afectar simultáneamente, fragmentándolas, a distintas especies. Por ejemplo, la fragmentación del bosque descrita más arriba probablemente tendrá efectos sobre muchas y muy diversas especies, como salamandras, ranas, caracoles y muchos otros habitantes del bosque. De hecho, se observan los mismos patrones geográficos entre especies estrechamente relacionadas en distintos grupos de organismos cuyas necesidades ambientales son similares, lo que refuerza sólidamente la evidencia de la especiación vicariante.

La otra alternativa para iniciar una especiación alopatrida es que un pequeño número de individuos de una especie se separe y emigre a una localidad distante, donde no existan otros miembros de su especie. Estos individuos establecen una nueva población en lo que se denomina un suceso fundador. La especiación alopatrida producida por sucesos fundadores se ha observado en las moscas de la fruta nativas de Hawái. Este archipiélago presenta numerosas manchas de bosque separadas por corrientes de lava. En raras ocasiones, vientos fuertes pueden transportar un pequeño grupo de moscas de un bosque a otro, donde, aisladas, son el principio de una nueva población. A veces, una única hembra fecundada puede iniciar una nueva población. Al contrario de lo que ocurre en la especiación vicariante, la nueva población tiene inicialmente un tamaño muy pequeño, lo que puede alterar su estructura genética. Cuando esto ocurre, los caracteres fenotípicos que eran estables en la población ancestral sufren variaciones inesperadas en la nueva población. Conforme la variación recién expresada se selecciona por selección natural, se producen grandes cambios en las propiedades fenotípicas y reproductoras, favoreciendo la evolución de barre-

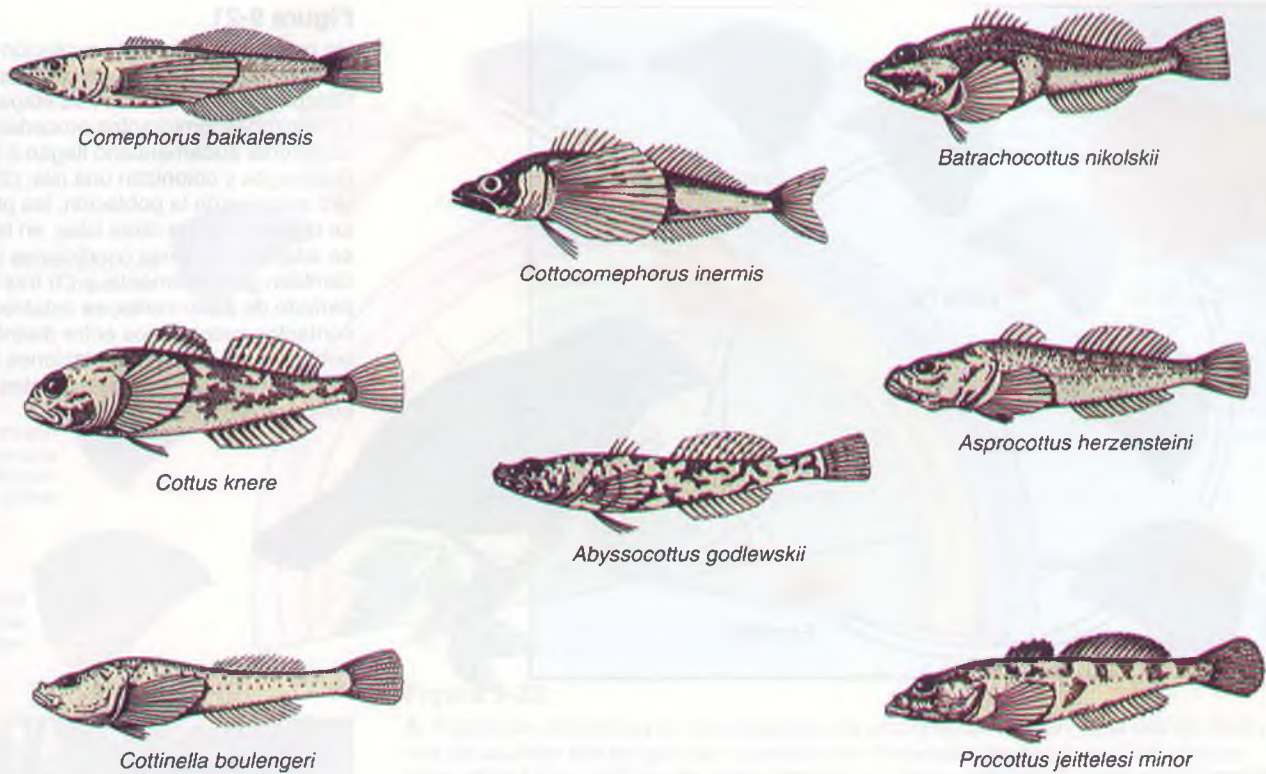
ras reproductoras entre la población ancestral y la recientemente fundada.

Sorprendentemente, muchas veces extraemos los mejores conocimientos sobre la genética de la especiación alopatrida de aquellos casos en los que poblaciones inicialmente separadas vuelven a ponerse en contacto antes de que las barreras reproductoras se hayan for-



Figura 9-19

Salamandras de razas puras e híbridas. El híbrido es de aspecto intermedio entre las poblaciones parentales. A, *Plethodon teyahalee*, raza pura, con motas blancas; B, Híbrido entre la moteada *P. teyahalee* y *P. jordani*, de patas rojas, con pequeñas motas blancas y patas rojas; C, *P. jordani*, raza pura de patas rojas.

**Figura 9-20**

Los cotos del lago Baikal son el resultado de la especiación en un único lago.

mado por completo. La mezcla que se produce entre las poblaciones divergentes se denomina **hibridación**, y los descendientes de estos cruces se conocen como **híbridos** (Figura 9-19). Estudiando la genética de las poblaciones híbridas podemos identificar la base genética de las barreras reproductoras.

Los biólogos distinguen a menudo entre las barreras reproductoras que impiden la fecundación (barreras preapareamiento) de aquellas que impiden el crecimiento y desarrollo, la supervivencia o la reproducción del individuo híbrido (barreras postapareamiento). Las barreras preapareamiento pueden dar lugar a que los miembros de poblaciones divergentes no se reconozcan recíprocamente como pareja potencial o bien no puedan completar con éxito el ritual de apareamiento. En ciertos casos, los órganos genitales del macho y la hembra de diferentes poblaciones son incompatibles. En otros, las barreras preapareamiento son estrictamente de comportamiento, aunque los miembros de las distintas especies sean fenotípicamente casi idénticos. Especies diferentes que no se pueden distinguir por su aspecto reciben el

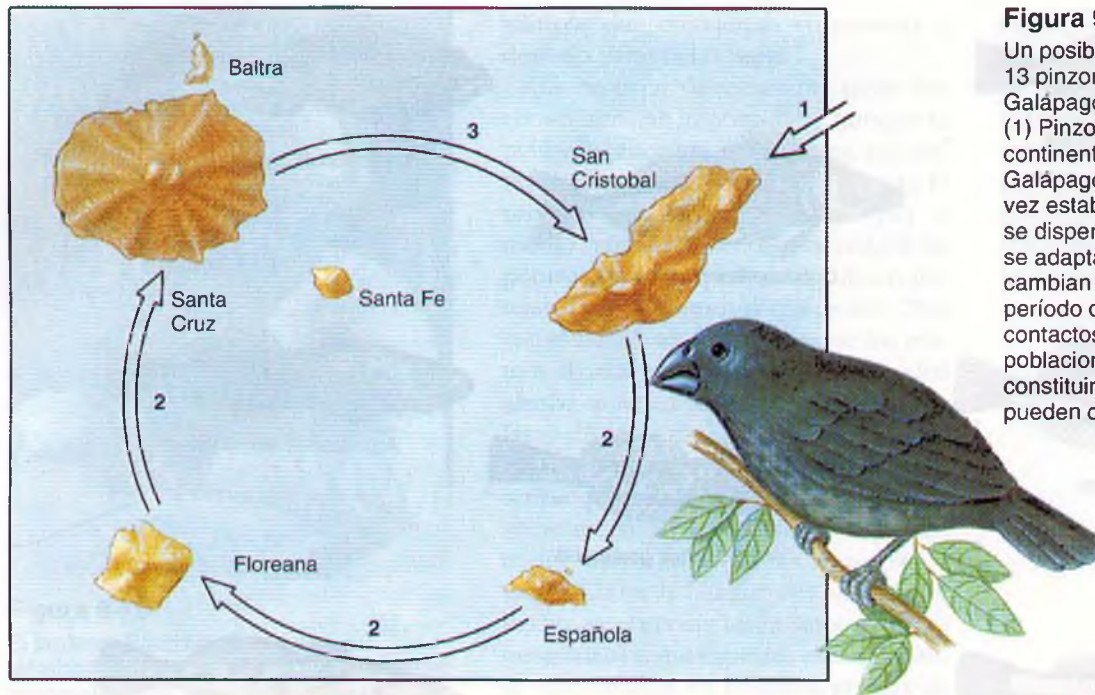
nombre de **especies gemelas**. Las especies gemelas se generan cuando las poblaciones alopátridas divergen en los tiempos de reproducción o en las señales auditivas, químicas o de comportamiento que se requieren para la cópula. La divergencia evolutiva en estos caracteres puede dar lugar a barreras preapareamiento efectivas sin que se aprecien cambios obvios en el fenotipo del organismo. Las especies gemelas se dan en grupos de animales tan distintos como los ciliados, las moscas y las salamandras.

Especiación simpátrida (no alopátrida)

¿Puede alguna vez producirse especiación sin separación geográfica de poblaciones? A veces es difícil recurrir a la especiación alopátrida, en situaciones en que muchas especies estrechamente relacionadas se encuentran juntas en áreas restringidas, donde no existen indicios de barreras físicas que impidan la dispersión. Por ejemplo, varios grandes lagos de todo el mundo albergan un elevado número de especies de peces estrechamente emparentadas. Los mayores lagos de

África (Malawi, Tanganica y Victoria) alojan muchas especies de peces cíclidos que no se encuentran en otro lugar. De igual modo, el lago Baikal en Siberia contiene muchas especies diferentes de cotos (peces del género *Cottus* y otros géneros emparentados) que no se encuentran en ningún otro lugar del mundo (Figura 9-20). Es difícil suponer que estas especies hayan surgido en otro sitio que en los lagos en que viven, y además estos lagos son jóvenes en términos evolutivos y no presentan barreras ambientales aparentes que pudieran fragmentar las poblaciones de peces.

Para explicar la especiación de los peces en los lagos y otros ejemplos semejantes se ha elaborado la hipótesis de la **especiación simpátrida** (en la misma patria). De acuerdo con esta hipótesis, las diferentes poblaciones de una especie se especializan para ocupar diferentes nichos de su entorno. Mediante la elección y el uso de hábitat muy específicos de una única área geográfica, las distintas poblaciones alcanzan una separación física y adaptativa suficiente como para constituir barreras reproductoras. Por ejemplo, las especies de cíclidos de los

**Figura 9-21**

Un posible modelo de la evolución de los 13 pinzones de Darwin en las islas Galápagos. Se postulan tres etapas: (1) Pinzones inmigrantes procedentes del continente sudamericano llegan a las Galápagos y colonizan una isla; (2) Una vez establecida la población, los pinzones se dispersan a las otras islas, en las que se adaptan a nuevas condiciones y cambian genéticamente, y (3) tras un período de aislamiento, se establecen contactos secundarios entre distintas poblaciones. Las dos poblaciones llegan a constituir especies independientes si no pueden cruzarse con éxito.

lagos africanos son muy diferentes unas de otras en cuanto a sus especializaciones alimentarias. En muchos organismos parásitos, particularmente en los insectos parásitos, poblaciones distintas pueden valerse de hospedadores diferentes, lo que proporciona la necesaria separación para que surjan barreras reproductoras. Sin embargo, se han criticado casos en los que se suponía una especiación simpátrida, porque la divergencia reproductora de las distintas poblaciones no siempre queda suficientemente demostrada, lo que deja abierta la posibilidad de que estemos observando menos especies diferentes de lo que creemos.

La aparición repentina de la especiación simpátrida es más aparente en las plantas superiores. Se cree que entre una tercera parte y la mitad de las especies de plantas con flores han evolucionado por poliploidía (duplicación del número de cromosomas), sin un aislamiento geográfico previo de las poblaciones. Sin embargo, en los animales, la especiación por poliploidía es un acontecimiento excepcional.

Radiación adaptativa

La producción de especies ecológicamente distintas o diversas a partir de un origen ancestral común se denomina **radiación adaptativa**. Algunos de los mejores ejemplos de radiación adaptati-

va están asociados a lagos e islas jóvenes, que constituyen la fuente de nuevas oportunidades evolutivas para organismos acuáticos y terrestres, respectivamente. Las islas oceánicas formadas por actividad volcánica están inicialmente desprovistas de vida, y son colonizadas gradualmente por plantas y animales desde un continente o desde otras islas mediante sucesos fundadores independientes. Los «colonos» encuentran situaciones ideales para la diversificación evolutiva, ya que los recursos ambientales que estaban fuertemente explotados por otras especies en el continente de origen se encuentran libres para ser ocupados en la isla, escasamente poblada. Los archipiélagos, como el de las islas Galápagos, aumentan en gran manera las oportunidades tanto para los sucesos fundadores como para la diversificación ecológica. El archipiélago en conjunto está aislado del continente, y cada isla está geográficamente aislada de las otras por el mar; además, cada isla es distinta a las otras en sus características físicas, climáticas y bióticas.

Los pinzones de las Galápagos ilustran claramente la radiación adaptativa en un archipiélago oceánico (Figuras 9-21 y 9-22). Los pinzones de las Galápagos (el nombre de «pinzones de Darwin» fue popularizado en los años cuarenta por el ornitólogo inglés David Lack) son parientes cercanos, pero cada especie difiere de

las otras en el tamaño y forma del pico y en sus hábitos alimentarios. Si los pinzones hubieran sido creados especialmente, se hubiera debido producir la extraña coincidencia de que aparecieran 13 tipos muy similares de pinzones en las islas Galápagos y en ningún otro lugar. Los pinzones de Darwin descienden de una única población ancestral que llegó desde el continente y colonizó subsecuentemente las distintas islas del archipiélago. Los pinzones experimentaron una radiación adaptativa, ocupando hábitat que les hubieran sido negados en tierra firme, por la presencia de otras especies mejor adaptadas para explotar dichos hábitat. Los pinzones de las Galápagos asumieron entonces características de familias del continente, tan diversas y tan poco relacionadas con los pinzones como las curruacas o los pájaros carpinteros. Un decimocuarto pinzón de Darwin hallado en la isla de los Cocos, un apartado islote muy al norte del archipiélago de las Galápagos, tiene un aspecto muy similar a los pinzones de las Galápagos y casi con seguridad desciende de la misma población ancestral.

GRADUALISMO

La teoría de Darwin del gradualismo se opone a los argumentos en favor del origen repentino de las especies. Las pequeñas diferencias, como las que podemos

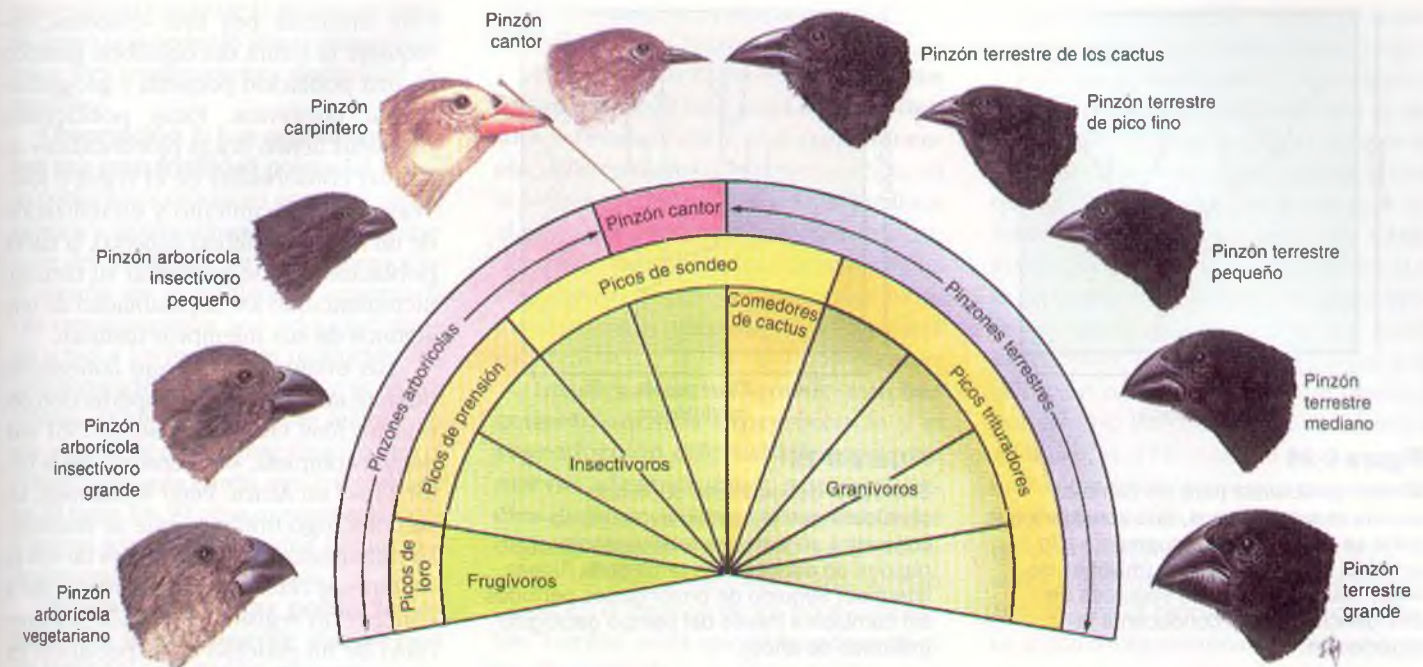


Figura 9-22.

A, Radiación adaptativa en diez especies de pinzones de Darwin de la isla de Santa Cruz, una de las islas Galápagos; se muestran las diferencias en los picos y los hábitos alimentarios. Apparently, todos descienden de un pinzón ancestral común procedente de Sudamérica. **B**, Pinzón carpintero, una de las 13 especies de pinzones de las Galápagos, utilizando una ramita como herramienta para alimentarse. Este pinzón trabajó durante unos 15 minutos hasta encontrar y extraer una oruga de una grieta en el árbol.



B

observar hoy entre los organismos de una misma población. son la materia prima a partir de la cual evolucionaron las principales formas de vida. Esta teoría comparte con el uniformismo de Lyell la idea de que no debemos explicar los cambios del pasado invocando sucesos catastróficos que no se observan en la actualidad. Si en tales sucesos catastróficos se originaron nuevas especies, deberíamos poder observar tal cosa en la actualidad, y no es así. En su lugar presenciamos pequeños pero continuos cambios en los fenotipos presentes en las poblaciones naturales. Estos cambios continuos solamente pueden producir grandes diferencias entre las especies si se acumulan a lo largo de millones de años. Un enunciado simple de la teoría del gradualismo de Darwin es que la acumulación de cambios cuantitativos conduce a la aparición de cambios cualitativos.

Mayr (Figura 9-18) establece la importante diferencia entre gradualismo poblacional y gradualismo fenotípico. El **gradualismo poblacional** supone que los nuevos rasgos se asientan en una población mediante el incremento de su frecuencia desde una pequeña fracción inicial de la población hasta una mayoría. El gradualismo poblacional está bien establecido y no da lugar a controversias. El **gradualismo fenotípico** propone que los nuevos rasgos, incluso los que son muy diferentes de los ancestrales, se producen por una serie de pequeños pasos graduales.

Gradualismo fenotípico

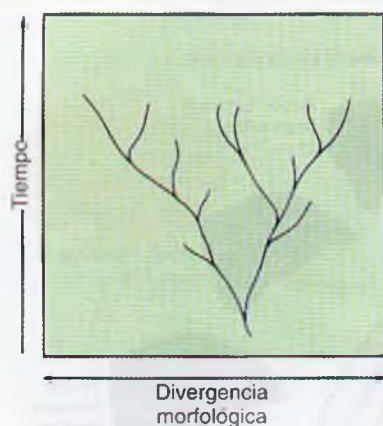
Esta teoría fue controvertida cuando lo propuso Darwin, y lo sigue siendo aún. No todos los cambios fenotípicos son pequeños y se acumulan gradualmente. Algunas mutaciones que aparecen en la cría artificial, tradicionalmente llamadas «monstruos», cambian sustancialmente el fenotipo en un solo paso. Casos de enanismo son relativamente frecuentes en especies como el hombre, el perro y la oveja, y se han utilizado por los criado-



Figura 9-23

Esta raza de corderos nació por una «mutación deportiva» que condujo al enanismo de las extremidades. Muchos de los contemporáneos de Darwin le criticaron por su opinión de que tales mutaciones no eran importantes en el proceso de la selección natural.

res de animales para conseguir resultados apetecidos; por ejemplo, un monstruo con las patas deformes se utilizó para conseguir un tipo de ovejas incapaz de saltar setos, lo que las hacía fáciles de guardar y vigilar (Figura 9-23). Muchos colegas de Darwin, que aceptaron sus otras teorías, consideraron el gradualismo fenotípico como una exageración. Si las

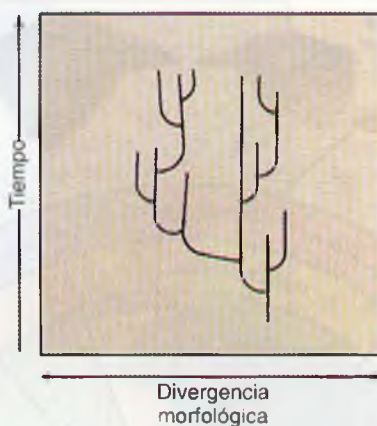
**Figura 9-24**

Modelo gradualista para los cambios evolutivos morfológicos, que considera que éstos se producen continuamente a lo largo del tiempo geológico (millones de años). Las bifurcaciones seguidas de divergencia gradual conducen a la especiación.

mutaciones «monstruosas» se pueden usar en la cría de animales, ¿por qué debemos excluirlas de la teoría de la evolución? Algunos han replicado en favor del gradualismo que tales mutaciones tienen siempre efectos colaterales negativos que impedirían su supervivencia en poblaciones naturales. Claro está, cabe preguntarse si la oveja de patas atrofiadas, a pesar de su atractivo para los ganaderos, se propagaría con éxito en la naturaleza en presencia de sus parientes de patas largas.

Equilibrio puntuado

Si observáramos el gradualismo darwinista sobre una escala de tiempo geológico, podríamos esperar encontrar en el registro fósil una larga serie de formas intermedias que conectarán los fenotipos de las poblaciones ancestrales y las descendientes (Figura 9-24). Este modelo predecible recibe el nombre de **gradualismo filético**. Darwin reconoció que este gradualismo filético no aparecía en el registro fósil. Los estudios llevados a cabo desde los tiempos de Darwin han fracasado aparentemente en producir la esperada serie continua de fósiles. ¿Significa esto que el registro fósil refuta la teoría del gradualismo? Darwin lo niega, argumentando que el registro fósil es demasiado imperfecto como para conservar series de transición. Aunque la evolución es un proceso lento para nosotros, es

**Figura 9-25**

El modelo del equilibrio puntuado considera que el cambio evolutivo se concentra en sucesos relativamente rápidos de especiación ramificada (líneas laterales) seguido de prolongados períodos sin cambios a través del tiempo geológico (millones de años).

rápido con relación a la velocidad con que se acumulan y forman buenos depósitos fósiles. Sin embargo, otros han opinado que las bruscas apariciones y extinciones de especies en el registro fósil nos conducen por fuerza a la conclusión de que el gradualismo filético es raro.

Niles Eldredge y Stephen Jay Gould han propuesto el **equilibrio puntuado** para explicar los cambios evolutivos discontinuos que se observan a lo largo del tiempo geológico. El equilibrio puntuado establece que la evolución fenotípica se concentra en momentos relativamente breves de especiación ramificada, seguidos por intervalos mucho más largos de quietud evolutiva (Figura 9-25). La especiación es un suceso episódico, que se produce durante un período de aproximadamente 10 000 a 100 000 años. Como las especies pueden sobrevivir durante 5 a 10 millones de años, el momento de especiación es un «instante geológico», que representa el 1% o menos de la vida de una especie. No obstante, diez mil años es tiempo más que suficiente para que la evolución darwiniana lleve a cabo cambios genéticos dramáticos. Una pequeña parte de la existencia de una estirpe o linaje en evolución es responsable de la mayoría de los cambios evolutivos observables.

El proceso de especiación alopátrida por sucesos fundadores proporciona una posible explicación para el equilibrio puntuado. Recordemos que la especia-

ción inducida por una «colonización» requiere la rotura del equilibrio genético en una población pequeña y geográficamente periférica. Estas poblaciones pequeñas tienen pocas probabilidades de quedar conservadas en el registro fósil. Tras el establecimiento y estabilización de un nuevo equilibrio genético, la nueva población puede aumentar su tamaño, incrementando así la posibilidad de que algunos de sus miembros fosilicen.

Los evolucionistas que lamentaron durante tanto tiempo la imperfección del registro fósil vieron abrirse en 1981 una página completa, «sin censura», de la historia fósil en África. Peter Williamson, un paleontólogo británico que se encontraba trabajando en lechos fósiles de 400 m de espesor cerca del lago Turkana, dio a conocer un registro sorprendentemente claro de un proceso de especiación en caracoles dulciacuícolas. La geología de la cuenca del lago Turkana revela una historia de inestabilidad. Terremotos, erupciones volcánicas y cambios climáticos produjeron subidas y bajadas del nivel del agua, a veces de cientos de pies. Trece estirpes o linajes de caracoles mostraban largos períodos de estabilidad, interrumpidos por breves épocas de cambios rápidos en la forma de la concha cuando las poblaciones de caracoles se fragmentaban por las aguas en retirada. Estas poblaciones divergieron para formar nuevas especies, que permanecieron inalteradas, como lo atestiguan gruesos depósitos, antes de extinguirse y ser reemplazadas por especies descendientes. Las transiciones se produjeron en períodos entre 5000 y 50 000 años. En los pocos metros de sedimento correspondientes a las épocas de especiación se podían observar todas las formas de transición. El estudio de Williamson coincide perfectamente con el modelo de equilibrio puntuado de Eldredge y Gould.

SELECCIÓN NATURAL

Ésta es la pieza central de la teoría de la evolución de Darwin. Nos proporciona una explicación natural para los orígenes de la **adaptación**, lo que incluye todos los atributos del desarrollo, del comportamiento, anatómicos y fisiológicos que mejoran la capacidad del organismo para utilizar los recursos ambientales con el fin de sobrevivir y reproducirse. Darwin

desarrolló su teoría de la selección natural como una serie de cinco observaciones y tres implicaciones deducidas de aquéllas:

Observación 1: Los organismos tienen una gran fertilidad potencial. Todas las poblaciones producen gran número de gametos y, potencialmente, un gran número de descendientes en cada generación. El tamaño de la población aumentaría exponencialmente a una velocidad enorme si todos los individuos producidos en cada generación sobrevivieran y se reprodujeran. Darwin calculó que incluso en una especie de crecimiento lento, como el elefante, una sola pareja que criara desde los 30 hasta los 90 años aunque solamente tuviera seis crías, produciría 19 millones de descendientes en 750 años.

Observación 2: Las poblaciones naturales generalmente mantienen un tamaño constante, excepto cambios menores. Las poblaciones naturales fluctúan de tamaño durante generaciones y a veces se extinguen, pero ninguna población natural presenta el crecimiento exponencial continuo que, teóricamente, podría alcanzar por su capacidad reproductora.

Observación 3: Los recursos naturales son limitados. El crecimiento exponencial de una población natural requeriría recursos naturales ilimitados para proporcionar alimento y abrigo a la población en expansión, pero los recursos naturales son finitos.

Implicación 1: Existe una continua lucha por la existencia entre los miembros de una población. Los supervivientes representan solamente una parte, a menudo muy pequeña, de los individuos producidos en cada generación. Darwin escribió en *Sobre el origen de las especies*: «es la doctrina de Malthus aplicada con múltiples fuerzas al conjunto de los reinos animal y vegetal». La lucha por alimento, refugio y espacio vital se hace más severa conforme la superpoblación aumenta.

Observación 4: Todos los organismos muestran variación. No hay dos individuos exactamente iguales. Se diferencian en tamaño, color, fisiología, conducta y muchos otros aspectos.

Observación 5: La variación es heredable. Darwin se percató de que los hijos tienden a parecerse a sus progenitores, aunque no llegó a entender cómo. El mecanismo hereditario descubierto por

Gregor Mendel se aplicaría a la teoría de Darwin muchos años más tarde.

Implicación 2: Entre los distintos organismos de una población se dan una reproducción y una supervivencia diferenciales. La supervivencia en la lucha por la existencia no se produce al azar con respecto a la variación hereditaria de la población. Ciertos rasgos confieren a sus poseedores ventaja sobre los demás al servirse del entorno para la supervivencia y la reproducción eficaces.

Implicación 3: Durante muchas generaciones, la supervivencia y la reproducción diferenciales generan nuevas adaptaciones y nuevas especies. La reproducción diferencial de los distintos organismos transforma gradualmente las especies y desemboca, a largo plazo, en la «mejora» de los tipos o modelos. Darwin sabía que el hombre utiliza muchas veces la variación heredable para conseguir nuevas razas, más útiles, de plantas y ganado. La selección *natural*, actuando durante millones de años, sería incluso más eficaz para producir nuevos tipos o modelos que la selección *artificial* que se lleva a cabo dentro de los límites de una vida humana. La selección natural, actuando independientemente sobre poblaciones separadas geográficamente, haría que divergieran una de otra, produciendo por tanto las barreras reproductoras que conducen a la especiación.

La popular frase «supervivencia de los más aptos» no fue creada por Darwin, sino que fue acuñada unos pocos años antes por el filósofo británico Herbert Spencer, quien se anticipó algo a los principios de Darwin sobre la evolución. Desgraciadamente, la frase se relacionó más tarde con la agresión y la violencia de un mundo sangriento y competitivo. De hecho, la selección natural opera a través de muchas otras características de los seres vivos. El animal mejor adaptado puede ser el más cuidadoso o el más amoroso. La destreza en la lucha es solamente uno de los varios medios hacia el éxito reproductor.

La selección natural se considera a menudo como un proceso con dos etapas: un componente regido por el azar y otro no dominado por él. La aparición de variación entre los organismos es el

componente al azar. El proceso de mutación no genera con preferencia rasgos favorables al organismo; si hay alguno, probablemente el opuesto también se da. El componente no sujeto al azar es la supervivencia de los distintos rasgos, que queda determinada por la eficacia de éstos al permitir a sus poseedores sobrevivir y reproducirse. La supervivencia y la reproducción diferenciales entre diferentes organismos se conocen hoy como **extracción**, y no deben equipararse a la selección natural. Actualmente sabemos que incluso los procesos al azar (deriva genética, p. 174) pueden producir esta extracción entre distintos organismos. La selección establece que la extracción se produce *porque ciertos rasgos confieren a sus poseedores ventajas en la supervivencia y en la reproducción* con respecto a otros organismos que carecen de estos caracteres. La selección es, por tanto, una causa específica de extracción.

La teoría de Darwin de la selección natural ha sido desafiada repetidamente. Uno de estos desafíos propone que la variación dirigida (no al azar) gobierna el cambio evolutivo. En las décadas alrededor de 1900, varias teorías evolutivas denominadas colectivamente **ortogénesis** propusieron que la variación posee un «momento», que fuerza a una estirpe a evolucionar en una dirección determinada, no siempre adaptativa. El extinto alce irlandés fue un popular ejemplo de ortogénesis; la variación aumentó con preferencia el tamaño de las astas, y la selección natural fue incapaz de parar este proceso hasta que las astas fueron tan grandes que condujeron a la especie a la extinción (Figura 9-26). La ortogénesis explicaba cómo rasgos en apariencia no adaptativos podían llevar al declive de una especie. Sin embargo, la investigación genética posterior sobre la naturaleza de la variación rechazó las predicciones genéticas de la ortogénesis.

Otra crítica recurrente a la selección natural es que no puede generar nuevas estructuras o especies, sino únicamente modificar las que ya existen. La mayoría de las estructuras no habrían podido llevar a cabo, en sus primeras etapas evolutivas, las funciones que realizan cuando están desarrolladas por completo, por lo que no está muy claro cómo podría haberlas favorecido la selección natural. ¿Qué utilidad tiene un ala a medio for-



Figura 9-26

El alce irlandés, una especie fósil que se utilizó para apoyar la idea ortogenética de que la variación llevó a las astas a ser tan grandes, lo que condujo a la especie a la extinción.

mar o un rudimento de pluma para un ave voladora? Para responder a esta crítica se propone que las estructuras evolucionaron inicialmente para propósitos distintos a los actuales. Las plumas rudimentarias pueden haber sido útiles para la termorregulación, por ejemplo. Su papel en el vuelo habría evolucionado más tarde, al adquirir incidentalmente propiedades aerodinámicas que permitieron su selección para la mejora del vuelo. Como los cambios estructurales que separan a miembros de distintas especies son del mismo tipo que los que observamos en una misma especie, no parece razonable suponer que la selección nunca traspasará el límite de la especie.

REVISIONES DE LA TEORÍA DE DARWIN

NEODARWINISMO

El punto débil más importante de la teoría de Darwin fue la falta de una identificación correcta del mecanismo de la herencia. Darwin veía la herencia como un fenómeno de mezcla, en el que los rasgos de los padres se amalgamaban en la descendencia. Darwin invocó también la hipótesis de Lamarck de que un organismo podía alterar su herencia mediante el uso y desuso de partes del cuerpo y a través de la influencia directa del entorno. August Weissmann rechazó la

herencia lamarckiana al demostrar experimentalmente que las modificaciones que sufre un organismo durante su vida no alteran su herencia (Capítulo 7), y en consecuencia revisó la teoría de Darwin. Actualmente se utiliza el término **neodarwinismo** para designar a la teoría de Darwin revisada en este sentido por Weissmann.

La genética mendeliana aclaró eventualmente la herencia de caracteres requerida por la teoría de la selección natural de Darwin (p. 129). Irónicamente, cuando se redescubrió el trabajo de Mendel en 1900, se consideró como opuesto a la teoría de la selección natural. Cuando se descubrieron las primeras mutaciones en los primeros años de la década de 1900, la mayoría de los genetistas pensaron que producían nuevas especies en grandes y únicas etapas. Así, relegaron a la selección natural al papel de «verdugo», como una fuerza negativa que únicamente se limitaba a eliminar a los claramente inadaptados.

APARICIÓN DEL DARWINISMO MODERNO: LA TEORÍA SINTÉTICA

En los años treinta, una nueva generación de genetistas empezó a contemplar la teoría de Darwin desde otro punto de vista. Se trataba de estudiosos de la genética de las poblaciones, científicos que investigaban la variación en poblaciones naturales de animales y plantas, con unos conocimientos sólidos de estadística y matemáticas. Gradualmente surgió una nueva y poderosa teoría que hermanó a la genética de poblaciones, la paleontología, la biogeografía, la embriología, la sistemática y la etología en un marco darwiniano.

La genética de poblaciones estudia la evolución como un cambio en la composición genética de las poblaciones. Con el fortalecimiento de esta ciencia, la biología evolutiva quedó dividida en dos parcelas diferentes. La **microevolución** es el campo que estudia los cambios evolutivos en las frecuencias de distintas formas alélicas de los genes en las poblaciones. La **macroevolución** estudia la evolución a gran escala, abarcando el origen de nuevas estructuras en los organismos, de nuevos diseños, de tendencias evolutivas, la radiación adaptativa, las relaciones filogenéticas entre las es-

pecies y las extinciones masivas. La investigación macroevolutiva se basa en la sistemática y en el método comparativo (p. 201). Siguiendo la síntesis evolutiva, tanto la macroevolución como la microevolución han operado claramente dentro de la tradición del neodarwinismo, y ambas han extendido la teoría darwiniana de forma importante.

MICROEVOLUCIÓN: VARIACIÓN GENÉTICA Y CAMBIO EN LAS ESPECIES

La microevolución es el estudio del cambio genético que se produce en las poblaciones naturales. La observación de diferentes formas alélicas de un gen en una población se denomina **polimorfismo**. Todos los alelos de todos los genes que poseen los miembros de una población constituyen colectivamente la **reserva genética**. El polimorfismo presente en las grandes poblaciones es potencialmente enorme, porque con las frecuencias de mutación observadas, se pueden esperar muchos alelos diferentes para todos los genes.

Los genetistas de poblaciones estudian el polimorfismo identificando las distintas formas de un gen que están presentes en una población y midiendo sus frecuencias relativas en dicha población. La frecuencia relativa de una forma alélica particular en una población se conoce con el nombre de **frecuencia alélica**. Por ejemplo, en la población humana hay tres formas alélicas distintas del gen que codifica los tipos sanguíneos ABO: I^A , I^B e i (p. 685). Como cada individuo contiene dos copias de este gen, el número total de copias presentes en la población es dos veces el número de individuos. ¿Qué parte de este total representa cada una de las tres formas alélicas? En la población francesa encontramos las siguientes frecuencias: $I^A = 0,46$; $I^B = 0,14$ e $i = 0,40$. En la población rusa las correspondientes frecuencias alélicas son distintas ($I^A = 0,38$; $I^B = 0,28$ e $i = 0,34$), lo que demuestra una divergencia microevolutiva entre estas poblaciones (Figura 9-27). Genéticamente, los alelos I^A e I^B son dominantes sobre el i , pero la frecuencia de este último casi iguala al primero y supera al segundo en ambas poblaciones. La dominancia describe el **efecto fenotípico** de un alelo en los indi-

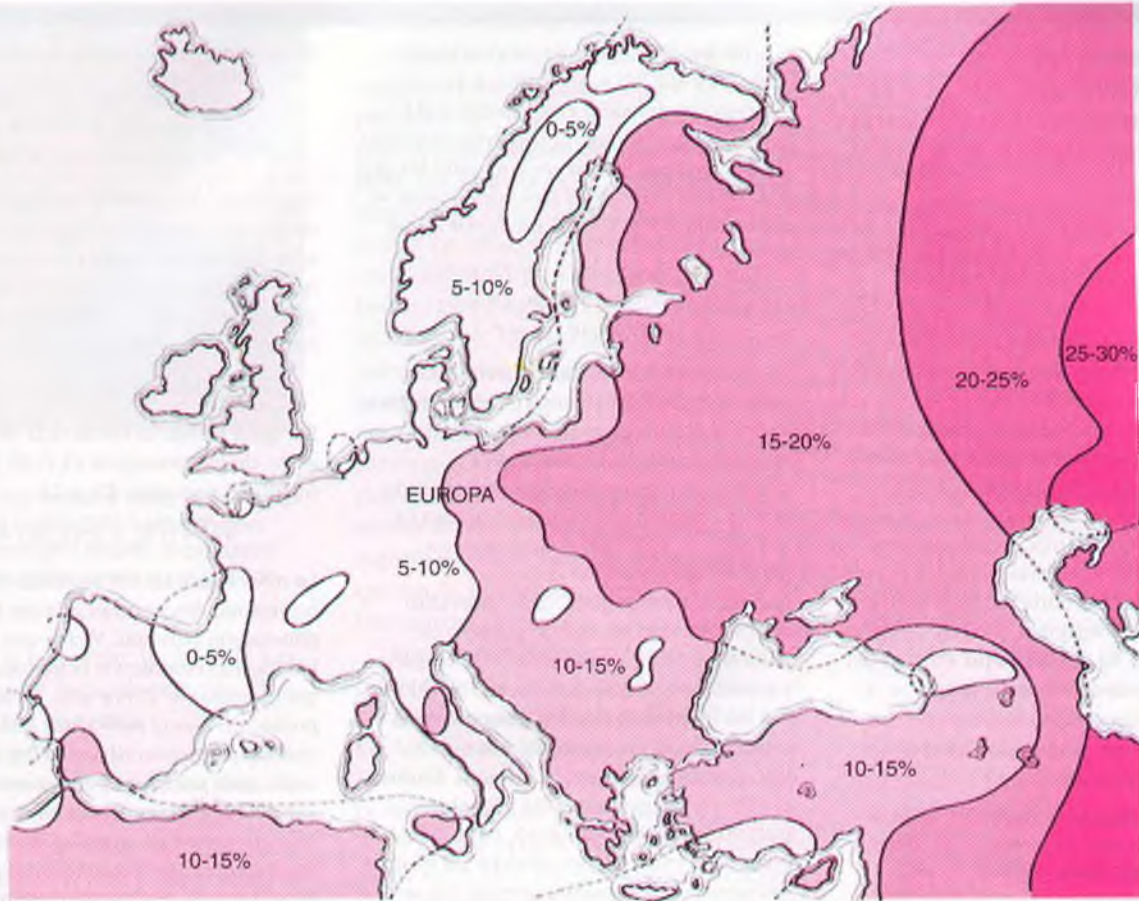


Figura 9-27

Frecuencias del grupo sanguíneo B en la población humana de Europa. El alelo es más común en el este y más raro en el oeste. Este alelo pudo surgir en el este y haberse difundido gradualmente hacia el oeste a través de la continuidad genética de las poblaciones humanas. No se conoce ninguna ventaja selectiva de este alelo, y los cambios en su frecuencia probablemente responden a los efectos de una deriva genética al azar.

viduos heterocigóticos, no su abundancia relativa en una población. Demostraremos que, por sí mismas, la herencia y la dominancia mendelianas no alteran las frecuencias alélicas ni producen cambios evolutivos en una población.

EQUILIBRIO GENÉTICO

En muchas poblaciones humanas pueden ser muy comunes los rasgos genéticamente recesivos, como el grupo sanguíneo O, el pelo rubio o los ojos azules. ¿Por qué los correspondientes rasgos dominantes no suplantaron gradualmente estos caracteres recesivos? Veremos cómo existe en las poblaciones *grandes* una tendencia a que las frecuencias alélicas permanezcan en equilibrio generación tras generación. Este hecho se basa en la ley del **equilibrio de Hardy-Weinberg** (ver recuadro en página siguiente), que constituye la base de la genética de poblaciones. De acuerdo

con este teorema, el proceso hereditario no produce por sí solo cambios evolutivos. En grandes poblaciones biparentales, las frecuencias génicas y las proporciones genotípicas alcanzan un equilibrio en una generación determinada, a partir de la cual permanecen invariables a menos que sean alteradas por nuevas mutaciones, selección natural, migración, cruzamientos no al azar, o deriva genética. Estas alteraciones son las fuentes de los cambios evolutivos.

Un alelo raro o escaso, de acuerdo con este principio, no desaparece de una población numerosa precisamente porque es raro. Ésta es la razón por la que ciertos caracteres extraños, como el albinismo, o la cirrosis quística, persisten a lo largo de generaciones. Por ejemplo, el albinismo humano está producido por un alelo recesivo *a*. Solamente una persona de cada 20 000 es albino, es decir este individuo es homocigótico (*a/a*) para el alelo recesivo. Obviamente,

te, en la población con pigmentación normal hay muchos portadores, esto es, personas heterocigóticas (*A/a*) para el albinismo. ¿Cuál es su frecuencia? Una forma adecuada de calcular las frecuencias de los genotipos en una población es mediante el desarrollo del binomio $(p + q)^2$ (ver recuadro en página siguiente). Haremos que *p* represente la frecuencia alélica de *A* y *q* la de *a*.

Suponiendo que los cruzamientos son al azar (una suposición discutible, pero que debemos aceptar para nuestro ejemplo), la distribución de las frecuencias genotípicas es $p^2 = A/A$, $2pq = A/a$ y $q^2 = a/a$. Sólo conocemos con certeza la frecuencia del genotipo *a/a*: 1/20 000; por lo que:

$$\begin{aligned} q^2 &= 1/20\,000 \\ q &= (1/20\,000)^{1/2} = 1/141 \\ p &= 1 - q = 140/141 \end{aligned}$$

La frecuencia de los portadores es como sigue:

$$A/a = 2pq = 2 \times 140/141 \times 1/141 = 1/70$$

EL EQUILIBRIO DE HARDY-WEINBERG: POR QUÉ EL PROCESO HEREDITARIO NO CAMBIA LAS FRECUENCIAS ALÉLICAS

La ley de Hardy-Weinberg es una consecuencia lógica de la primera ley de Mendel, y expresa la tendencia hacia el equilibrio inherente a la herencia mendeliana.

Seleccionaremos para nuestro ejemplo una población con un locus que posea dos alelos T y t . La expresión fenotípica de este gen podría ser, por ejemplo, la capacidad de detectar mediante el gusto un compuesto químico llamado fenilucarbamida. Los individuos de la población serán de tres genotipos para este locus, TT , Tt (ambos gustadores) y tt (no gustadores). En una muestra de 100 individuos, supongamos que hay 20 del genotipo TT , 40 del genotipo Tt y 40 del tt . Podemos diseñar una tabla que muestre las frecuencias alélicas (recordemos que cada individuo posee dos copias del gen):

Genotipo	Número de individuos	Copias del alelo T	Copias del alelo t
TT	20	40	
Tt	40	40	40
tt	40		80
TOTAL	100	80	120

De las 200 copias, la proporción del alelo T es $80/200 = 0.4$ (40%); y la proporción del alelo t es $120/200 = 0.6$ (60%). Es costumbre, al presentar este tipo de situaciones, utilizar p y q para las dos frecuencias alélicas. El alelo dominante se representa por p y el recesivo por q . Así:

$$\begin{aligned} p &= \text{frecuencia de } T = 0.4 \\ q &= \text{frecuencia de } t = 0.6 \\ \text{por lo que } p + q &= 1 \end{aligned}$$

Habiendo calculado las frecuencias alélicas en nuestro ejemplo, determinemos ahora si estas frecuencias cambiarán espontáneamente en una nueva generación de la población. Suponiendo que el cruzamiento es al azar (y esto es importante; todas las combinaciones posibles de genotipos deben ser igualmente probables), cada individuo contribuirá con un mismo número de gametos a la «reserva común» de la que se formará la siguiente generación. Si esto es así, las frecuencias de los gametos en la «reserva» será proporcional a las frecuencias alélicas en la muestra. Es decir, el 40% de los gametos será T , y el 60% t (ratio 0.4:0.6). Por supuesto, tanto óvulos como espermatozoides tendrán las mismas frecuencias. La siguiente generación se formará como sigue:

Espermatozoides	Óvulos	
	$T = 0.4$	$t = 0.6$
$T = 0.4$	$TT = 0.16$	$Tt = 0.24$
$t = 0.6$	$Tt = 0.24$	$tt = 0.36$

Respecto a los genotipos tendremos:

$$\begin{aligned} \text{frecuencia de } TT &= 0.16 \\ \text{frecuencia de } Tt &= 0.48 \\ \text{frecuencia de } tt &= 0.36 \end{aligned}$$

A continuación, determinamos los valores de p y q de las poblaciones cruzadas al azar. A partir de la tabla anterior, vemos que la frecuencia de T será la suma de los genotipos TT , que es 0.16, y la mitad del fenotipo Tt , que es 0.24:

$$p = 0.16 + 0.5(0.48) = 0.4$$

De igual forma, la frecuencia de t será la suma de los genotipos tt , 0.36, y de la mitad del genotipo Tt , 0.24:

$$q = 0.36 + 0.5(0.48) = 0.6$$

La nueva generación presenta exactamente las mismas frecuencias génicas que la generación parental. Véase que no ha habido incremento en la frecuencia del gen dominante T . Por ello, *en una población que se reproduce sexualmente con cruzamientos libres, la frecuencia de cada alelo permanece constante, generación tras generación, si no hay selección natural, migración, mutaciones recurrentes o deriva genética* (ver texto). Aquéllos más duchos en matemáticas reconocerán que las frecuencias genotípicas TT , Tt y tt son en realidad el desarrollo de $(p + q)^2$:

$$(p + q)^2 = p^2 + 2pq + q^2 = 1$$

¡Una persona de cada 70 es portadora! Aunque un rasgo recesivo puede ser raro, es sorprendente lo común que puede ser un alelo recesivo en una población. Esto contiene un mensaje para cualquiera que pretenda eliminar un alelo recesivo «no deseado» de una población mediante el control de la reproducción. Es prácticamente imposible. Como solamente los homocigotos recesivos muestran el fenotipo a eliminar artificialmente (por ejemplo, mediante esterilización), el gen continúa produciendo homocigotos a partir de los portadores heterocigotos. Para un alelo recesivo presente en 2 de cada 100 personas (y homocigótico solamente en 1 de cada 10 000 personas), harían falta 50 generaciones de continua selección sobre los homocigotos solamente para reducir la frecuencia a una de cada 100 personas.

CÓMO SE MANTIENE EL EQUILIBRIO GENÉTICO

En las poblaciones naturales, el equilibrio genético se altera por: (1) deriva genética al azar, (2) cruzamientos no al azar, (3) mutación recurrente, (4) migración, y (5) selección natural e interacciones entre todos estos factores. La mutación recurrente es, en último término, la fuente de variación en todas las poblaciones, pero generalmente requiere la participación de uno o más de los factores restantes para mantener el equilibrio genético. Consideraremos ahora tales factores uno por uno.

Deriva genética

Algunas especies, como el guepardo (Figura 9-28), presentan muy poca varia-

ción genética, probablemente porque sus poblaciones ancestrales eran muy pequeñas. Es obvio que una población reducida no puede presentar grandes cantidades de variación genética. Cada organismo individual tiene como mucho dos formas alélicas diferentes para cada gen. Supongamos que disponemos de tal par. Sabemos, por la genética mendeliana (Capítulo 8) que el azar decide cuál de las distintas formas alélicas de un gen se transmite a la descendencia. Es posible, en consecuencia, que por azar uno o dos de los alelos parentales de este ejemplo no pase a ningún descendiente. Es muy poco probable que los diferentes alelos presentes en una población ancestral pequeña se transmitan todos a la descendencia sin ningún cambio en la frecuencia alélica. Esta fluctuación al azar en la frecuencia de los alelos de una



Figura 9-28

El guepardo, una especie cuya variabilidad genética se ha restringido hasta niveles peligrosamente bajos debido al pequeño tamaño de sus poblaciones en el pasado.

generación a la siguiente, incluida la pérdida de alelos de la población, se conoce como **deriva genética**.

La deriva genética tiene lugar, hasta cierto punto, en todas las poblaciones de tamaño finito. La constancia total y perfecta de las frecuencias alélicas, tal y como se predice en la ley del equilibrio de Hardy-Weimberg, solamente se da en poblaciones infinitamente grandes, y tales poblaciones sólo existen en modelos matemáticos. Todas las poblaciones animales son finitas y, por tanto, sufren en distinto grado los efectos de la deriva genética, que son, por término medio, mayores cuanto menor sea el tamaño de la población. La deriva genética erosiona la variabilidad genética de una población. Si el tamaño de ésta se mantiene reducido durante muchas generaciones, la variación genética puede reducirse enormemente. Esta pérdida es peligrosa para el éxito evolutivo de la especie, porque restringe las potenciales respuestas genéticas a los cambios ambientales. De acuerdo con ello, muchos biólogos temen que las poblaciones de guepardos pueden no tener la suficiente variación como para sobrevivir a largo plazo.

Cruzamiento selectivo

Si los cruzamientos no son al azar, las frecuencias genotípicas se desviarán de las predicciones de Hardy-Weimberg. Por ejemplo, si dos alelos diferentes de un gen tienen la misma frecuencia ($p = q = 0,5$), esperamos que la mitad de los

genotipos sean heterocigóticos ($2pq = 2[0,5][0,5] = 0,5$) y la cuarta parte homocigóticos para cada uno de los alelos respectivos ($p^2 = q^2 = [0,5]^2 = 0,25$). Si se produce un **cruzamiento selectivo positivo**, los individuos copulan preferentemente con otros de su mismo genotipo, como los albinos que se emparejan con otros albinos. Estas uniones de parejas homocigóticas generan descendencia igualmente homocigótica. Los cruzamientos entre progenitores heterocigóticos producen, por término medio, descendencias 50% homocigóticas y 50% heterocigóticas (25% de cada uno de los dos tipos) en cada generación. Esto incrementa la frecuencia de genotipos homocigóticos y disminuye la de heterocigóticos en la población, pero no altera las frecuencias alélicas.

Los cruzamientos preferenciales entre parientes próximos también aumentan el carácter homocigótico de la población, en lo que se denomina **endogamia**. Mientras que los cruzamientos selectivos positivos afectan generalmente a uno o unos pocos rasgos, la endogamia interviene en todos los caracteres variables. Una endogamia intensa incrementa en gran manera la posibilidad de que alelos recesivos extraños, raros o nocivos aparezcan homocigóticamente, y en consecuencia, se expresen.

La endogamia y la deriva genética se confunden a menudo, ya que ambas están producidas por el pequeño tamaño de la población. Sin embargo, sus efectos son muy diferentes. Por sí sola, la endogamia no puede cambiar las frecuencias alélicas de una población, sino únicamente las formas en que los alelos se combinan en los genotipos. La deriva genética cambia las frecuencias alélicas y consecuentemente también las genotípicas. Incluso poblaciones muy grandes corren el peligro de ser altamente endogámicas si existe una conducta preferente dirigida al cruzamiento entre parientes cercanos, aunque esto raramente se da en la naturaleza. Por otra parte, la deriva genética tiene poco efecto en poblaciones de gran tamaño.

Migración

La migración impide la divergencia de poblaciones distintas de una misma especie. Si una especie de gran tamaño se sub-

divide en muchas poblaciones menores, la deriva genética y la selección, al actuar por separado sobre ellas pueden producir divergencias evolutivas. Una pequeña tasa de migración en cada generación impide que tales poblaciones se hagan muy diferentes. Por ejemplo, las poblaciones francesa y rusa cuyas frecuencias alélicas para los grupos ABO se discutieron más arriba muestran cierta divergencia genética, pero la continua migración entre ellas les impide diferenciarse por completo.

Selección natural

La selección natural puede cambiar tanto las frecuencias alélicas como las genotípicas en una población. Aunque los efectos de la selección se refieren muchas veces a genes polimórficos particulares, debemos resaltar que la selección natural actúa sobre todo el animal y no sobre caracteres aislados. Aquel organismo que posea la combinación de caracteres superior, será el favorecido; un animal puede presentar rasgos que no supongan ventajas ni inconvenientes, pero tendrá éxito sobre los demás si la combinación de estos caracteres es favorable. Cuando decimos que un genotipo en un gen determinado tiene una **adaptación relativa** mayor que otros, establecemos que, en promedio, tal genotipo proporciona una ventaja para la supervivencia y la reproducción en la población. Si genotipos alternativos no tienen las mismas probabilidades de supervivencia y reproducción, el equilibrio de Hardy-Weimberg quedará alterado.

Algunos caracteres o combinaciones de caracteres son ventajosos para ciertos aspectos de la supervivencia o reproducción y perjudiciales para otros. Darwin utilizó el término **selección sexual** para designar la selección de rasgos que tienen ventajas a la hora de cruzarse o copular, pero que pueden ser peligrosos para la supervivencia. Los colores brillantes y las plumas complicadas pueden favorecer a los machos de las aves en su capacidad competitiva para copular, a la vez que aumentan su vulnerabilidad ante los depredadores (Figura 9-29). Se puede esperar que los cambios en el entorno alteren el valor selectivo de los distintos caracteres. La acción de la selección sobre la variación de los caracteres es, por tanto, muy compleja.



Figura 9-29

Una pareja de ánades. Las plumas brillantemente coloreadas del macho probablemente no le confieren una ventaja para la supervivencia frente a la hembra, y pueden incluso ser peligrosas por advertir a los depredadores de su presencia. Sin embargo, estos colores le dan la ventaja de atraer a las hembras para el cruzamiento, lo que estadísticamente compensa de las consecuencias negativas de estos colores. Darwin utilizó el término «selección sexual» para designar caracteres que dan a un individuo una ventaja para la atracción de la pareja, aunque sean neutros o incluso perjudiciales para la supervivencia.

Interacciones de la selección, la deriva y la migración

La subdivisión de una especie en pequeñas subpoblaciones que intercambian emigrantes es un caso óptimo para producir una evolución adaptativa rápida de la especie en su conjunto. La interacción de la deriva genética y la selección en las distintas subpoblaciones permite combinaciones genéticas muy diferentes, que implican a muchos genes polimórficos.

La migración entre las poblaciones permite nuevas combinaciones genéticas particularmente favorables que se dispersan a través del conjunto de la especie. La interacción de la selección, la deriva genética y la migración en este ejemplo produce un cambio evolutivo que es cualitativamente diferente del que resultaría si alguno de estos factores actuara en solitario. La selección natural, la deriva genética, la mutación, los cru-

zamientos dirigidos y la migración interactúan en las poblaciones naturales para crear inmensas oportunidades de cambio evolutivo; la estabilidad perpetua prevista por el equilibrio de Hardy-Weinberg casi nunca se mantiene durante un lapso de tiempo evolutivo significativo.

MEDIDA DE LA VARIACIÓN GENÉTICA EN LAS POBLACIONES

Polimorfismo proteico

¿Cómo podemos medir la variación genética que se produce en las poblaciones naturales? La dominancia genética, las interacciones entre los efectos de los diferentes genes y la acción del entorno sobre el fenotipo hacen difícil cuantificar la variación genética indirectamente, mediante la observación de los fenotipos de los organismos. Sin embargo, la variabilidad puede cuantificarse a nivel molecular. Las distintas formas alélicas de los genes codifican proteínas que pueden diferir ligeramente en su secuencia de aminoácidos. Esto se denomina **polimorfismo proteico**. Si estas diferencias afectan a la carga eléctrica neta de las proteínas, las diferentes formas alélicas pueden separarse mediante electroforesis (Figura 9-30). Podemos así identificar los genotipos de individuos determinados para genes codificadores de proteínas y medir las correspondientes frecuencias alélicas en la población.

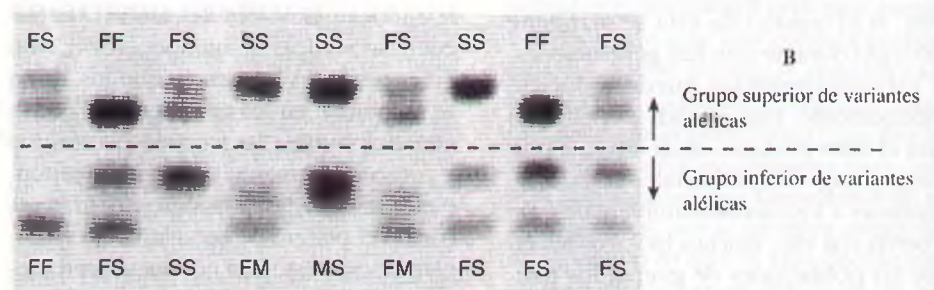
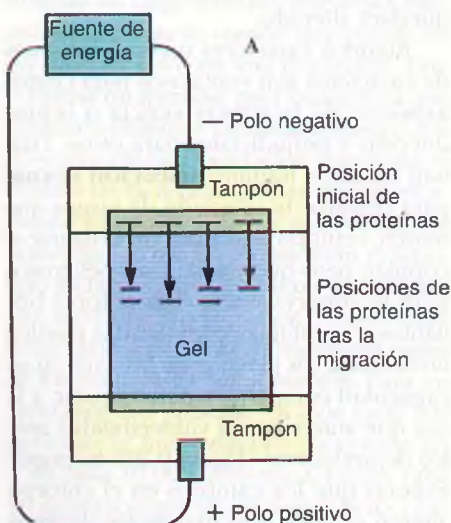


Figura 9-30

Estudio de la variación genética de las proteínas utilizando electroforesis en gel. **A**, El aparato de electroforesis separa las variantes alélicas de las proteínas que se distinguen por su carga debido a las diferencias en su secuencia de aminoácidos. **B**, Variación en la proteína leucina aminopeptidasa en nueve individuos del caracol de huerta *Helix aspersa*. Aparecen dos grupos diferentes de variantes alélicas. El grupo superior contiene dos alelos (denominados rápido (F) y lento (S) de acuerdo con su desplazamiento en el campo eléctrico. Los individuos homocigóticos para el alelo rápido muestran una única banda rápida en el gel (FF), los homocigóticos para el alelo lento una única banda lenta (SS), y los individuos heterocigóticos tienen ambas bandas (FS). El grupo inferior contiene tres alelos diferentes señalados como rápido (F), medio (M) y lento (S). Ninguno de los individuos es homocigótico para el alelo medio (M).

Tabla 9-1

Valores de polimorfismo (P) y heterozigosis (H) en varios animales y plantas, medidos mediante electroforesis de proteínas

(a) Especies	Número de proteínas	P	H
Hombre	71	0,28	0,067
Elefante marino	24	0,0	0,0
Cangrejo cacerola	25	0,25	0,057
Elefante	32	0,29	0,089
<i>Drosophila pseudoobscura</i>	24	0,42	0,12
Cebada	28	0,30	0,003
Rana arborícola	27	0,41	0,074
(b) Taxones	Número de especies	P	H
Plantas	—	0,31	0,10
Insectos (no <i>Drosophila</i>)	23	0,33	0,074
<i>Drosophila</i>	43	0,43	0,014
Anfibios	13	0,27	0,079
Reptiles	17	0,22	0,047
Aves	7	0,15	0,047
Mamíferos	46	0,15	0,036
Media		0,27	0,078

Fuente: Datos de P. W. Hedrick. *Population Biology*. Jones and Bartlett, Boston, 1984. P, número medio de alelos por gen; H, proporción de genes heterozigóticos por individuo.

Durante los últimos 25 años, los genetistas han descubierto, utilizando este método, mucha más variación de la que se esperaba. A pesar de los altos niveles de polimorfismo que aparecieron con la electroforesis de proteínas (Tabla 9-1), estos estudios subestimaron tanto el polimorfismo proteico como la variación genética total presente en una población. Por ejemplo, no se detecta el polimorfismo proteico que no implique diferencias de carga. Además, como el código genético es degenerado (más de un codón para la mayoría de los aminoácidos, p. 141), el polimorfismo de las proteínas no revela toda la variación genética presente en los genes correspondientes. Los cambios genéticos que no alteran la estructura de las proteínas pueden cambiar patrones de la síntesis proteica durante el desarrollo y resultar por tanto muy importantes para el organismo. Si se tienen en cuenta todos los tipos de variación, se hace evidente que la mayor parte de las especies tienen un enorme potencial para cambiar evolutivamente en el futuro.

VARIACIÓN CUANTITATIVA

Los rasgos cuantitativos son aquellos que muestran variación continua, sin un pa-

trón claro de segregación mendeliana en su mecanismo hereditario. Los valores de un carácter en la descendencia son muchas veces intermedios entre los de los progenitores. Tales rasgos se encuentran influidos por la variación en muchos genes, cada uno de los cuales sigue la herencia mendeliana y contribuye con una pequeña cantidad que se suma al fenotipo total. Caracteres con variación cuantitativa son, por ejemplo, la longitud de la cola en el ratón, la longitud de un artejo de las patas de los saltamontes, el número de branquiaspinas en el pez sol, el número de guisantes en cada vaina y el peso de los machos adultos de la especie humana. Cuando los valores se trasladan a una gráfica, con respecto a la distribución de las frecuencias, muchas veces se acercan a una curva de probabilidad normal o campaniforme (Figura 9-31A). La mayoría de los individuos caen cerca de la media, unos pocos por encima y por debajo de ésta, con los extremos constituyendo las «colas» de la curva de frecuencia. Generalmente, cuanto mayor sea la muestra de la población, la distribución de las frecuencias se acerca más a una curva normal.

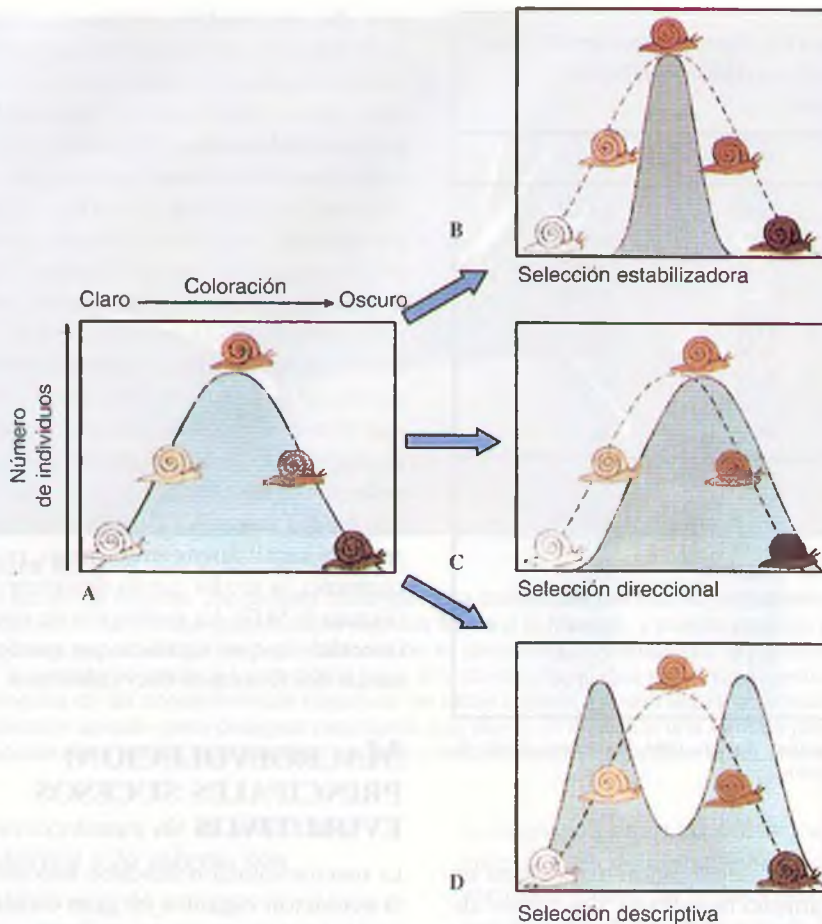
La selección puede actuar sobre rasgos cuantitativos para producir tres cla-

ses de respuestas evolutivas (Figura 9-31B, C y D). Una es favorecer a los valores medios del carácter, perjudicando a los extremos; esto se llama **selección estabilizadora** (Figura 9-31B). La **selección direccional** favorece un valor extremo del fenotipo y produce el desplazamiento en esa dirección de la media poblacional a lo largo del tiempo (Figura 9-31C). Cuando pensamos en la selección natural produciendo cambios evolutivos, generalmente lo que tenemos en mente es la selección direccional, aunque debemos recordar que no es la única posibilidad. Una tercera alternativa es la **selección disruptiva**, en la que dos fenotipos extremos diferentes son favorecidos simultáneamente, pero, por el contrario, la media queda desfavorecida (Figura 9-31D). La población se vuelve bimodal, lo que significa que predominarán dos fenotipos muy diferentes.

MACROEVOLUCION: PRINCIPALES SUCESOS EVOLUTIVOS

La macroevolución describe sucesos de la evolución orgánica en gran escala. El proceso de especiación une la macroevolución y la microevolución. Las principales tendencias del registro fósil que se vieron anteriormente (Figuras 9-11 y 9-12) están claramente en el campo de la macroevolución. Los modelos y procesos de cambio macroevolutivo surgen de los correspondientes de la microevolución, pero también adquieren cierto grado de autonomía. El surgimiento de nuevas adaptaciones y especies y las variables tasas de especiación y extinción que se aprecian en el registro fósil van más allá de la fluctuación de las frecuencias alélicas en las poblaciones.

Stephen Jay Gould reconoce tres diferentes «escalas» de tiempo en las que se observan claramente procesos evolutivos. La primera constituye la escala temporal de los procesos de genética de poblaciones, de décadas a milenios. La segunda cubre millones de años; es la escala en la que se pueden medir y comparar las tasas de especiación y extinción entre los diferentes grupos de organismos. La tercera ocupa desde decenas a cientos de millones de años, y está marcada por la existencia de periódicas extinciones en masa. En el registro fósil de los organis-

**Figura 9-31**

Respuestas a la selección sobre un único carácter (poligénico), la coloración en un caracol. **A**, La distribución de frecuencias de coloración antes de la selección. **B**, Selección estabilizadora, que elimina las variantes extremas de la población, en este caso los individuos inusualmente claros u oscuros, estabilizando por tanto la media. **C**, Selección direccional, que desplaza la media de la población, en este caso favoreciendo las variedades oscuras. **D**, Selección disruptiva, que favorece ambos extremos pero no la media; La media permanece inalterada, pero la población ya no muestra una distribución campaniforme de los fenotipos.

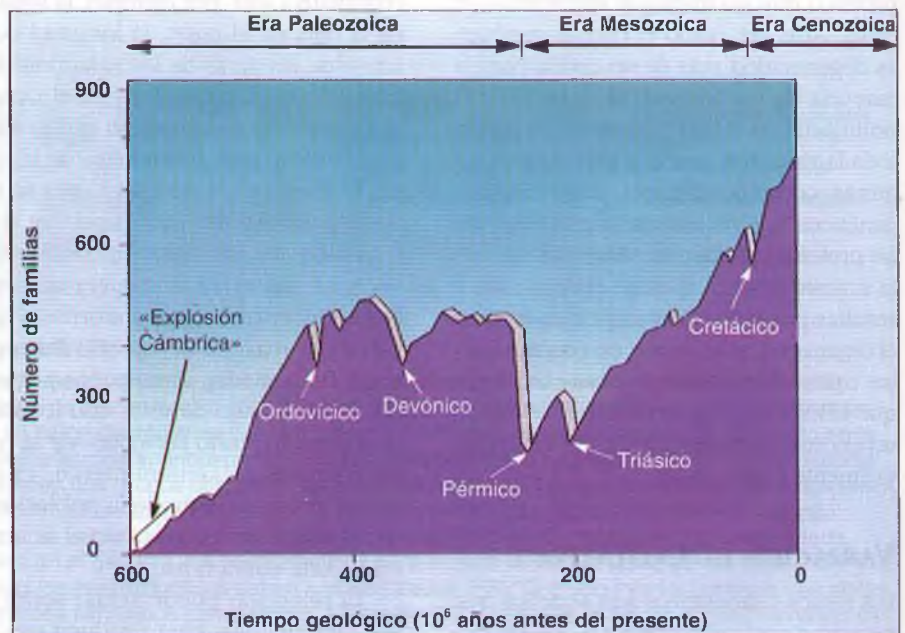
En los marinos las extinciones masivas son recurrentes a intervalos de aproximadamente 26 millones de años. Cinco de estas extinciones masivas han sido particularmente catastróficas (Figura 9-32). El estudio de los cambios a largo plazo en la diversidad animal se enfoca en esta tercera «escala» temporal (Figuras 9-12 y 9-32).

ESPECIACIÓN Y EXTINCIÓN A TRAVÉS DEL TIEMPO GEOLÓGICO

El cambio evolutivo en la segunda escala proporciona una nueva perspectiva sobre la teoría de Darwin de la selección natural. Una especie tiene dos destinos evolutivos posibles: puede dar lugar a nuevas especies o puede extinguirse sin dejar descendencia. Las tasas de especiación y extinción varían entre los linajes, y aquellas estirpes con mayores tasas de especiación y menores de extinción producen la mayor diversidad de formas. Las características de una especie pueden hacerla más o menos adecuada que otras a la hora de pasar por sucesos de especiación o extinción. Debido a que muchos caracteres pasan de especies ancestrales a especies descendientes (de forma análoga a la herencia en el nivel de los organismos), las estirpes cuyas propiedades refuerzan la probabilidad de especiación y confieren resistencia a la extinción deberían dominar el mundo vivo. El

Figura 9-32

Cambios en el número de familias de animales marinos a través del tiempo, desde el Cámbrico hasta nuestros días. Las caídas bruscas representan cinco extinciones principales de animales marinos con esqueleto. Nótese que, a pesar de estas extinciones, el número total de familias marinas ha ido aumentando hasta hoy.



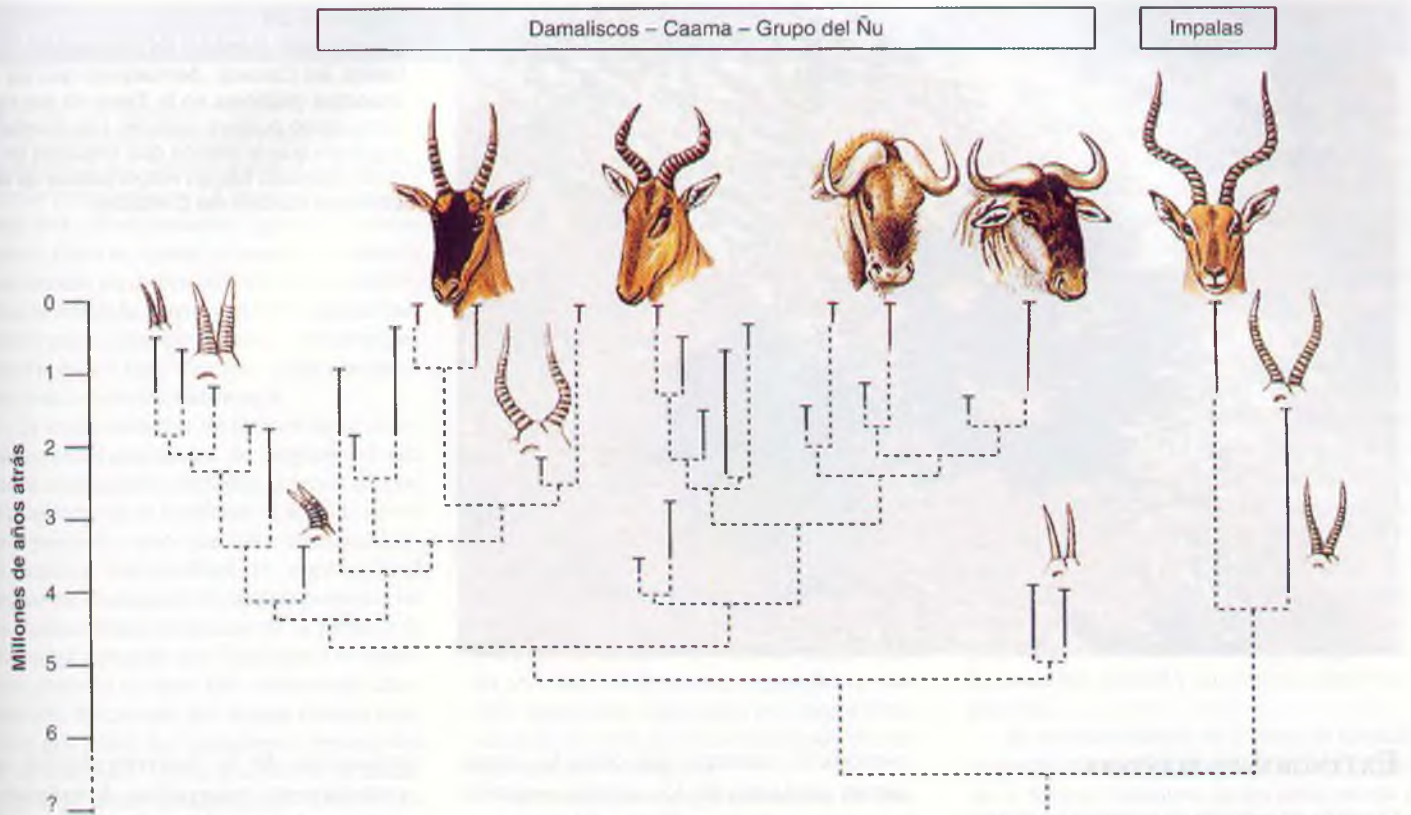


Figura 9-33

Contraste de diversidad entre dos estirpes de antílopes africanos. Las mayores tasas de especiación y extinción en el linaje del ñu y sus afines se atribuyen a una mayor especialización en la alimentación con respecto a la línea de los impalas, un ejemplo de macroevolución.

proceso, a nivel de especie, que produce tasas diferenciales de especiación y extinción entre las estirpes es, en muchos aspectos, análogo a la selección natural; en realidad, representa una expansión de la teoría de Darwin de la selección natural.

La **selección de las especies** es la supervivencia y multiplicación diferenciales de las especies a través del tiempo geológico, basadas en la variación entre estirpes de propiedades emergentes a nivel específico (p. 6). Estas propiedades a nivel de especie son, por ejemplo, rituales de apareamiento, estructuración social, patrones de migración, distribución geográfica, y todas aquellas propiedades que surgen en el nivel específico. Generalmente, las especies descendientes se parecen a sus antecesoras en estas propiedades. Por ejemplo, un sistema de apareamiento de tipo «harén», en el que un único macho y varias hembras componen una unidad reproductora, es característico de ciertas estirpes de mamíferos,

pero no de otras. Se cree que las tasas de especiación se ven reforzadas por sistemas sociales que promueven la fundación de nuevas poblaciones por pequeños números de individuos. Ciertos sistemas sociales pueden aumentar la posibilidad de que una especie resista cambios ambientales a través de actuaciones cooperativas. Tales propiedades se verían favorecidas a lo largo del tiempo geológico por la selección de las especies.

La **macroevolución** es similar a la selección de las especies excepto en que la especiación y extinción diferenciales entre las estirpes se produce por variaciones en las propiedades a nivel del organismo (como una alimentación especializada frente a una omnívora) en vez de a nivel de especie (p. 6). Los organismos especializados en nutrirse de una serie restringida de alimentos pueden quedar sujetos a fragmentación geográfica por un cambio de hábitat con más facilidad que aquellos que tienen una

dieta más general. Esta fragmentación podría generar la aparición más frecuente de oportunidades de especiación a lo largo del tiempo geológico. El registro fósil de dos grandes estirpes de antílopes africanos ilustra este resultado (Figura 9-33). Un linaje de pacedores especializados, como los damaliscos, las caamas o ciervos del Cabo y los ñus muestran altas tasas de especiación y extinción; desde finales del Mioceno se conocen 7 especies actuales y 33 extintas, lo que representa al menos 18 sucesos de especiación ramificada y 12 extinciones terminales. Por contraste, una estirpe de pacedores y ramoneadores indiscriminados como los impalas no muestra ni especiación ramificada ni extinción terminal durante el mismo intervalo de tiempo. Curiosamente, aunque ambas estirpes difieren enormemente en sus tasas de especiación y extinción y en diversidad de especies, sin embargo no hay diferencias significativas en el número total de individuos que sobreviven en la actualidad.

**Figura 9-34**

Los cráteres gemelos de Clearwater Lakes, en Canadá, demuestran que los impactos múltiples en la Tierra no son tan raros como pudiera parecer. Las pruebas sugieren que al menos dos impactos en un corto intervalo fueron responsables de la extinción masiva del Cretácico.

EXTINCIONES MASIVAS

Cuando se estudia el cambio evolutivo, incluso en una escala temporal mayor, se observan sucesos periódicos en los que gran número de taxones se extinguen simultáneamente. Estos sucesos se denominan **extinciones en masa**, o **masivas** (Figura 9-32). De estos episodios de extinción, los más espectaculares tuvieron lugar hace aproximadamente 225 millones de años, cuando al menos la mitad de las familias de invertebrados marinos costeros, y casi el 90 % de las especies de invertebrados marinos desaparecieron en unos pocos millones de años, en lo que se ha llamado la **extinción del Pérmico**. La **extinción del Cretácico**, que ocurrió hace unos 65 millones de años, significó el final de los dinosaurios, así como de numerosos invertebrados marinos y muchos pequeños grupos de reptiles.

Las causas de las extinciones masivas y el hecho de que se produzcan a intervalos de aproximadamente 26 millones de años son difíciles de explicar. Algunos han propuesto explicaciones biológicas para estas extinciones en masa

periódicas, mientras que otros las consideran artefactos de los análisis estadísticos y taxonómicos. Walter Álvarez propuso que la Tierra fue bombardeada periódicamente por asteroides, produciendo las extinciones masivas (Figura 9-34). Los drásticos efectos del bombardeo de un planeta por asteroides se pudieron observar hace unos años cuando una serie de asteroides cayeron sobre Júpiter. Estos bombardeos habrían cambiado drásticamente el clima terrestre, enviando residuos a la atmósfera y bloqueando así el paso a los rayos solares. Los cambios de temperatura habrían amenazado las tolerancias ecológicas de muchas especies. Esta hipótesis se está comprobando de distintas formas, lo que incluye la búsqueda de cráteres resultantes del impacto de los asteroides y de alteraciones en el contenido mineral de los estratos rocosos donde se produjeron las extinciones masivas. Las atípicas concentraciones de iridio, un elemento raro en la Tierra, en ciertos estratos, implican que este elemento entró en la atmósfera a través del bombardeo de asteroides.

A veces, las estirpes favorecidas por la selección de las especies o por la

actuación de la macroevolución son extrañamente susceptibles de extinciones masivas. Los cambios climáticos producidos por los hipotéticos bombardeos de asteroides pudieron producir cambios selectivos muy diferentes de los que aparecen en otras épocas de la historia de la Tierra. La selección de rasgos biológicos particulares a partir de extinciones en masa se denomina **selección catastrófica de las especies**. Por ejemplo, los mamíferos sobrevivieron a la extinción de finales del Cretácico, que destruyó a los dinosaurios y otros grupos prominentes de vertebrados e invertebrados. Después de esto, los mamíferos fueron capaces de utilizar los recursos ambientales que previamente se les habían denegado, lo que condujo a su radiación adaptativa.

La selección natural, la selección de las especies, los efectos de la macroevolución y la selección catastrófica de las especies interaccionan para producir las tendencias macroevolutivas que observamos en el registro fósil. El estudio de estos procesos agentes que interactúan unos con otros ha hecho de la paleontología moderna un campo activo y atractivo.

Resumen

La evolución orgánica explica la diversidad de los organismos vivos como el resultado histórico del cambio gradual a partir de formas preexistentes. La teoría de la evolución está estrechamente ligada a Charles Robert Darwin, quien presentó la primera explicación plausible del cambio evolutivo. Darwin extrajo la mayor parte del material que utilizó para construir su teoría de las experiencias en un viaje de cinco años alrededor del mundo a bordo del *Beagle*.

La teoría evolutiva de Darwin tiene cinco componentes principales. Su proposición más básica es el *cambio perpetuo*, la teoría de que el mundo no es ni constante ni se halla en un ciclo perpetuo, sino que sufre continuamente cambios irreversibles. El registro fósil demuestra claramente el cambio perpetuo en las fluctuaciones continuas de la forma y la diversidad animal que siguieron a la explosión cámbrica de hace 600 millones de años. La teoría de Darwin del *origen común* establece que todos los organismos descienden de un antecesor común a través de la ramificación de líneas genealógicas. Esta teoría explica las homologías morfológicas entre los organismos como caracteres heredados con modificaciones a partir de los rasgos correspondientes en su antecesor evolutivo común. Los patrones de homologías formados por el origen común con modificaciones nos permiten clasificar los organismos de acuerdo con sus relaciones evolutivas.

Un corolario del origen común es la *multiplicación de las especies* a lo largo del tiempo evolutivo. La especiación alopátrida describe la evolución de barreras reproductoras entre poblaciones separadas geográficamente, lo que origina nuevas especies. En algunos animales, especialmente insectos parásitos especializados en distintas especies hospedadoras, la especiación puede producirse sin aislamiento geográfico, lo que se conoce como especiación simpátrida. La ra-

diación adaptativa es la proliferación de varias especies diversamente adaptadas a partir de una especie ancestral. Los archipiélagos oceánicos, como las Islas Galápagos, son particularmente idóneos para la radiación adaptativa de organismos terrestres.

La teoría darwiniana del *gradualismo* establece que las grandes diferencias fenotípicas entre las especies se producen por la acumulación de muchos pequeños cambios individuales a lo largo del tiempo evolutivo. El gradualismo es todavía objeto de controversia. Las mutaciones con grandes efectos sobre el fenotipo se han utilizado ampliamente en la cría de animales, lo que ha llevado a algunos a discutir el criterio de Darwin de que tales mutaciones no son importantes en la evolución. Desde una perspectiva macroevolutiva, el equilibrio puntuado establece que la mayor parte de los cambios evolutivos tienen lugar en procesos relativamente cortos de especiación ramificada, separados por largos intervalos en los que se van acumulando pequeños cambios fenotípicos.

El quinto principio fundamental de Darwin es que la *selección natural* es el impulso que dirige la evolución. Este principio se basa en el hecho observado de que todas las especies presentan superproducción de sus individuos, lo que produce una competición por los recursos limitados que mantienen la vida. Como no hay dos organismos exactamente iguales, y ya que los rasgos variables son parcialmente heredables, aquellos cuyo bagaje hereditario mejore su utilización de los recursos para sobrevivir y reproducirse, contribuirán desproporcionadamente a la siguiente generación. A lo largo de muchas generaciones, la selección de estas variaciones produce nuevas especies y nuevas adaptaciones.

Las mutaciones son la fuente última de toda nueva variación sobre la que actúa la selección natural. La teoría de Darwin subra-

ya que la variación se produce al azar con respecto a las necesidades del organismo, y que la supervivencia y la reproducción diferenciales proporcionan la dirección del cambio evolutivo. La teoría de Darwin de la selección natural fue modificada en este siglo mediante la corrección de sus errores genéticos. Esta teoría modificada se conoce como neodarwinismo.

Los genetistas de poblaciones descubrieron los principios por los cuales las propiedades genéticas de las poblaciones cambian a lo largo del tiempo. Un descubrimiento particularmente importante, conocido como el equilibrio de Hardy-Weinberg, demostró que el proceso hereditario no cambia por sí mismo la composición genética de las poblaciones. Las fuentes más importantes de cambio evolutivo son la mutación, la deriva genética, los cruzamientos no al azar, la migración, la selección natural y sus interacciones respectivas.

El neodarwinismo, tal y como lo formula la genética de poblaciones, constituyó la base de la Síntesis Evolutiva de los años treinta y cuarenta. La genética, la historia natural, la paleobiología y la sistemática se reunieron bajo el objetivo común de expandir el conocimiento de la evolución darwiniana. La microevolución comprende el estudio del cambio genético en las poblaciones contemporáneas. Estos estudios muestran que la mayoría de las poblaciones naturales contienen enormes cantidades de variación. La macroevolución es el estudio del cambio evolutivo en una escala geológica de tiempo. Los estudios macroevolutivos miden tasas de especiación, extinción, y cambios en la diversidad a través del tiempo. Estos estudios han extendido la teoría evolutiva darwinista hasta procesos de nivel superior, que regulan tasas de especiación y extinción entre estirpes, lo que incluye selección de especies, macroevolución y selección catastrófica de especies.

Cuestionario

1. Resuma brevemente el concepto de Lamarck del proceso evolutivo. ¿Qué es erróneo de esta interpretación?
2. ¿Qué es el -uniformismo? ¿Cómo influyó en la teoría de la evolución de Darwin?
3. ¿Por qué fue tan importante el viaje del *Beagle* para el pensamiento de Darwin?
4. ¿Cuál es la idea clave del ensayo de Malthus sobre las poblaciones que ayudó a Darwin a formular su teoría de la selección natural?
5. Explique cómo cada uno de los siguientes apartados contribuye a la teoría evolutiva de Darwin: fósiles, distribución geográfica de animales emparentados, homología, clasificación animal.
6. ¿Cómo contemplan los evolucionistas modernos la relación entre ontogenia y filogenia? Explique por qué la observación de la pedomorfosis refuta la ley biogenética de Haeckel.
7. ¿Cuáles son las diferencias más importantes entre los dos tipos de especiación alopátrida, la vicariancia y el efecto fundador?
8. ¿Qué son las barreras reproductoras? ¿En qué difieren las barreras pre y post apareamiento?

9. ¿Bajo qué condiciones se produce la especiación simpátrida?
10. ¿Cuál es la lección evolutiva fundamental que enseñan los pinzones de Darwin en las Islas Galápagos?
11. ¿Cómo se utilizan las «mutaciones» de la cría de animales para desafiar la teoría del gradualismo de Darwin? ¿Por qué rechazó Darwin estas mutaciones como desprovistas de escasa importancia evolutiva?
12. ¿Qué establece la teoría del equilibrio puntuado sobre la aparición de especiación a lo largo del tiempo geológico? ¿Qué observación condujo a esta teoría?
13. Describa las observaciones y argumentos que componen la teoría de Darwin de la selección natural.
14. Identifique los componentes al azar y los que no lo son de la teoría de Darwin de la selección natural.
15. Cite algunas críticas recurrentes a la teoría de Darwin de la selección natural. ¿Cómo pueden refutarse?
16. Es una creencia muy común, pero errónea, creer que como ciertos alelos son dominantes y otros recesivos, los primeros remplazarán eventualmente a los segundos. ¿Cómo responde el equilibrio de Hardy-Weinberg a esta idea?
17. Supongamos que se está muestreando un rasgo en poblaciones animales; este carácter está controlado por un par A y a , y se pueden distinguir los tres fenotipos AA , Aa y aa (herencia intermedia). He aquí los resultados:

Pobla- ción	AA	Aa	aa	total
I	300	500	200	1000
II	400	400	200	1000

Calcule la distribución de los fenotipos

- en cada población, de acuerdo con lo esperado por el equilibrio de Hardy-Weinberg. ¿Están las poblaciones I y II en equilibrio?
18. Si tras estudiar en una población un rasgo determinado por un par alélico se encuentra que dicha población no está en equilibrio, ¿cuáles podrían ser las razones posibles para ello?
19. Explique por qué la deriva genética es más acusada en las poblaciones pequeñas.
20. Describa cómo pueden interactuar los efectos de la deriva genética y de la selección natural en una población subdividida.
21. ¿Dónde es más fácil para la selección extraer un alelo recesivo perjudicial: en una población que se cruza al azar o en una población endogámica? ¿Por qué?
22. Distinga entre macroevolución y microevolución.

Bibliografía

- Awise, J. C. 1994. Molecular markers, natural history and evolution. New York, Chapman and Hall. *Un excitante y ameno resumen de los descubrimientos evolutivos realizados mediante estudios moleculares, con particular atención a los problemas de conservación.*
- Bowlby, J. 1990. Charles Darwin: a new life. New York, W. W. Norton and Co. *Una biografía interpretada de Charles Darwin.*
- Buss, L. W. 1987. The evolution of individuality. Princeton, New Jersey, Princeton University Press. *Una tesis original y provocativa sobre la relación entre el desarrollo y la evolución, con ejemplos extraídos de muchos filos diferentes.*
- Darwin, C. 1859. On the origin of species by means of natural selection, or the preservation of favoured races in the struggle for life. London, John Murray. *Hubo cinco ediciones subsiguientes del autor.*
- Endler, J. A. 1986. Natural selection in the wild. Princeton, New Jersey, Princeton University Press. *Una revisión de lo que hemos aprendido sobre la selección mediante el estudio de las poblaciones naturales.*
- Futuyma, D. J. 1986. Evolutionary biology. Sunderland, Massachusetts, Sinauer Associates. *Un manual introductorio muy completo sobre la evolución.*
- Glen, W. 1994. The mass extinction debates: how science works in a crisis. Stanford, Stanford University Press. *Una discusión sobre la extinción en masa presentada en forma de debate y mesa redonda entre científicos.*
- Gould, S. J. 1977. Ontogeny and Phylogeny. Cambridge, Massachusetts, Harvard University Press. *Un examen de las relaciones entre la ontogenia y la filogenia, con una historia detallada del problema.*
- Gould, S. J. 1989. Wonderful life: The Burgess Shale and the nature of history. New York, W. W. Norton and Co. *Una discusión incisiva sobre lo que nos dicen los fósiles acerca de la historia evolutiva de la vida.*
- Hall, B. K. 1992. Evolutionary developmental biology. New York, Chapman and Hall. *Una revisión de la interacción de la genética y el desarrollo en las estirpes en evolución, con particular atención sobre problemas de heterocronía, homología y limitaciones del desarrollo sobre la evolución.*
- Hartl, D. L., and A. G. Clark. 1989. Principles of population genetics. Sunderland, Massachusetts, Sinauer Associates. *Un texto actualizado sobre genética de poblaciones.*
- Keller, E. F., and E. A. Lloyd (eds.). 1992. Keywords in evolutionary biology. Cambridge, Massachusetts, Harvard University Press. *Muchos términos utilizados en biología evolutiva tienen diversos o variables significados. Se definen cuarenta palabras clave en ensayos de 47 autores.*
- Kohn, D. 1985. The Darwinian heritage. Princeton, New Jersey, Princeton University Press. *Una obra sobre Darwin y el darwinismo, con contribuciones de muchos autores importantes en la teoría evolutiva.*
- Levinton, J. 1988. Genetics, paleontology and macroevolution. Cambridge, Massachusetts, Cambridge University Press. *Un estudio de las relaciones entre la macroevolución y la microevolución.*
- Mayr, E. 1988. Toward a new philosophy of biology. Cambridge, Massachusetts, Harvard University Press. *Una colección de ensayos sobre muchos aspectos de la evolución por un eminente biólogo evolucionista.*
- Otte, D. and J. A. Endler. 1989. Speciation and its consequences. Sunderland, Massachusetts, Sinauer Associates. *Un volumen que recoge trabajos actuales sobre el estudio de la especiación, con contribuciones de muchos biólogos evolucionistas.*
- Ross, R. M., and W. D. Allmon. 1990. Causes of evolution: a paleontological perspective. Chicago, University of Chicago Press. *Un conjunto de estudios sobre las causas de la evolución, desde una perspectiva principalmente paleontológica.*

III

La diversidad de la vida animal

	10
El patrón arquitectónico de los animales	11
Clasificación y filogenia de los animales	12
Los protistas con rasgos animales	13
Mesozoos y parazoos	14
Los animales radiados	15
Los animales acelomados	16
Los animales pseudocelomados	17
Los moluscos	18
Los gusanos segmentados	19
Los artrópodos	20
Los mandibulados acuáticos	21
Los mandibulados terrestres	22
Los protóstomos menores	23
Los animales lofoforados	24
Los equinodermos	25
Quetognatos y hemicordados	26
Los cordados: caracteres generales, procordados y el origen de los primeros vertebrados	27
Los peces	28
Los primeros tetrápodos y los anfibios modernos	29
Los reptiles	30
Las aves	31
Los mamíferos	



10

El patrón arquitectónico de los animales



Nuevos diseños para la vida

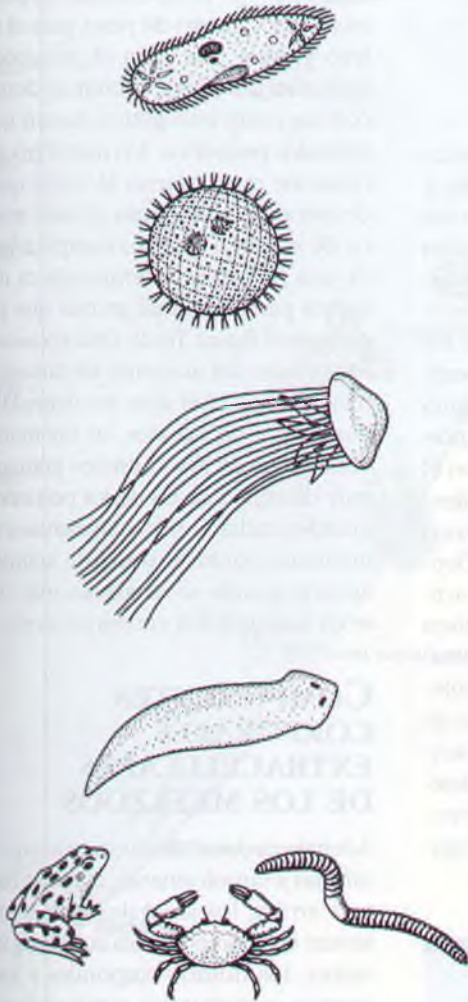
Hoy en día los zoólogos reconocen 32 filos de animales multicelulares, cada uno de ellos caracterizado por un arquetipo o modelo de organización propio, y por un conjunto de propiedades biológicas que lo distingue de los demás filos. Casi todos ellos son supervivientes de los quizás 100 filos que aparecieron hace 600 millones de años, durante la «explosión cámbrica», el suceso evolutivo más importante en la historia de la vida animal. En el corto espacio de tiempo de unos cuantos millones de años, se establecieron la inmensa mayoría de los arquetipos que conocemos actualmente, junto con otros de los que tenemos noticia únicamente a través del registro fósil. Al encontrarse con un mundo con muy pocas especies, y nada o poco competitivo, estas nuevas formas de vida comenzaron a «experimentar» intensamente, produciendo

nuevos diseños en la arquitectura animal. Desde entonces no se ha producido nada comparable a la explosión cámbrica. Las ocasiones de especiación que siguieron a los principales sucesos de extinción solamente produjeron variaciones de patrones ya conocidos o existentes.

Una vez forjado, un arquetipo pasa a ser un factor limitante de la forma corporal para los descendientes de tal línea evolutiva. Los moluscos dan lugar a moluscos, y las aves a aves, sin otra posibilidad. A pesar de la aparición de adaptaciones estructurales y funcionales a los distintos modos de vida, la evolución de nuevas formas siempre tiene lugar dentro de los límites arquitectónicos del arquetipo ancestral del filo. Esta es la razón por la que nunca veremos moluscos voladores o pájaros con concha. ■

Tabla 10-1

Niveles de organización de la complejidad de los organismos



1. *Grado protoplasmático de organización.* La organización protoplásmica se da en los protozoos y otros organismos unicelulares. Todas las funciones vitales están confinadas en los límites de una única célula, la unidad fundamental de la vida. En el interior de la célula, el protoplasma está diferenciado en orgánulos capaces de llevar a cabo funciones especializadas.
2. *Grado celular de organización.* La organización celular es una agregación de células funcionalmente diferenciadas. Es evidente que existe una división del trabajo, de forma que unas células se encargan, por ejemplo, de la reproducción y otras de la nutrición. Tales células tienen escasa tendencia a organizarse en tejidos (un tejido es un conjunto de células similares organizadas con el objeto de llevar a cabo una función común). Algunos protozoos, como *Volvox*, que presentan claramente células somáticas y reproductoras, podrían considerarse con un nivel de organización celular. Muchos autores también colocan a las esponjas en este nivel.
3. *Grado de organización celular-tisular.* El siguiente paso es la agregación de células similares según patrones definidos, de lo que resulta un **tejido**. Ciertos autores sitúan a las esponjas en este grado, aunque las medusas y formas afines (los cnidarios) presentan de forma más clara una organización tisular. Ambos grupos todavía mantienen en gran parte un grado de organización celular, ya que muchas de sus células están dispersas, no organizadas en tejidos. Un excelente ejemplo de tejido en los cnidarios lo constituye la **red nerviosa**, en la que las células nerviosas y sus prolongaciones tienen una auténtica estructura tisular, con funciones de coordinación.
4. *Grado de organización tejidos-órganos.* La agregación de tejidos para formar órganos es el siguiente peldaño. Generalmente, los órganos están formados por más de un tipo de tejido, y tienen funciones más especializadas que éstos. Los primeros que ocupan este nivel son los platelmintos, en los que encontramos un cierto número de órganos bien definidos, como fosetas fotosensibles, proboscides y órganos reproductores. De hecho, los órganos reproductores están a su vez organizados como sistema reproductor.
5. *Grado de organización órganos-sistemas.* Cuando varios órganos trabajan juntos para llevar a cabo determinadas funciones, nos encontramos ante el nivel de organización más elevado. Los sistemas están asociados con las funciones básicas del organismo: circulación, respiración, digestión, etc. Los animales más simples con este nivel son los nemertinos, que tienen un sistema digestivo completo independiente del sistema circulatorio. La mayoría de los filos animales poseen este tipo de organización.

El satírico inglés Samuel Butler proclamaba que el cuerpo humano no era más que «un par de pinzas situadas sobre un fuelle y una cacerola, y todo el conjunto fijado sobre unos zancos». Aunque las actitudes de las personas acerca de su propio cuerpo son claramente ambivalentes, la mayoría de la gente, menos cínica que Butler, estaría de acuerdo en calificar el cuerpo como una complicadísima maravilla arquitectónica viviente. Lo que no es tan obvio, quizás, es que la arquitectura del hombre y la de la mayoría de los restantes animales se ajusten al mismo conjunto de patrones de anatomía funcional. La uniformidad básica de la organización biológica se deriva de la ascendencia como en de los animales y de su constitución celu-

lar básica. A pesar de las enormes diferencias en complejidad estructural de los organismos, desde el protozoo más simple hasta el hombre, todos ellos comparten un diseño material intrínseco y un modelo funcional fundamental. En este capítulo consideraremos el número finito de arquetipos* que sustentan la aparente diversidad de las formas animales y examinaremos algunos

* N. del T. Utilizaremos, en este capítulo especialmente, pero también a lo largo del libro, el término *arquetipo* como equivalente español del inglés *body plan* o del alemán *bauplan*. Este término, por otro lado equivalente a la expresión *modelo de organización*, se ajusta a la idea de patrón, modelo o diseño, y además tiene connotaciones temporales que se adaptan perfectamente a las concepciones filogenéticas que subyacen a los modelos morfológicos de los animales.

de los rasgos arquitectónicos que comparten.

LA ORGANIZACIÓN JERÁRQUICA DE LA COMPLEJIDAD ANIMAL

Se pueden reconocer cinco grados de organización entre los distintos grupos de organismos unicelulares y de metazoos (Tabla 10-1). Cada grado es más complejo que el precedente, y se construye sobre él según un sistema jerárquico.

Los protozoos unicelulares son los organismos más simples semejantes a los animales. Estas formas unicelulares son, en cualquier caso, organismos completos que llevan a cabo todas las funciones vitales básicas, tal como las entendemos

en los animales más complejos. Dentro de los límites celulares, presentan una organización sorprendente, con división de funciones, posesión de estructuras de soporte, mecanismos locomotores, fibrillas y estructuras sensoriales simples. La diversidad que se aprecia en los organismos unicelulares se ha conseguido mediante la variación de patrones de estructuras subcelulares, orgánulos, y de la célula en conjunto (Capítulo 12).

Los **metazoos**, o animales multicelulares, desarrollaron una mayor complejidad estructural al combinar las células en unidades mayores. Una célula de metazoos es una parte especializada del conjunto del organismo y, a diferencia de las células de los protozoos, es incapaz de vida independiente. Las células de un organismo multicelular están especializadas para cumplir los distintos objetivos que llevan a cabo los elementos subcelulares en los protozoos. Los metazoos más simples muestran el grado de organización **celular**, en el que las células tienen división de funciones, pero en cambio no están estrechamente asociadas para llevar a cabo cometidos colectivos (Tabla 10-1). En el grado **tisular**, más complejo, las células similares se agrupan y realizan sus funciones comunes como un conjunto altamente coordinado. En los animales con organización del grado tejidos-órganos, los tejidos se disponen en unidades funcionales aun mayores, denominadas **órganos**. Generalmente un tipo de tejido se encarga de llevar el peso de la función primordial del órgano, como lo hace el tejido muscular en el corazón; otros tejidos (epitelial, conjuntivo, nervioso) tienen papeles de apoyo. Las células funcionales fundamentales de un órgano constituyen el **parénquima** (G. *para*, al lado + *enchyma*, infusión). Los tejidos de soporte forman el **estroma** (G. *stroma*, lecho, base). Por ejemplo, en el páncreas de los vertebrados las células secretoras son el parénquima; la cápsula y la red de tejido conjuntivo representan el estroma.

La mayor parte de los metazoos (nemertinos y todos los filos de estructura más compleja) tienen un nivel de complejidad adicional, en el que distintos órganos actúan juntos como **sistemas orgánicos**. En los metazoos se pueden distinguir once tipos de sistemas orgánicos: esquelético, muscular, tegumentario,

digestivo, respiratorio, circulatorio, excretor, nervioso, endocrino, inmunitario y reproductor. La enorme diversidad evolutiva de estos sistemas orgánicos es el objeto de los Capítulos 15 a 31.

COMPLEJIDAD Y TAMAÑO CORPORAL

Los grados más complejos en la organización de los metazoos han permitido, y hasta cierto punto han provocado, la evolución de grandes tamaños corporales (Figura 10-1). El gran tamaño tiene diversas consecuencias, tanto físicas como ecológicas, para el organismo. Conforme los animales aumentan de tamaño, la superficie corporal crece mucho más despacio que el volumen corporal. Esto ocurre porque la superficie corporal aumenta con el cuadrado de la longitud (longitud^2), mientras que el volumen (y con él la masa) aumenta con el cubo de la longitud (longitud^3). Esta diferencia pronto dificulta actividades que, desde la superficie, deben estar al servicio de la masa celular interna. En el curso de la evolución, este problema se ha solucionado con el desarrollo de sistemas de transporte interno para acarrear nutrientes, gases y productos de desecho entre las células y el medio externo. Esta disposición también protege al organismo ante cambios ambientales.

La tendencia del tamaño corporal a aumentar en las líneas de descendencia se conoce como «ley de Cope del aumento filético», que recibe su nombre del paleontólogo y naturalista americano del s. XIX Edward Drinker Cope. Cope se dio cuenta que los linajes comienzan con pequeños organismos que dan lugar a otros mayores y finalmente a formas gigantes. Con frecuencia, estas últimas se extinguen, lo que supone una oportunidad para que nuevos linajes desarrollen a su vez formas cada vez más grandes. La regla de Cope se ajusta a vertebrados que no vuelan y a muchos grupos de invertebrados, aunque la lamarckiana explicación de Cope (que los organismos evolucionaron a partir de un impulso interno para alcanzar una existencia mejor y un mayor tamaño) era descabellada. Hay pocas excepciones a la regla de Cope, aunque los insectos constituyen una particularmente importante.

Un tamaño mayor permite una utilización más eficaz de la energía metabólica. Un mamífero grande consume más oxígeno que uno pequeño, pero el coste de mantener la temperatura corporal es menor, por gramo de peso, para el mamífero grande que para el pequeño. Los animales grandes también se desplazan con un coste energético menor que los animales pequeños. Un mamífero grande consume más oxígeno al correr que otro de menor tamaño, pero el coste energético de mover 1 g de su cuerpo a lo largo de una distancia determinada es mucho menor para el animal grande que para el pequeño (Figura 10-2). Otra consecuencia importante del aumento de tamaño es la mayor protección ante los depredadores. Por todas estas razones, las oportunidades ecológicas de los animales grandes son muy diferentes de las de los pequeños. Las grandes radiaciones adaptativas experimentadas por los taxones de animales de tamaño grande se detallarán más adelante en los capítulos correspondientes.

COMPONENTES CORPORALES EXTRACELULARES DE LOS METAZOOS

Además de las estructuras celulares organizadas jerárquicamente, como se ha visto más arriba, los animales metazoos presentan dos componentes acelulares importantes: los fluidos corporales y los elementos estructurales extracelulares. En todos los eumetazoos, los fluidos corporales se subdividen en dos «compartimentos» fluidos: el constituido por los **espacios intracelulares**, dentro de las células corporales, y aquéllos que ocupan el **espacio extracelular**, fuera de las células. En los animales con sistemas vasculares cerrados (como los gusanos segmentados y los vertebrados), los fluidos extracelulares se dividen a su vez en el **plasma sanguíneo** (la porción fluida de la sangre, aparte de las células sanguíneas, que son en realidad parte del compartimiento intracelular) y el **fluido intersticial**, también llamado fluido tisular, que ocupa el espacio alrededor de las células. Sin embargo, muchos invertebrados tienen sistemas circulatorios abiertos, sin una separación real entre el plasma sanguíneo y el fluido intersticial. Estas relaciones se verán con detalle en el Capítulo 34.

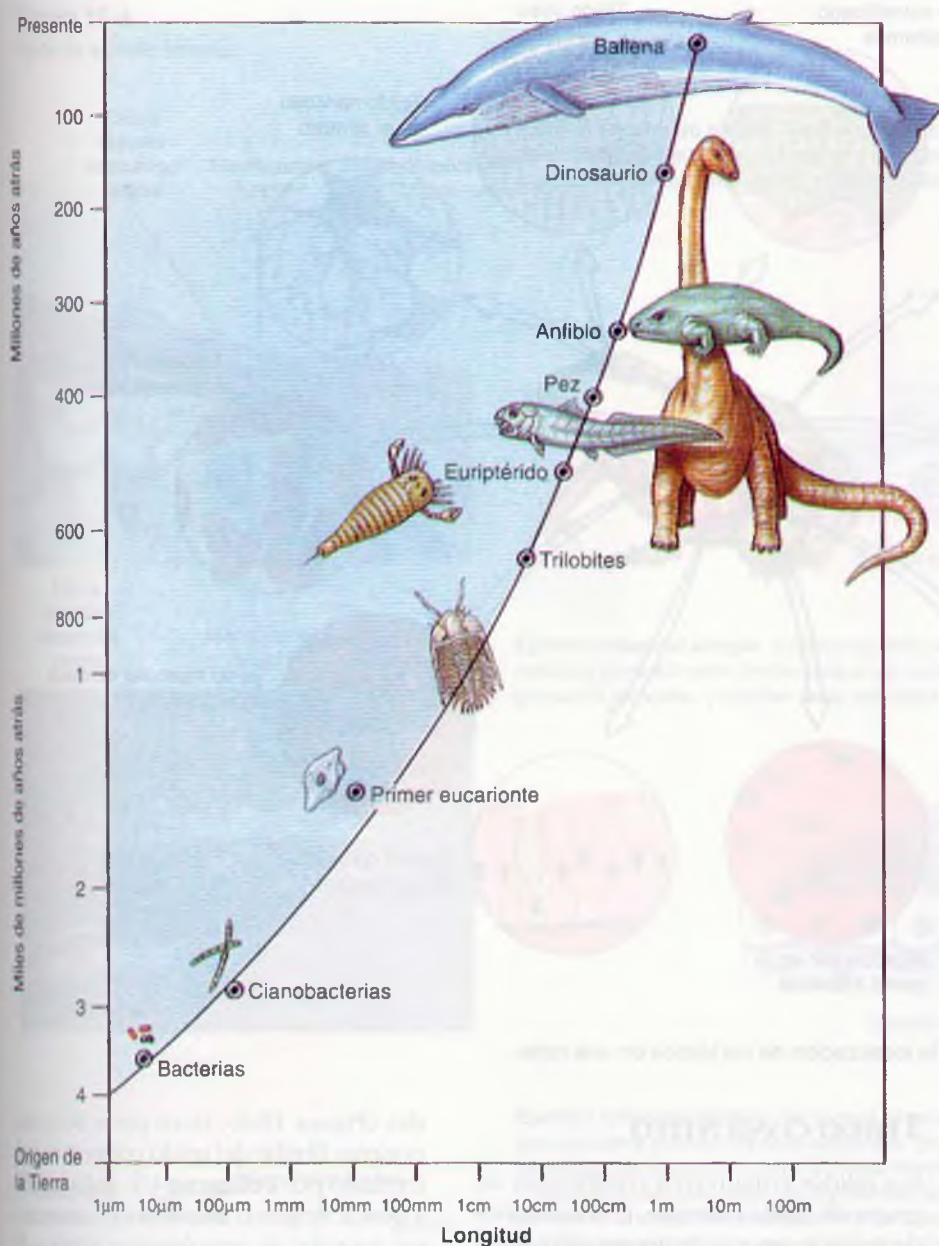
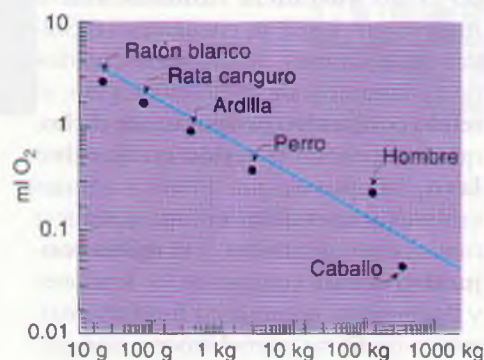


Figura 10-1

Gráfico que muestra la evolución del aumento de tamaño (longitud) en los organismos en diferentes periodos de la vida en la Tierra. Nótese que ambas escalas son logarítmicas.

Figura 10-2

Coste neto de la carrera o galope para mamíferos de varios tamaños. Cada punto representa el coste (medido según la tasa de consumo de oxígeno) de mover 1 g de peso corporal a lo largo de 1 km. Este coste disminuye con el aumento de tamaño.



Si extrajéramos del cuerpo todas las células y los fluidos corporales, todavía quedaría el tercer elemento del organismo animal: los elementos estructurales extracelulares. Se trata del material de soporte del organismo, que comprende al tejido conjuntivo laxo (especialmente bien desarrollado en los vertebrados, pero presente en todos los metazoos), el cartilago (moluscos y cordados), el hueso (vertebrados) y las cutículas (artrópodos, nematodos, anélidos y otros). Estos elementos proporcionan estabilidad mecánica y protección (Capítulo 32). En algunos casos, también funcionan como depósito de sustancias o materiales de intercambio y sirven como medio para las reacciones extracelulares. La diversidad de los elementos esqueléticos extracelulares característica de los diferentes grupos de animales se describe en los Capítulos 16 a 31.

TIPOS DE TEJIDOS

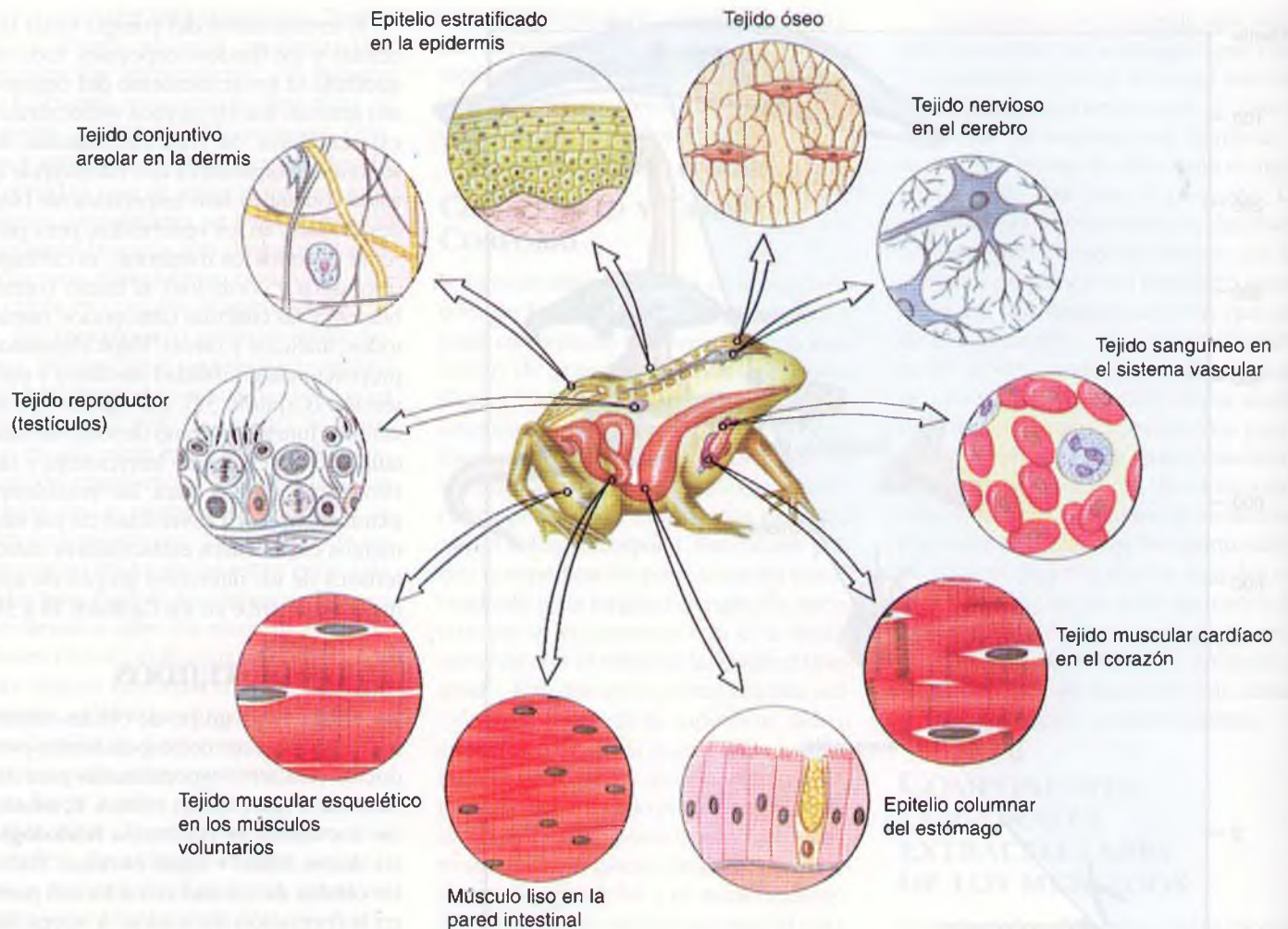
Un **tejido** es un grupo de células similares (junto con sus correspondientes productos celulares) especializadas para llevar a cabo una función común. El estudio de los tejidos se denomina **histología** (G. *histos*, tejido + *logos*, estudio). Todas las células de los metazoos toman parte en la formación de tejidos. A veces, las células de un mismo tejido pueden ser de diversos tipos, y ciertos tejidos tienen gran cantidad de materiales intercelulares.

El término «intercelular», que significa «entre las células», no debe confundirse bajo ningún concepto con el término «intracelular», que significa «dentro de las células».

Durante el desarrollo embrionario, las capas germinales se diferencian en cuatro clases de tejidos: epitelial, conjuntivo, muscular y nervioso (Figura 10-3). La lista es sorprendentemente corta, con sólo cuatro tipos básicos, que son capaces de satisfacer los diversos requerimientos de la vida animal.

TEJIDO EPITELIAL

Un **epitelio** es una capa celular que tapiza una superficie, externa o interna. Sobre la superficie del cuerpo, el epitelio forma una cubierta protectora. En el

**Figura 10-3**

Tipos de tejidos en un vertebrado. Se muestra la localización de los tejidos en una rana.

interior, los epitelios tapizan todos los órganos, así como los canales y conductos por los que se transportan diversos materiales y secreciones. En muchas superficies, las células epiteliales se modifican para formar glándulas, productoras de moco lubricante o sustancias especializadas, como hormonas o enzimas.

Los epitelios se clasifican de acuerdo con la forma de sus células y el número de capas que presentan. Los epitelios simples (Figura 10-4) se encuentran en todos los metazoos, mientras que los epitelios estratificados (Figura 10-5) están restringidos casi exclusivamente a los vertebrados. Todos los tipos de epitelios están sustentados por una membrana basal subyacente, que es una condensación de la sustancia fundamental del tejido conjuntivo. Los vasos sanguíneos no penetran nunca en los tejidos epiteliales, por lo que éstos dependen de la difusión de oxígeno y nutrientes desde los tejidos adyacentes.

TEJIDO CONJUNTIVO

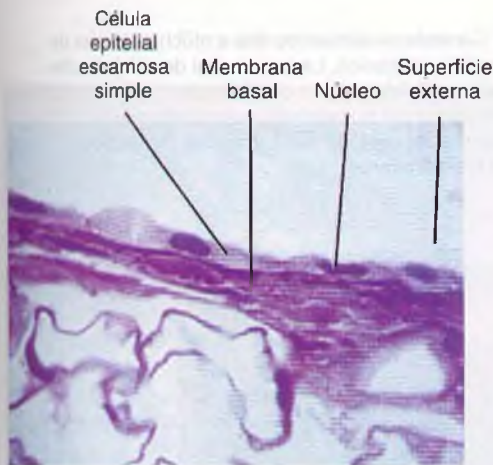
Los tejidos conjuntivos constituyen un grupo de tejidos diverso, con funciones de unión y soporte. Están tan extendidos que si se eliminaran todos los restantes tejidos del cuerpo, todavía resultaría patente la forma de éste. El tejido conjuntivo se compone de células relativamente escasas, una gran cantidad de fibras extracelulares y un fluido, conocido como **sustancia fundamental** o **matriz**, en el que se encuentran incluidas estas últimas. Se distinguen varios tipos diferentes de tejido conjuntivo: el **tejido conjuntivo propiamente dicho**, que comprende el **tejido conjuntivo laxo**, compuesto por fibras y células errantes suspendidas en una sustancia fundamental gelatinosa, y el **tejido conjuntivo denso**, como el de los tendones y ligamentos, compuesto fundamentalmente de fibras estrechamente agrupa-

das (Figura 10-6). Gran parte del componente fibrilar del tejido conjuntivo está formado por **colágeno** (G. *kolla*, goma. + *genos*, origen o ascendencia), un material proteico de gran fortaleza elástica. El colágeno es la proteína más abundante del reino animal, y aparece en el cuerpo allí donde se requieren flexibilidad y resistencia. El tejido conjuntivo de los invertebrados, como el de los vertebrados, consiste en células, fibras y una matriz fundamental, aunque su organización no es tan elaborada.

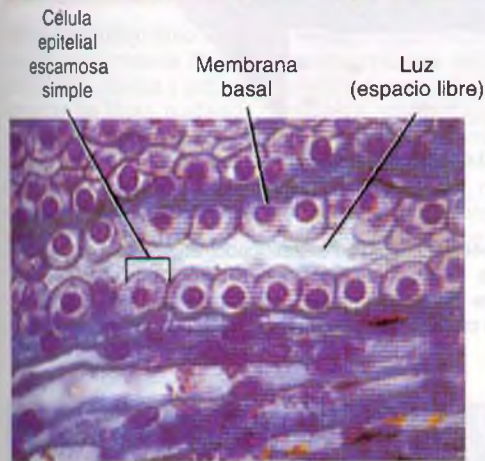
Otros tipos de tejido conjuntivo son la **sangre**, la **linfa**, y los **fluidos tisulares** (considerados colectivamente como tejidos vasculares), compuestos por células peculiares en una matriz fundamental acuosa, el plasma. En condiciones normales, el tejido vascular carece de fibras. El **cartílago** es una forma semirrígida de tejido conjuntivo, con fibras agrupadas estrechamente y embutidas en una matriz gelatinosa. El

Figura 10-4

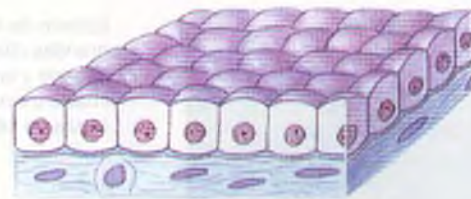
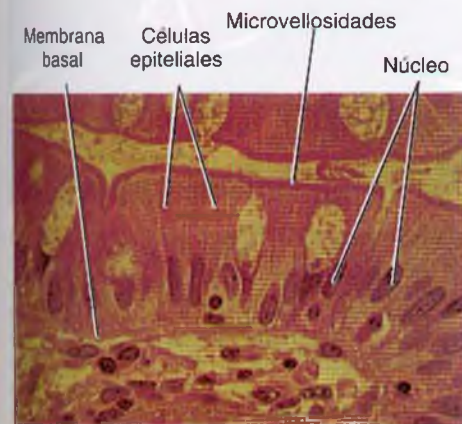
Tipos de epitelio simple.



Epitelio escamoso simple. Está compuesto por células aplanadas que forman el fino tapizado de capilares sanguíneos, pulmones y otras superficies, en las que permite la difusión pasiva de gases y fluidos tisulares dentro y fuera de tales cavidades.

**Epitelio escamoso simple**

Epitelio cuboidal simple. Está compuesto por células bajas de sección cuadrada. Los epitelios cúbicos generalmente limitan pequeños conductos o tóbulos, como los de los riñones y las glándulas salivales, y pueden tener actividad secretora o de absorción.

**Epitelio cúbico simple**

Epitelio columnar simple. Se parece al epitelio cuboidal, pero las células son más altas y generalmente poseen núcleos alargados. Este tipo de epitelio aparece en superficies con gran capacidad de absorción, como el tracto intestinal de la mayoría de los animales. Las células presentan a menudo salientes digitiformes diminutos, denominados microvellosidades, que aumentan enormemente la superficie de absorción. En ciertos órganos, como en los tractos reproductores femeninos, las células son ciliadas.

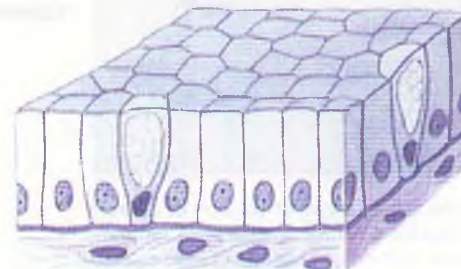
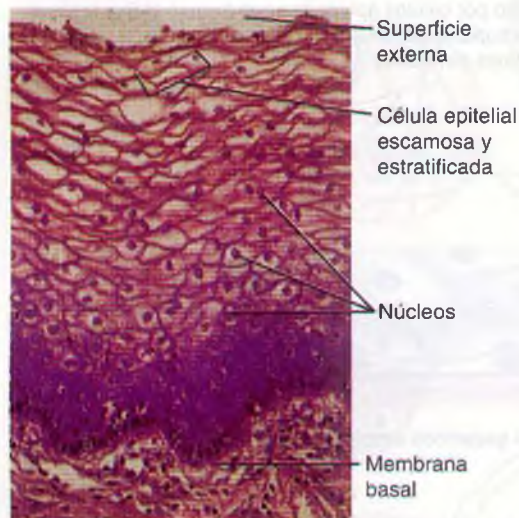
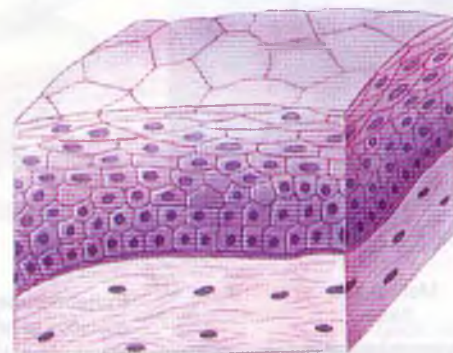
**Epitelio columnar simple**

Figura 10-5

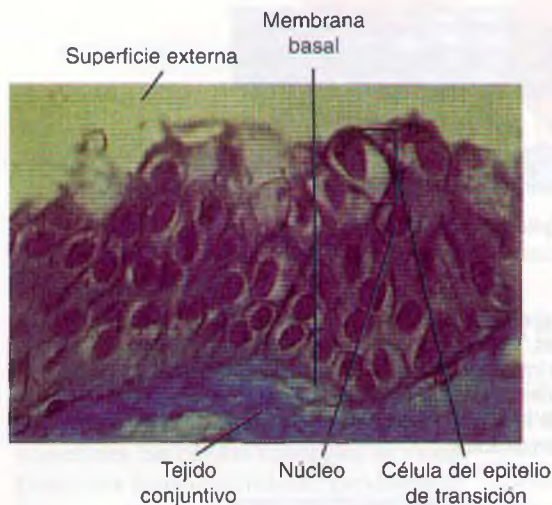
Tipos de epitelio estratificado.



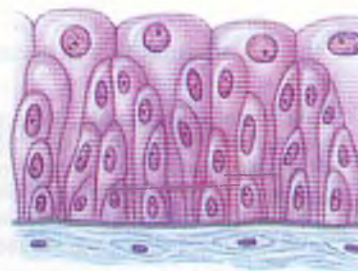
Epitelio estratificado escamoso. Consiste en varias (de dos a muchas) capas de células a la protección contra la abrasión mecánica. La capa basal de células sufre continuas mitosis, produciendo nuevas células que son desplazadas hacia la superficie, donde se desprenden y son reemplazadas por nuevas células procedentes de la base. Este tipo de epitelio limita la cavidad oral, el esófago y el canal anal de muchos vertebrados, así como la vagina de los mamíferos.



Epitelio escamoso estratificado



Epitelio de transición. Es un tipo especial de epitelio estratificado, adaptado a sufrir grandes dilataciones o estiramientos. Este tipo de epitelio se encuentra en el tracto urinario y la vejiga de los vertebrados. En su estado relajado parece estar compuesto por cuatro o cinco capas celulares, pero cuando se estira parece tener solamente dos o tres capas de células muy aplanadas.



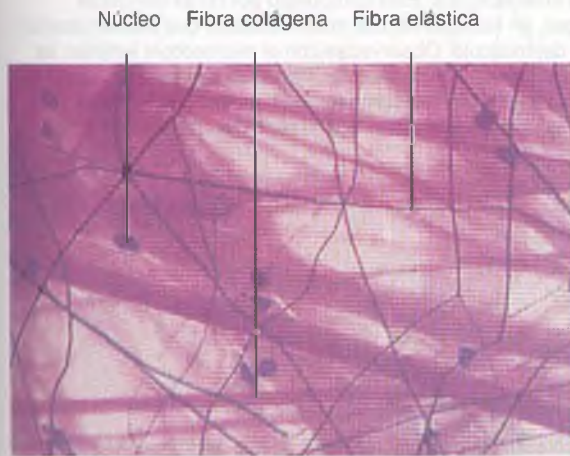
Epitelio de transición relajado



Epitelio de transición estirado

Figura 10-6

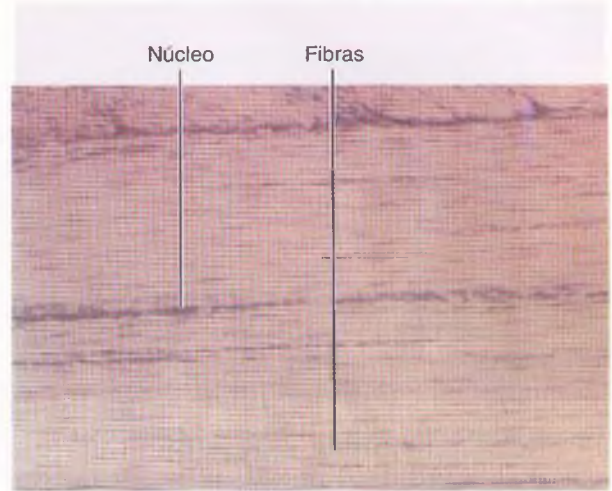
Tipos de tejido conjuntivo.



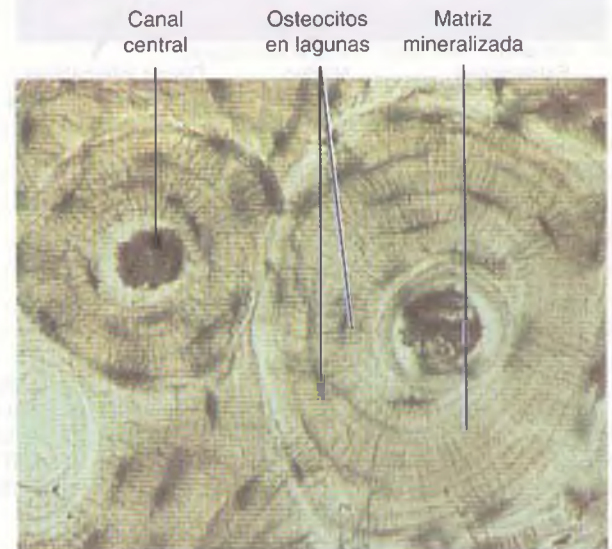
Tejido conjuntivo laxo. También llamado tejido conjuntivo areolar, es el "material de relleno" del cuerpo, que fija vasos sanguíneos, nervios y órganos. Contiene fibroblastos que sintetizan las fibras, sustancia conectiva fundamental y macrófagos errantes que fagocitan agentes patógenos o células dañadas. Los diferentes tipos de fibras son fuertes fibras colágenas (gruesas y rojas), y fibras elásticas, más delgadas y ramificadas (en negro), formadas por la proteína elastina. El tejido adiposo (grasa) se considera un tipo de tejido conjuntivo laxo.



Cartílago. Es un tejido conjuntivo propio de los vertebrados compuesto por una firme sustancia fundamental gelificada (matriz) que contiene células (condrocitos) alojadas en pequeños huecos llamados lagunas, y por colágeno o fibras elásticas (según el tipo de cartílago). En el cartílago hialino que se muestra aquí, tanto las fibras colágenas como la matriz están teñidas uniformemente y no se pueden distinguir. Al carecer de aporte sanguíneo, todos los nutrientes y los materiales de desecho deben transportarse por difusión a través de la sustancia fundamental a los tejidos adyacentes.



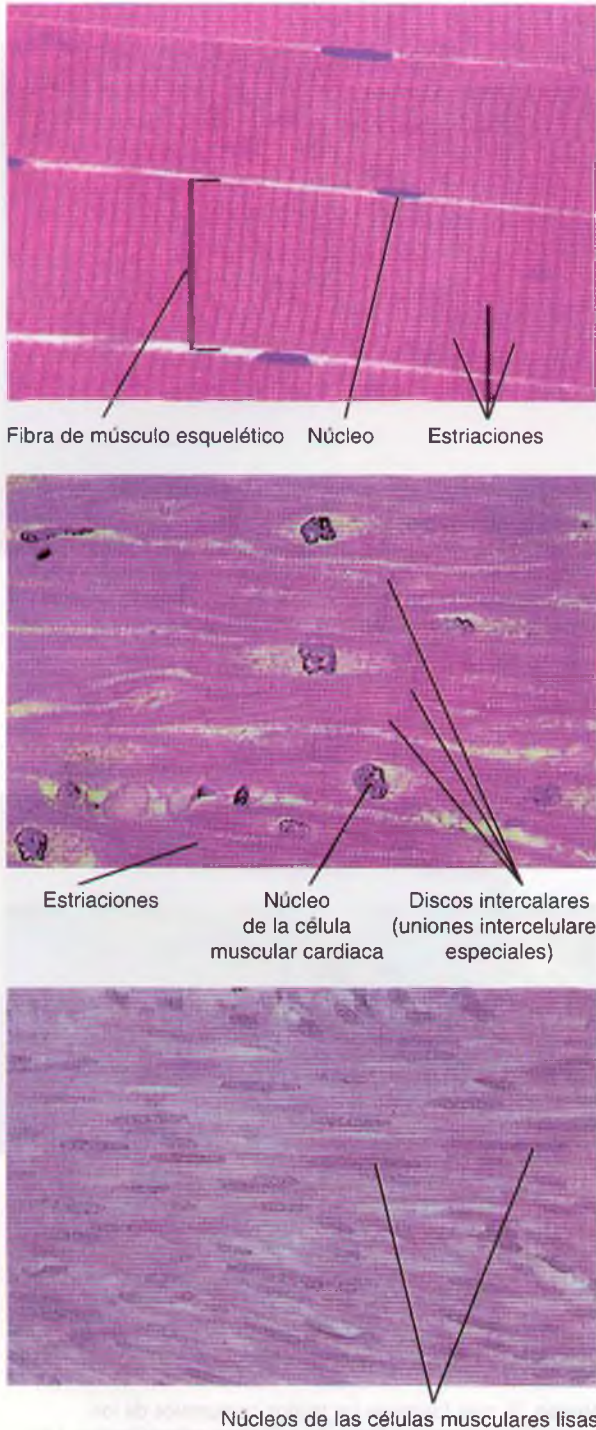
Tejido conjuntivo denso. Forma tendones, ligamentos y fascias, dispuestas estas últimas como láminas o bandas de tejido alrededor del esqueleto. En el tendón (como se muestra aquí) las fibras colágenas son extremadamente largas y están dispuestas muy estrechamente.



Hueso. El más fuerte de los tejidos conjuntivos de los vertebrados; contiene fibras de colágeno mineralizadas. Las células óseas, llamadas osteocitos, están alojadas en pequeñas cavidades (lagunas) de la matriz. Los osteocitos se comunican con los vasos sanguíneos que penetran en el hueso mediante una fina red de conductos denominados canaliculos. A diferencia del cartílago, el hueso se remodela a lo largo de la vida del animal, y puede autorrepararse incluso tras haber sufrido grandes daños.

Figura 10-7

Tipos de tejido muscular



Músculo esquelético. Es un tipo de músculo estriado que se encuentra tanto en vertebrados como en invertebrados. Está compuesto por fibras cilíndricas extremadamente largas, en realidad células multinucleadas que pueden alcanzar de un extremo a otro del músculo. Observadas con el microscopio lumínico, las células parecen presentar una serie de bandas, llamadas estriaciones, en sentido transversal. El músculo esquelético se llama también músculo voluntario (en los vertebrados), ya que se contrae cuando es estimulado por nervios bajo control cerebral consciente.

Músculo cardíaco. Es otro tipo de músculo estriado que se encuentra solamente en el corazón de los vertebrados. Las células son mucho más cortas que las del músculo esquelético y tienen un único núcleo por célula. El músculo cardíaco es una red ramificada de fibras en la que las células individuales están conectadas unas con otras mediante complejos de unión llamados discos intercalares. El músculo cardíaco se considera músculo involuntario debido a que no requiere actividad nerviosa para estimular su contracción. En lugar de ello, la frecuencia cardíaca está controlada por células especializadas como «marcapasos», situadas en el propio corazón. No obstante, nervios autónomos procedentes del cerebro pueden alterar la actividad de tales células.

Músculo liso. Es un músculo no estriado que se encuentra tanto en vertebrados como en invertebrados. Las células del músculo liso son tiras o bandas largas, de extremos aguzados, cada una de las cuales contiene un único núcleo. El músculo liso es el tipo más común en los invertebrados, en los que funciona como musculatura de la pared del cuerpo y limita conductos y esfínteres. En los vertebrados, el músculo liso tapiza las paredes de los vasos sanguíneos y rodea órganos internos, como el intestino y el útero. Se conoce como músculo involuntario en los vertebrados, porque generalmente su contracción no se produce bajo control consciente.

hueso es un tejido conjuntivo calcificado, que contiene sales de calcio organizadas alrededor de fibras colágenas (Figura 10-6).

TEJIDO MUSCULAR

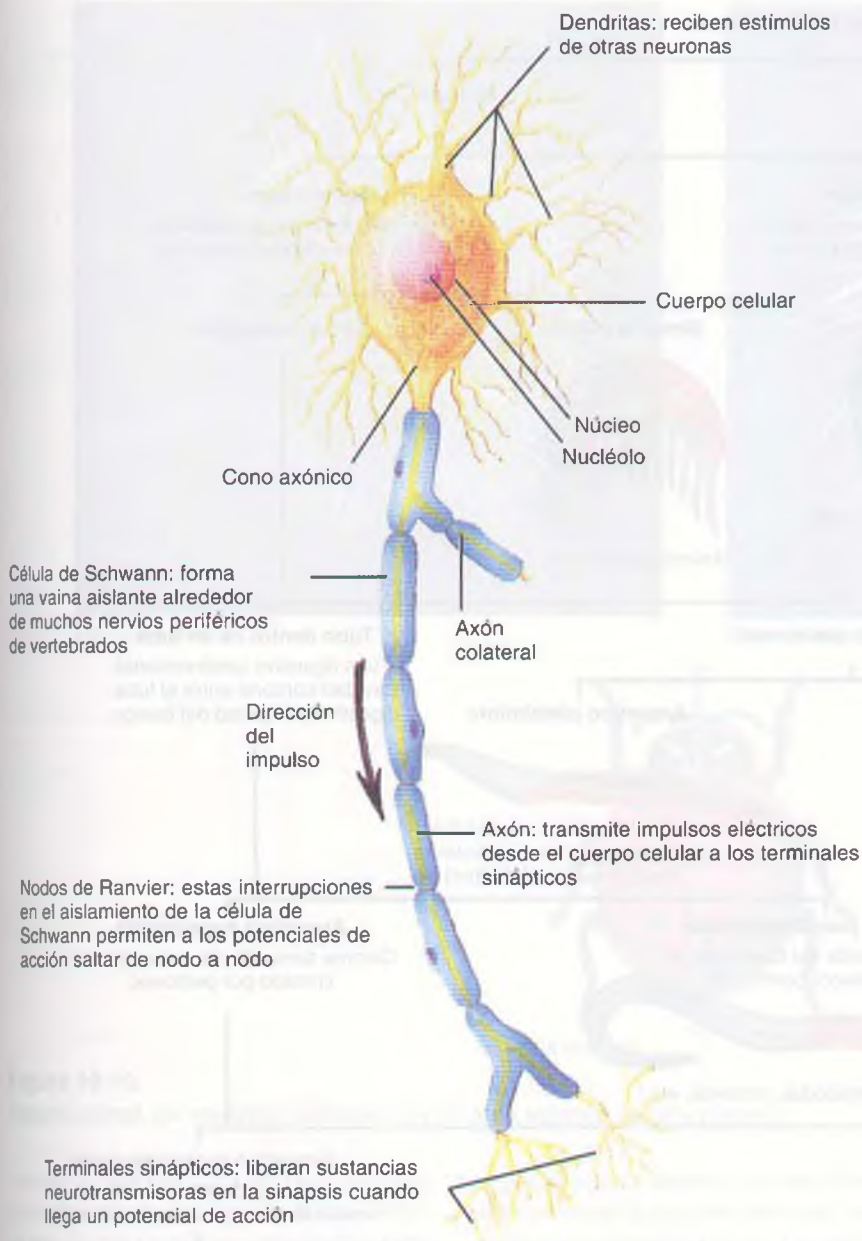
El músculo es el tejido más común en el cuerpo de la mayoría de los animales. Está formado por células alargadas o

fibras, especializadas en la contracción. Con pocas excepciones, se origina a partir del mesodermo, y su unidad es la célula muscular o **fibra muscular**. El citoplasma, no especializado, de los músculos se llama **sarcoplasma**, y los elementos contráctiles en el interior de la fibra reciben el nombre de **miofibrillas**.

Desde un punto de vista estructural, los músculos pueden ser **lisos** (fibras sin bandas) o **estriados** (fibras con bandas transversales) (Figura 10-7).

TEJIDO NERVIOSO

Este tejido está especializado en la recepción de estímulos y en la conducción de

**Figura 10-8**

Anatomía funcional de una neurona. Del cuerpo celular, o **soma**, se extienden una o más dendritas (G. *dendron*, árbol), que reciben impulsos eléctricos desde receptores u otras células nerviosas, y un único **axón** que transporta impulsos desde el cuerpo neuronal hasta otra célula nerviosa o un órgano efector. El axón recibe a menudo el nombre de **fibra nerviosa**. Los puntos de contacto de unos nervios con otros o con órganos efectores son uniones especializadas denominadas sinapsis.

impulsos de una parte del cuerpo a otra. Los dos tipos celulares básicos del tejido nervioso son las **neuronas** (G. nervio), la unidad funcional básica del sistema nervioso, y la **neuroglía** (G. nervio + *glia*, goma), una variedad de células no nerviosas que aíslan las membranas neuronales y desempeñan diversas funciones de soporte. La anatomía funcional de una célula nerviosa típica está esquematizada en la Figura 10-8.

ARQUETIPOS DE LOS ANIMALES

Como ya se apuntó en el prólogo de este capítulo, aunque la diversidad de formas en los animales es enorme, las posibilidades de los distintos diseños para la vida están limitadas por la herencia ancestral. Por otro lado, los animales se ven conformados por su hábitat y modo de vida peculiares. Un gusano que adopta una

existencia parásita en el intestino de un vertebrado tendrá un aspecto y un comportamiento muy diferentes de los de otro miembro del mismo grupo, pero de vida libre. Sin embargo, ambos compartirán los caracteres distintivos del filo.

Los principales avances en la arquitectura corporal son, por orden, la multicelularidad, la simetría bilateral, el diseño «tubo dentro de un tubo» y, finalmente, el arquetipo eucelomado (verdaderos celomados). Estos avances, con sus diferentes variantes, pueden representarse según un patrón ramificado, como en la Figura 10-9.

SIMETRÍA ANIMAL

La simetría trata de la disposición o correspondencia de las partes del organismo con respecto a ciertos ejes corporales. La mayoría de los animales presentan algún tipo de simetría. Los que no lo hacen, como muchas esponjas de formas irregulares, reciben el calificativo de asimétricos.

La **simetría esférica** significa que cualquier plano que pase por el centro divide al cuerpo en mitades equivalentes, o especulares (Figura 10-10, *arriba izquierda*). Este tipo de simetría se encuentra principalmente en ciertos protozoos, y es raro en los animales. Las formas esféricas son las mejor adaptadas a la flotación y a desplazarse por rodamiento.

La **simetría radial** (Figura 10-10, *arriba derecha*) aparece en formas que pueden quedar divididas en mitades semejantes por más de dos planos que contengan a su eje longitudinal. Se trata de las formas tubulares, de vasija o cuenco que aparecen en algunas esponjas y en las hidras, medusas, erizos de mar y similares, en los que un extremo del eje longitudinal es generalmente la boca. Una variante de esta simetría es la **simetría birradial**, en la que sólo dos planos que pasan a través del eje oral-aboral producen mitades simétricas, debido a que alguna de las partes del animal es única o par, antes que radial. Los ctenóforos (filo Ctenóforos, p. 276), de formas más o menos globulares pero con un par de tentáculos, son un buen ejemplo. Los animales radiales y birradiales son generalmente sésiles, flotadores pasivos o nadadores débiles. Los animales radiados, sin

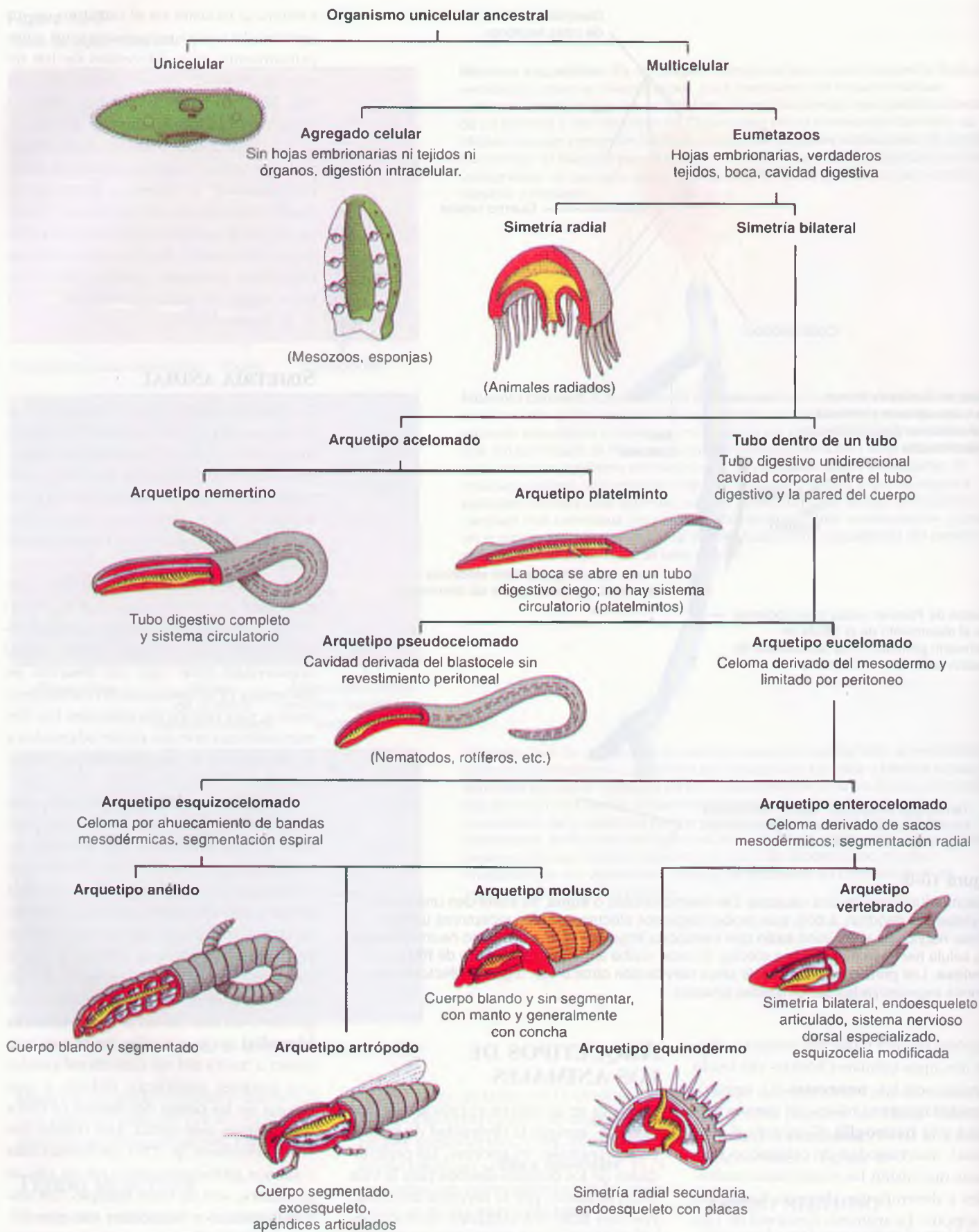
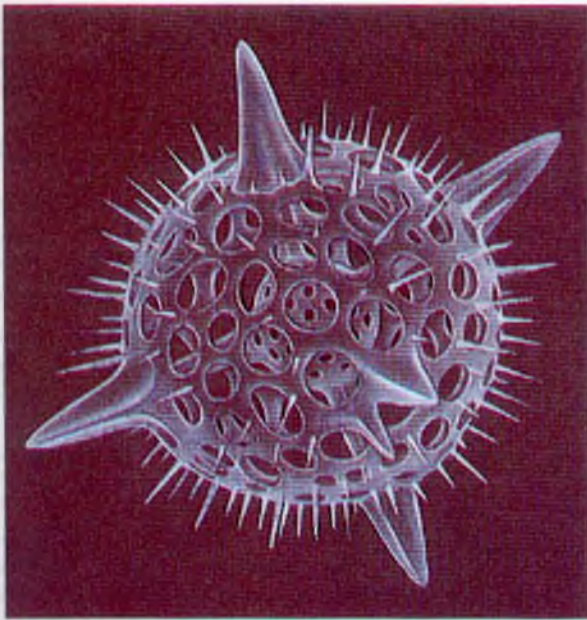
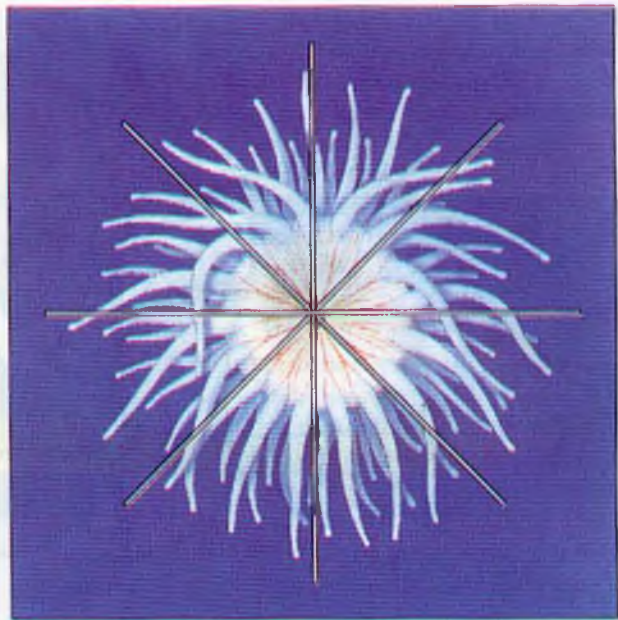


Figura 10-9

Patrones arquitectónicos de los animales. Estos arquetipos básicos han sido diversamente modificados a lo largo de la evolución para adaptar a los animales a una gran variedad de hábitat. El ectodermo aparece en gris, el mesodermo en rojo y el endodermo en amarillo.



Simetría esférica



Simetría radial



Simetría bilateral

Figura 10-10

Simetría animal. Se muestran animales con simetría esférica, radial y bilateral.

extremos anterior o posterior, pueden enfrentarse a su entorno en todas direcciones, lo que constituye una ventaja para una forma sésil con estructuras dispuestas para atrapar una presa que se acerca desde cualquier dirección.

Los dos filos de simetría primariamente radial, los Cnidarios y los Ctenóforos, se denominan **Radiados**. Los equidermos (estrellas de mar y demás parientes) son animales en principio bilaterales (sus larvas son bilaterales) que han adoptado la simetría radial al llegar al estado adulto.

En la **simetría bilateral** solamente un plano sagital puede dividir al animal en mitades especulares izquierda y derecha (Figura 10-11, *abajo*). La aparición de la simetría bilateral en la evolución animal constituyó un enorme avance, ya que los animales bilaterales están mucho mejor

adaptados para moverse en una dirección determinada (hacia delante) que los animales con simetría radial. Los animales bilaterales reciben colectivamente el nombre de **Bilateria**. La simetría bilateral está estrechamente ligada a la **cefalización**, que se verá más adelante.

Revisemos ahora alguno de los términos necesarios para señalar o localizar regiones en el cuerpo de los animales (Figura 10-11). **Anterior** designa el extremo cefálico o de la cabeza; **posterior**, el extremo opuesto, o «cola»; **dorsal**, el lado del «lomo» y **ventral**, el del vientre o el frente. **Medial** se refiere a la línea media longitudinal del cuerpo; **lateral**, a los lados. Las partes **distales** son las que se encuentran más lejos del centro del cuerpo que un punto de referencia; las **proximales**, las que están más cerca. **Pectoral** designa la región del pecho o la

soportada por las extremidades anteriores, y **pélvico** hace lo propio para las caderas o el área sobre las extremidades posteriores. Un **plano frontal** (también llamado a veces plano coronal) divide a un cuerpo bilateral en dos mitades, dorsal y ventral, al estar situado longitudinalmente y contener al eje izquierda-derecha; forma un ángulo recto con el **plano sagital**, que divide al animal en dos mitades, izquierda y derecha. El **plano transversal** contiene a los ejes dorso-ventral e izquierda-derecha, y es perpendicular tanto al plano sagital como al frontal, lo que produce en el animal mitades anterior y posterior (Figura 10-11).

CAVIDADES INTERNAS

Los animales bilaterales pueden agruparse de acuerdo con su tipo de cavidad inter-

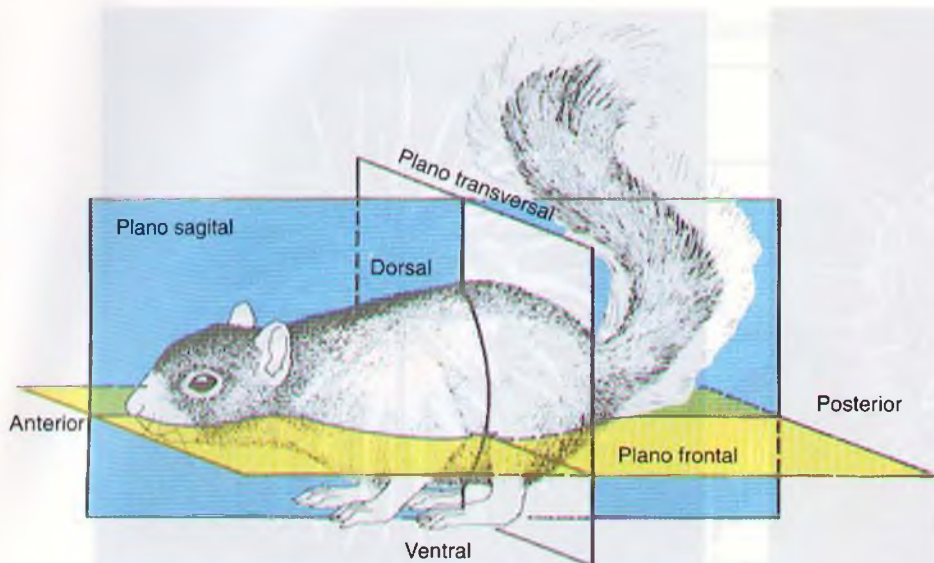


Figura 10-11

Los planos de simetría tal y como aparecen en un animal de simetría bilateral.

na o la ausencia de ésta (Figura 10-9). En los animales superiores la cavidad principal es el **celoma**, un espacio lleno de fluido que rodea al tubo digestivo. La evolución del celoma, como la de la simetría bilateral, constituyó uno de los principales avances en la evolución de la arquitectura animal, al proporcionar un diseño del tipo «tubo dentro de un tubo» (Figura 10-9), lo que permite una flexibilidad corporal mucho mayor de la que pueden alcanzar los animales que carecen de cavidad interna. El celoma también supone la disponibilidad de espacio para los órganos viscerales, y permite un mayor tamaño y complejidad al dejar mayor superficie expuesta para intercambios celulares. El celoma, lleno de fluido, funciona adicionalmente como un esqueleto hidrostático en ciertos casos, especialmente en muchos gusanos, contribuyendo a actividades como la traslación y la excavación.

Como se muestra en la Figura 10-9, la presencia o ausencia de celoma es un determinante clave en el avance evolutivo de los animales bilaterales.

Bilaterales acelomados

Los platelmintos (filo Platelminetos) y los nemertinos (filo Nemertinos) *no poseen cavidad corporal* alrededor del tubo digestivo (Figura 10-12, *arriba*); son «acelomados» (G. a, sin + *koiloma*, cavidad). El espacio entre la epidermis (ectodérmica) y el tubo digestivo (endodérmico) está completamente ocupado por meso-

dermo, en forma de una masa esponjosa de células de relleno, denominada **parénquima**. Este parénquima se forma a partir de células ectodérmicas de la superficie general en las primeras etapas embrionarias. En al menos algunos acelomados, las células parenquimáticas son en realidad cuerpos celulares de células musculares (p. 285).

Bilaterales pseudocelomados

Los Nematodos, y algunos otros filos, tienen una cavidad rodeando al tubo digestivo denominada **pseudoceloma** o **pseudoceloma**, cuyos poseedores presentan una organización de «tubo dentro de un tubo» (Figura 10-12, *centro*). El pseudoceloma queda definido por una propiedad negativa, la ausencia de **peritoneo***, una delgada membrana celular derivada del mesodermo que, en animales con un verdadero celoma, tapiza la cavidad. El pseudoceloma deriva del blastoceloma embrionario y por ello puede considerarse como un blastoceloma persistente.

Bilaterales eucelomados

El resto de los animales bilaterales posee un **verdadero celoma**, tapizado por peritoneo mesodérmico (Figura 10-12, *abajo*).

* N. del T. Aunque el original en inglés hace aquí referencia al *peritoneo*, el término estrictamente correcto es *mesotelio* (epitelio mesodérmico), más preciso. En realidad, el peritoneo es solamente una forma especializada de mesotelio, que se da en los vertebrados y en muy pocos grupos de invertebrados.

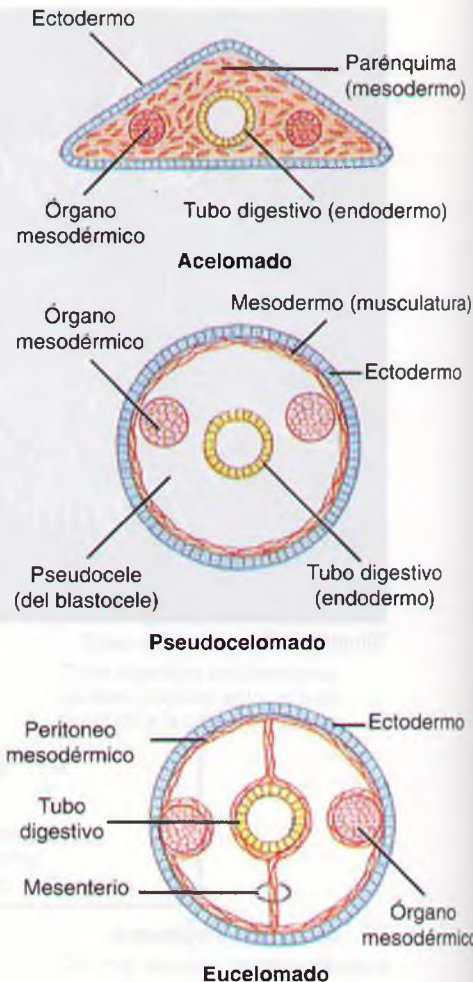
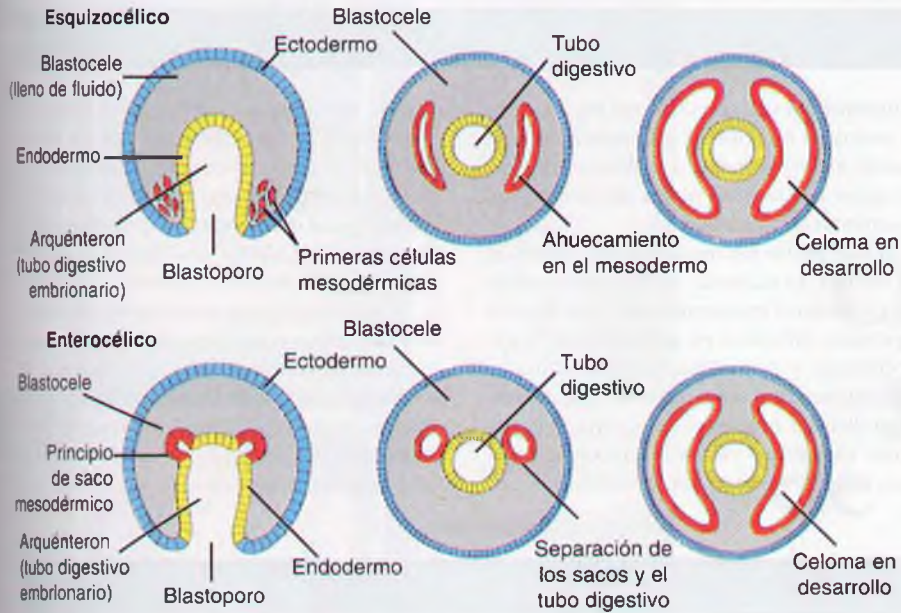


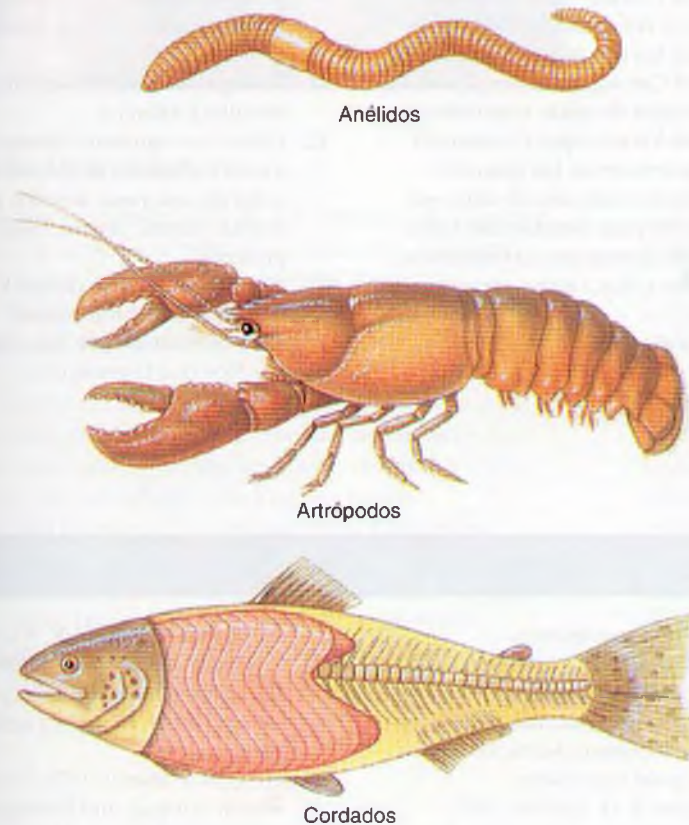
Figura 10-12

Modelos de organización acelomado, pseudocelomado y eucelomado.

El verdadero celoma surge dentro del propio mesodermo y puede originarse de dos formas: por **esquizocelia** o por **enterocelia** (Figura 10-13), o también por modificación de alguna de ellas. Ambos términos son descriptivos, ya que *esquizo* deriva del griego *schizein*, dividir; *entero* viene del griego *enteron*, intestino; y *celia* procede del griego *koilos*, con el significado de hueco o cavidad. En su forma esquizocélica, el celoma surge, como su propio nombre indica, de la división de bandas mesodérmicas originadas a partir de células de la región del blastoporo. El mesodermo es una de las tres hojas embrionarias primarias que aparecen muy pronto en el desarrollo de todos los animales bilaterales, y se encuentra entre el endodermo, interno, y el ectodermo, externo; p. 125 y Figura 7-25. En su variedad enterocélica, el celoma se produce por invaginaciones del arquenteron, o tubo digestivo primitivo.

**Figura 10-13**

Tipos de mesodermo y formación del celoma. En la formación esquizocélica, el mesodermo se origina de la pared del arquenteron, cerca del blastoporo, y prolifera como una banda de tejido que se ahueca para formar el celoma. En la formación enterocélica, la mayor parte del mesodermo surge como una serie de invaginaciones del arquenteron, que se independizan de éste y aumentan de tamaño para constituir el celoma. En ambos casos, el celoma se expande hasta obliterar el blastocele.

**Figura 10-14**

Filos segmentados. Estos filos han hecho uso de un importante principio natural: la metamería, o repetición de unidades estructurales. Los anélidos y los artrópodos están sin duda relacionados, pero los cordados probablemente han desarrollado su segmentación de forma independiente. La segmentación proporciona una especialización más variada, ya que los segmentos, especialmente en los artrópodos, se modifican para llevar a cabo distintas funciones.

Una vez que se ha completado el desarrollo, los dos tipos de formación del celoma son indistinguibles. Ambos dan lugar a un auténtico celoma limitado por un peritoneo mesodérmico (*G. peritonaios*, ajustado alrededor) y provisto de mesenterios en los que quedan suspendidos los órganos viscerales.

METAMERÍA (SEGMENTACIÓN)

Metamería es la repetición seriada de unidades corporales a lo largo del eje longitudinal del organismo. Cada una de estas unidades se denomina **segmento**, o **metámero**. En organismos como las lombrices de tierra y otros anélidos, en los que la metamería se presenta de forma más clara, la disposición segmentada afecta a estructuras, tanto internas como externas, de varios sistemas. Se da repetición de músculos, nervios, vasos sanguíneos y sedas locomotoras. Otros órganos, como los sexuales, pueden repetirse solamente en unos cuantos segmentos. En animales más evolucionados la mayor parte de la organización segmentada ha quedado enmascarada.

La verdadera metamería se encuentra solamente en tres filos: Anélidos, Artrópodos y Cordados (Figura 10-14), aunque la anillación superficial del ectodermo y la pared del cuerpo se puede encontrar en otros muchos y muy diversos grupos de animales.

CEFALIZACIÓN

La diferenciación de un extremo cefálico o cabeza se conoce como **cefalización** y se da fundamentalmente en animales con simetría bilateral. La concentración de órganos de los sentidos en la cabeza conlleva ventajas evidentes para un organismo que se desplaza por su medio con este extremo por delante. Esta es la disposición más eficaz de los sistemas de recepción y respuesta a estímulos ambientales. Generalmente la boca también se localiza en la cabeza, ya que gran parte de la actividad animal está dirigida a la consecución de alimento. La cefalización está siempre acompañada por una diferenciación a lo largo del eje antero-posterior (**polaridad**). La polaridad implica generalmente la aparición de gradientes de actividad entre límites, como los extremos anterior y posterior.

Resumen

Desde los organismos relativamente simples que constituyeron los comienzos de la vida en la Tierra, la evolución animal ha progresado a lo largo de una secuencia histórica de formas cada vez más complicadas. Los orgánulos se integraron en células, las células en tejidos, los tejidos en órganos y los órganos en sistemas. Mientras que un protozoo lleva a cabo todas las funciones vitales dentro de los límites de una única célula, un animal multicelular evolucionado es un complejo de unidades subordinadas organizadas en niveles sucesivos.

Durante el curso de la evolución, el lími-

te superior del tamaño corporal en las estirpes animales ha tendido a aumentar, lo que condujo inevitablemente a la división del trabajo entre las distintas partes del cuerpo y a un aumento de la complejidad.

El cuerpo de los metazoos está formado por células, la mayoría de las cuales están especializadas funcionalmente: por fluidos corporales, divididos en intracelulares y extracelulares; y por elementos estructurales extracelulares, fibrosos o amorfos, que desempeñan diversas funciones en el espacio extracelular. Las células de los metazoos se organizan en diversos tejidos, constituidos por

células similares que desempeñan funciones comunes. Los tipos tisulares básicos son el epitelial, el conjuntivo, el muscular y el nervioso. Los tejidos se organizan a su vez en unidades funcionales mayores, denominadas órganos, y por último, los órganos se asocian para formar sistemas.

Cada organismo presenta un arquetipo heredado, que puede describirse en términos como la simetría, la presencia o ausencia de cavidades corporales, la independencia de los fluidos corporales, la presencia o ausencia de segmentación, el grado de cefalización y el tipo de sistema nervioso.

Cuestionario

1. Cite los cinco niveles de complejidad en la organización de los organismos y explique cómo cada uno de ellos es más avanzado que el precedente.
2. ¿Puede sugerir por qué durante la evolución de linajes animales independientes ha habido una tendencia hacia el máximo aumento posible del tamaño corporal? ¿Por qué es inevitable que la complejidad también aumente junto con el tamaño?
3. ¿Cuál es el significado de los términos «parénquima» y «estroma» en cuanto a su relación con los órganos corporales?
4. Los fluidos corporales de los eumetazoos están separados en «compartimentos». Nombre tales compartimentos y explique cómo difiere esta separación en animales con sistemas circulatorios abiertos y cerrados.
5. ¿Cuáles son los cuatro tipos principales de tejidos en el cuerpo de un metazoo?
6. ¿Cómo podría distinguirse entre un epitelio simple y uno estratificado? ¿Qué característica de un epitelio estratificado explicaría por qué se encuentra este tipo limitando la cavidad bucal, el esófago y la vagina, en vez de un epitelio simple?
7. ¿Cuáles son los tres elementos de tejido conjuntivo? Cite algunos ejemplos de los diferentes tipos de tejido conjuntivo.
8. ¿Cuáles son los tres tipos de músculo que se encuentran en los animales? Explique cómo cada uno de ellos está especializado para distintas funciones.
9. Describa las principales características, estructurales y funcionales, de una neurona.
10. Asigne a cada grupo animal su arquetipo o modelo de organización correspondiente.

— Unicelular	a. Nematodos
— Agregado celular	b. Vertebrados
— Saco ciego, acelomado	c. Protozoos
— Tubo-en-un-tubo pseudocelomado	d. Plelmintos
— Tubo-en-un-tubo, eucelomado	e. Esponjas
	f. Artrópodos
	g. Nemertinos
11. Distinga entre simetría esférica, radial, birradial y bilateral.
12. Utilice los siguientes términos para identificar partes de su propio cuerpo y del de una rana: anterior, posterior, dorsal, ventral, lateral, distal, proximal.
13. ¿Cómo dividirían su cuerpo los planos frontal, sagital y transversal?
14. ¿Qué se entiende por metamería? Cite tres filos que la presenten.

Bibliografía

- Bonner, J. T. 1988. The evolution of complexity by means of natural selection. Princeton, New Jersey, Princeton University Press. *Estudio de los niveles de complejidad en los organismos y cómo el tamaño afecta a la complejidad*.
- Caplan, A. J. 1984. Cartilage. *Sci. Am.* **251**: 84-94 (oct.). *Estructura y desarrollo del cartilago de los vertebrados*.
- Greene, M. 1987. Hierarchies in biology. *Am. Sci.* **75**:504-510 (sept.-oct.). *El término «jerarquía» se utiliza en biología con muy distintos significados. El autor apunta que la teoría evolutiva actual lleva al concepto de jerarquía más allá de los límites darwinianos, hasta los niveles genéticos y del organismo*.
- Kessel, R. G., and R. H. Kardon. 1979. Tissues and organs: a text-atlas of scanning electron microscopy. San Francisco, W. H. Freeman & Co. *Excelente colección de microfotografías electrónicas de barrido*.
- McMahon, T. A., and J. T. Bonner, 1983. On size and life. New York, Scientific American Books, Inc. *Un libro bien ilustrado sobre los tamaños y escalas de los seres vivos; ejemplos y explicaciones claros*.
- Welsch, U. & V. Storch. 1976. Comparative animal cytology and histology. London, Sidgwick & Jackson. *Histología comparada, con un buen tratamiento de los invertebrados. Existe una edición española de 1978, publicada por Ediciones Urmo, Bilbao*.

11

Clasificación y filogenia de los animales



Orden en la diversidad

Los zoólogos han bautizado más de 1,5 millones de especies de animales, y se describen miles más cada año. Algunos zoólogos creen que las especies conocidas hasta hoy constituyen solamente el 20% de la totalidad de animales vivos, y menos del 1% de todos los que han existido en el pasado.

A pesar de tales cifras, la diversidad animal no carece de límites. Se pueden concebir muchas formas de animales que no existen en la naturaleza, como se puede ver en los mitos del minotauro y de los caballos alados. Los rasgos característicos del hombre y los del toro nunca aparecen juntos, como lo hacen en el mítico minotauro, ni los cuerpos de los caballos tienen alas de ave, como en el famoso Pegaso. El hombre, el toro, las aves y los caballos son diferentes grupos de animales, aunque comparten algunos caracteres importantes, como la posesión de vértebras y la homeotermia,

que los distinguen de formas todavía más alejadas, como insectos o platelmintos.

Todas las culturas humanas clasifican sus animales familiares de acuerdo con distintos modelos en la diversidad animal. Estas clasificaciones tienen muchos y variados propósitos. En ciertas sociedades, los animales pueden clasificarse de acuerdo con su utilidad o perjuicio para la actividad del hombre. Otros pueden agrupar a los animales según sus papeles mitológicos. Los biólogos reúnen a los animales según las relaciones evolutivas que pueden deducirse entre ellos. Esta clasificación se denomina «sistema natural», porque refleja las relaciones existentes entre los animales en la naturaleza, independientemente de la actividad humana. El zoólogo sistemático tiene tres objetivos principales: descubrir todas la especies de animales, reconstruir sus relaciones evolutivas y, por último, clasificarlos de acuerdo con ellas. ■

La teoría de Darwin de la ascendencia común (Capítulo 1) es el principio básico que guía nuestra búsqueda de un orden para la diversidad animal. La ciencia de la taxonomía («principio o ley de la ordenación») produce un sistema formal para denominar y clasificar las especies que refleja dicho orden. Los animales que tienen un antecesor común muy reciente comparten muchas características, y quedan agrupados juntos en nuestra clasificación taxonómica; los animales diferentes, que solamente tienen antecesores comunes muy lejanos, quedan situados en grupos taxonómicos distintos, excepto en los niveles más altos y amplios de la taxonomía. La taxonomía es parte de una ciencia más amplia, la sistemática o biología comparada, que utiliza todo aquello que conocemos sobre los animales para intentar comprender sus relaciones evolutivas. Sin embargo, muchas prácticas de la taxonomía son restos relictos de puntos de vista pre-evolutivos, por lo que el ajuste de nuestro sistema taxonómico para que se adapte a la evolución ha dado lugar a muchos problemas y controversias. La taxonomía ha alcanzado actualmente un punto sorprendentemente activo y controvertido, en el que varios sistemas taxonómicos alternativos compiten para ser adoptados por los científicos. Para alcanzar a comprender esta controversia, se hace necesario revisar primero la historia de la taxonomía animal.

LINNEO Y EL DESARROLLO DE LA CLASIFICACIÓN

El filósofo y biólogo griego Aristóteles fue el primero en clasificar los organismos según sus semejanzas estructurales. Tras el Renacimiento europeo, el naturalista inglés John Ray (1627-1705) introdujo un sistema de clasificación más completo y un nuevo concepto de especie. El florecimiento de la Sistemática en el s. XVIII culminó con el trabajo de Carolus Linnaeus* (1707-1778; Figura 11-1), quien nos dotó de nuestro actual esquema de clasificación.



Figura 11-1

Carolus Linnaeus (1707-1778). Este retrato fue pintado cuando Linneo tenía 68 años de edad, tres antes de su muerte.

Linneo fue un botánico sueco de la Universidad de Uppsala. Estaba dotado de un gran talento para coleccionar y clasificar objetos, especialmente flores. Linneo ideó un amplio sistema de clasificación, tanto para plantas como para animales. Este esquema, publicado en su gran obra *Systema naturae*, usaba la morfología (el estudio comparado de la forma de los organismos) para distribuir los ejemplares en las colecciones. Dividió el reino animal en especies y le dio a cada una un nombre distinto. Agrupó a las especies en géneros, los géneros en órdenes y los órdenes en clases. Al ser su conocimiento de los animales bastante limitado, sus categorías inferiores, como los géneros, eran muy amplias, e incluían animales con relaciones muy lejanas. Gran parte de su clasificación ha sufrido drásticas alteraciones, pero los principios básicos de su esquema siguen aún vigentes.

El sistema de Linneo para ordenar organismos en una serie ascendente de grupos incluidos unos en otros en sucesión siempre creciente es el **sistema jerárquico** de clasificación. Las categorías principales, o **taxones**, en las que se agrupan los organismos, fueron dotadas de **rango taxonómico** para indicar el grado en que contenían a otros grupos. La jerarquía de los rangos taxonómicos se ha ampliado considerablemente desde el tiempo de Linneo (Tabla 11-1). Actual-

mente consta de siete rangos obligados para el reino animal, en serie descendente: reino, filo, clase, orden, familia, género y especie. Todo organismo que se clasifique debe colocarse al menos en siete taxones, uno por cada rango obligado. Los taxónomos tienen la facultad de subdividir aún más estos siete rangos, para reconocer más de siete taxones (superclase, infraclase, superorden, suborden, etc.) para cualquier grupo de organismos; en total hay más de 30 rangos taxonómicos reconocidos. Para grupos muy grandes o complejos, como los peces o los insectos, estos rangos adicionales son necesarios para expresar distintos grados de divergencia evolutiva. Desgraciadamente, también contribuyen a aumentar la complejidad del sistema.

El sistema de Linneo para denominar las especies se conoce como **nomenclatura binominal**. Cada especie tiene un nombre latinizado compuesto por dos palabras (por eso se llama binominal al sistema) escritas en letra cursiva (subrayadas si están manuscritas o mecanografiadas). La primera palabra es el nombre del **género**, escrito con inicial mayúscula; la segunda es el **epíteto específico**, exclusivo de la especie dentro del género y escrito con inicial minúscula (Tabla 11-1). El nombre genérico es siempre un sustantivo, y el epíteto específico es generalmente un adjetivo que debe concordar en género gramatical con el nombre genérico. Por ejemplo, el nombre científico del tordo es *Turdus migratorius* (*L. turdus*, tordo, y *migratorius*, que migra). El epíteto específico nunca aparece aislado; para referirse a una especie debe usarse el nombre completo. Los nombres genéricos deben designar grupos determinados y únicos de organismos; no puede darse el mismo nombre a dos géneros de animales distintos. Sin embargo, se puede utilizar el mismo epíteto específico en géneros diferentes. Por ejemplo, el picamaderos de pecho blanco se llama *Sitta carolinensis*. El epíteto específico «carolinensis» aparece también en otros géneros, con el mismo significado de «propio de Carolina», como en *Parus carolinensis* (gorrión de Carolina) y *Anolis carolinensis* (un lagarto verde). Todos los rangos por encima de la especie se designan con nombre de una sola palabra, escritos con inicial mayúscula.

* N. del T. Se ha respetado aquí, la versión latina del nombre del naturalista sueco, tal como aparece en el original inglés, que es como firmaba sus escritos; sin embargo, el lector puede encontrarlo en otros textos como *Carl von Linné* o, más sencillamente, *Linneo*.

Tabla 11-1

Ejemplos de categorías taxonómicas a las que pertenecen ciertos animales

	Hombre	Gorila	Rana leopardo	Langosta verde
Reino	Animalia	Animalia	Animalia	Animalia
Filo	Chordata	Chordata	Chordata	Arthropoda
Subfilo	Vertebrata	Vertebrata	Vertebrata	Uniramia
Clase	Mammalia	Mammalia	Amphibia	Insecta
Subclase	Eutheria	Eutheria	—	Pterygota
Orden	Primates	Primates	Anura	Orthoptera
Suborden	Anthropoidea	Anthropoidea	—	Ensifera
Familia	Hominidae	Pongidae	Ranidae	Tettigoniidae
Subfamilia	—	—	Raninae	Phaneropterinae
Género	<i>Homo</i>	<i>Gorilla</i>	<i>Rana</i>	<i>Scudderia</i>
Especie	<i>Homo sapiens</i>	<i>Gorilla gorilla</i>	<i>Rana sphenoccephala</i>	<i>Scudderia furcata</i>
Subespecie	—	—	—	<i>Scudderia furcata furcata</i>

El sistema jerárquico de la clasificación aplicado a cuatro especies (el hombre, el gorila, la rana leopardo sureña y la langosta verde americana). Los taxones superiores tienen generalmente más contenido que los de menor nivel, aunque taxones en dos niveles diferentes pueden ser equivalentes en cuanto a contenidos (por ejemplo, la familia Hominidae contiene únicamente el género *Homo*, por lo que el número de taxones que contiene cada uno de ellos es equivalente; en cambio, la familia Pongidae comprende a los géneros *Gorilla*, *Pan* y *Pongo*, lo que la hace contener más taxones que cualquiera de dichos géneros). Las especies estrechamente relacionadas comparten una categoría taxonómica a un nivel más bajo que las especies lejanas. Por ejemplo, el hombre y el gorila se unen a partir del nivel Suborden (Anthropoidea); ambas coinciden con la rana leopardo sureña en el nivel subfilo (Vertebrata), pero hay que llegar hasta el nivel reino (Animalia) para encontrar su punto de confluencia con la langosta verde americana.

Cuando una especie se divide en subespecies se utiliza una nomenclatura trinomial (véase el ejemplo de la langosta verde, Tabla 11-1). De igual forma, para distinguir en el tordo las formas del sur y las del este, se utiliza para el primero de ellos el término científico *Turdus migratorius archrusteri*. Los nombres genérico, específico y subespecífico se escriben en cursiva (subrayados si son manuscritos o mecanografiados). El nombre subespecífico puede ser una repetición del epíteto específico. El reconocimiento formal de subespecies ha perdido popularidad entre los taxónomos debido a que las fronteras entre subespecies son muy difíciles de precisar. El reconocimiento de subespecies está basado las más de las veces en caracteres superficiales, y no denota una unidad evolutiva real. Por ello, la designación de subespecies no debe tomarse demasiado en serio.

CARACTERES TAXONÓMICOS Y RECONSTRUCCIÓN FILOGENÉTICA

El principal objetivo de la sistemática es reconstruir el árbol evolutivo, o **filo-**

genia, que relaciona entre sí a todas las especies, actuales y extintas. Esto se lleva a cabo estudiando rasgos de los organismos, formalmente denominados **caracteres**, que varían entre las especies. Un carácter es cualquier rasgo o cualidad que los taxónomos utilizan para estudiar la variación en y entre las especies. Tanto los rasgos morfológicos como los cromosómicos y los moleculares pueden ser caracteres taxonómicos potencialmente útiles (p. 203). Los taxónomos eligen los caracteres observando patrones de similitud entre los organismos. Si dos organismos presentan rasgos semejantes, ello puede indicar que han heredado tales caracteres de un antecesor común. La semejanza de caracteres que resulta de la ascendencia común se denomina **homología** (Capítulo 9). Sin embargo, el parecido no siempre refleja un origen común. La evolución independiente de caracteres similares en linajes independientes da lugar a patrones de semejanza entre organismos que no reflejan una ascendencia común, lo que complica el trabajo de los taxónomos. La similitud de caracteres que no significa un origen común se llama semejanza no homóloga u **homoplasia**.

UTILIZACIÓN DE LA VARIACIÓN EN LOS CARACTERES PARA RECONSTRUIR LA FILOGENIA

Para reconstruir la filogenia de un grupo mediante la observación de caracteres que varían entre sus miembros, el primer paso es determinar cuál de las variantes que presenta cada carácter estaba presente en el antecesor común de todo el grupo. Este estado del carácter es **ancestral** para el grupo en conjunto. Suponemos entonces que el resto de las formas del carácter evolucionaron más tarde en el grupo, y son los que denominamos **estados derivados**. Entendemos por **polaridad** de un carácter las relaciones ancestro/descendiente entre sus diversos estados. Por ejemplo, si consideramos como un carácter la dentición de los vertebrados amnióticos (reptiles, aves y mamíferos), la presencia y la ausencia de dientes en las mandíbulas constituyen dos diferentes estados de dicho carácter. Los dientes no existen en las aves, pero están presentes en los otros amniotas. Para evaluar la polaridad de este carácter debemos determinar qué estado del mismo, presencia o ausencia de dientes, aparecía en el antecesor común más reciente de los amniotas, y qué estado se derivó subsecuentemente en el grupo.

El método que utilizamos para determinar la polaridad de la variación de un carácter se llama **comparación con un grupo externo**. Se acude a otro grupo de organismos, bautizado como **grupo externo**, filogenéticamente cercano pero no incluido en el grupo en estudio. Podemos deducir que cualquier estado de un carácter que encontremos tanto en el grupo en estudio como en el grupo externo es ancestral para el grupo problema. Los anfibios y los diferentes grupos de peces óseos constituyen grupos externos adecuados para estudiar la variación de la dentición en los amniotas. Los anfibios y los peces óseos presentan generalmente dientes; por tanto, deducimos que la presencia de dientes es ancestral en los amniotas, y su ausencia, un carácter derivado. La polaridad de este carácter indica que los dientes se perdieron en la línea ancestral de las aves modernas. La polaridad de los caracteres se evalúa con mayor eficacia cuando se utilizan varios grupos externos. Todos los estados del carácter presentes en el grupo en estudio que no aparezcan en grupos externos adecuados se consideran derivados.

Los organismos o especies que comparten estados derivados de un carácter constituyen subconjuntos internos del grupo denominados **clados** (G. *klados*, rama). Un carácter derivado, compartido por los miembros de un clado, recibe formalmente el nombre de **sinapomorfia** (G. *synapsis*, unir, juntar + *morphe*, forma). Los taxónomos utilizan las sinapomorfias para poner de manifiesto que un determinado conjunto de organismos constituye un clado. En los amniotas, la ausencia de dientes y la presencia de plumas son sinapomorfias que identifican a las aves como un clado. Un clado corresponde a una unidad de ascendencia evolutiva común; incluye a todos los descendientes de un determinado linaje ancestral. El esquema constituido por los estados derivados de todos los caracteres en nuestro grupo de estudio adoptará una **disposición jerárquica**, en la que unos clados estarán incluidos en otros. Nuestro objetivo debe ser la correcta identificación de todos los clados sucesivamente alojados unos dentro de otros en nuestro grupo de estudio. Así tendríamos un esquema completo de las relaciones de ascendencia común en el conjunto.

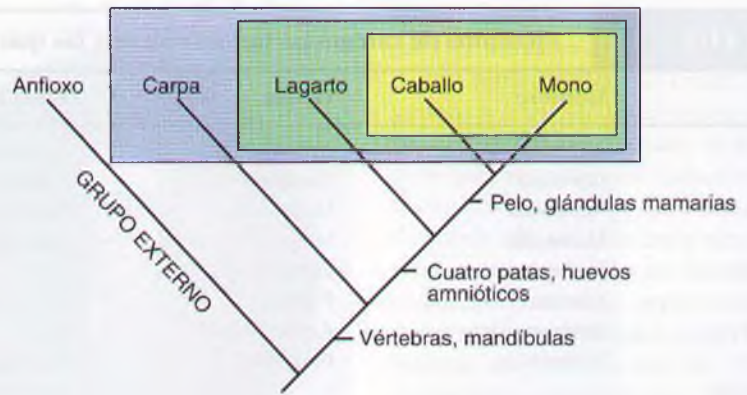


Figura 11-2

El cladograma como jerarquía de taxones incluidos unos dentro de otros. *Amphioxus* es el grupo externo, y el grupo en estudio comprende cuatro vertebrados (carpa, lagarto, caballo y mono). Para generar este cladograma simple se han utilizado cuatro caracteres que varían entre los vertebrados: la presencia o ausencia de cuatro extremidades, huevos amnióticos, pelo y glándulas mamarias. Para todos estos caracteres, la ausencia es el estado ancestral en los vertebrados, porque ésta es la condición que aparece en el grupo externo, el anfioxo; para cada carácter, la presencia es el estado derivado en los vertebrados. Como comparten la posesión de cuatro extremidades y de huevos amnióticos, como sinapomorfias, el lagarto, el caballo y el mono forman un clado pariente de la carpa. Este clado se subdivide posteriormente por dos sinapomorfias (la presencia de pelo y de glándulas mamarias), que reúnen al caballo y al mono frente al lagarto. Sabemos, por comparación con animales aún más alejados, que la presencia de vértebras y mandíbulas constituyen sinapomorfias de los vertebrados, por lo que *Amphioxus*, que carece de tales caracteres, queda fuera del clado de los vertebrados.

Los estados de caracteres ancestrales para un taxón se califican de **plesiomórficos**, y si son compartidos por varios organismos reciben el nombre de **simplesiomorfias**. Sin embargo, y a diferencia de las sinapomorfias, las simplesiomorfias no proporcionan información útil sobre la jerarquía de inclusión de unos clados en otros. En el ejemplo utilizado más arriba, encontrábamos que la presencia de dientes en las mandíbulas era plesiomórfica para los amniotas. Si agrupamos juntos a los mamíferos y los reptiles, que poseen dientes, para excluir a las aves, no obtenemos un clado válido. Las aves también descienden del antecesor común de reptiles y mamíferos, y deben quedar incluidas en cualquier clado en el que se encuentren los reptiles y los mamíferos. Por consiguiente, la incorrecta determinación de la polaridad de los caracteres puede producir errores en la deducción filogenética. Sin embargo, es importante hacer notar que estados de un carácter que son plesiomórficos en un nivel taxonómico pueden ser apomórficos en un nivel superior. Por ejemplo, la presencia de mandíbulas con dientes es una sinapomorfia de los vertebrados gnatostomados (p. 499), un grupo que incluye a los amniotas más los anfibios, los peces óseos y los peces car-

tilaginosos (aunque los dientes se han perdido en las aves y algunos otros gnatostomados). Podemos entonces redefinir el objeto del análisis filogenético como la búsqueda del nivel taxonómico adecuado en el que determinado estado de un carácter es una sinapomorfia. Tal estado del carácter se puede utilizar a este nivel para identificar un clado.

Esta jerarquía de clados se representa mediante diagramas o esquemas ramificados, denominados **cladogramas** (Figura 11-2; ver también Figura 9-15). Los taxónomos hacen muchas veces una distinción técnica entre cladograma y **árbol filogenético**. Las ramas del cladograma son solamente un instrumento formal para indicar la jerarquía de unos clados con respecto a otros. El cladograma no es equivalente a un árbol filogenético, cuyas ramas representan linajes reales que existieron en el pasado evolutivo. Para llegar a obtener un árbol filogenético debemos añadir al cladograma información adicional importante sobre los antecesores, la duración de las líneas evolutivas o la cantidad de cambio evolutivo que se ha producido en ellas. No obstante, como la estructura del cladograma es congruente con la del correspondiente árbol filogenético, el primero se usa muchas veces como una primera aproximación del segundo.

FUENTES DE INFORMACIÓN FILOGENÉTICA

Los caracteres que se utilizan para construir cladogramas se encuentran en la morfología (incluida la embriología), la citología y la bioquímica comparadas. La **morfología comparada** estudia las distintas formas y tamaños de las estructuras de los organismos animales, incluidos su origen y desarrollo. Como veremos en capítulos posteriores, las variables estructuras de los huesos del cráneo, de las extremidades y del tegumento (escamas, pelo, plumas) son particularmente importantes para la reconstrucción de la filogenia de los vertebrados. La morfología comparada se basa tanto en ejemplares vivos como en fósiles. La **bioquímica comparada** utiliza las secuencias de aminoácidos en las proteínas y las secuencias de nucleótidos en los ácidos nucleicos (Capítulo 8) para identificar caracteres variables y construir cladogramas (Figura 11-3). Estudios recientes han demostrado que la bioquímica comparada puede aplicarse incluso a ciertos fósiles*. La **citología comparada** se vale de las variaciones en número, forma y tamaño de los cromosomas y sus fragmentos (Capítulo 4) para obtener caracteres útiles para la construcción de cladogramas. La citología comparada utiliza casi exclusivamente especies vivas, no fósiles.

Para añadir una escala temporal, necesaria si queremos construir un árbol filogenético, es preciso consultar el registro fósil. Podemos buscar en los fósiles la primera aparición de caracteres morfológicos derivados para estimar los orígenes evolutivos de los clados que se distinguen por esos caracteres. La edad de un fósil que presente los caracteres derivados de un clado concreto puede determinarse por datación radiactiva (p. 160). En la Figura 27-1, p. 505, aparece un ejemplo de árbol filogenético construido mediante esta metodología.

También podemos utilizar datos de la bioquímica comparada para estimar las edades de diferentes linajes de un árbol filogenético. Algunas secuencias de DNA y proteínas muestran tasas de divergencia casi lineales a lo largo del tiempo evo-

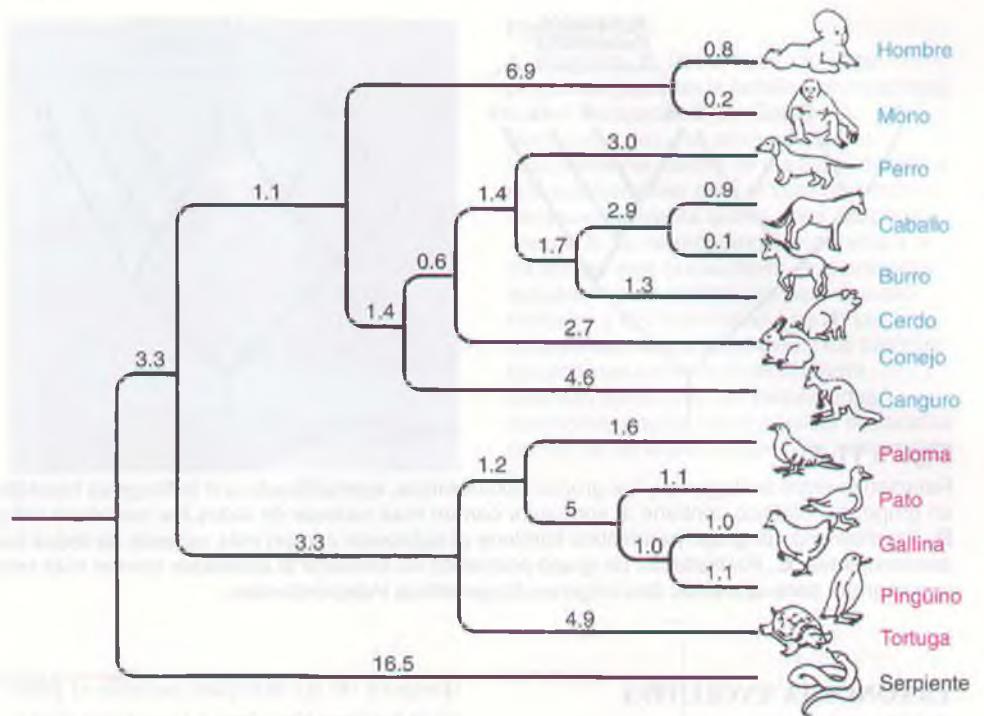


Figura 11-3

Árbol filogenético de algunos amniotas representativos basado en supuestas sustituciones de bases en el gen que contiene la información codificada para la proteína respiratoria citocromo c. Los números de las ramificaciones corresponden al número estimado de cambios mutacionales producidos en este gen a lo largo de la evolución de las distintas líneas.

lutivo. Por lo tanto, la edad del antecesor común más reciente de las dos especies es proporcional a las diferencias establecidas entre sus secuencias de proteína o DNA. Podemos calibrar la evolución de las secuencias de estos polímeros midiendo su divergencia en especies cuyo antecesor común más reciente se haya datado mediante el registro fósil. Podemos entonces utilizar estas moléculas para estimar las edades de otras ramificaciones del árbol filogenético.

TEORÍAS TAXONÓMICAS

Este tipo de teorías establecen los principios que rigen el reconocimiento y la jerarquización de grupos taxonómicos. Actualmente hay dos teorías taxonómicas populares o extendidas: (1) la taxonomía evolutiva tradicional, y (2) la sistemática filogenética (Cladística o Cladismo). Ambas están basadas en principios evolutivos. Sin embargo, vamos a ver cómo estas dos teorías difieren en la forma de utilización de los principios evolutivos. Estas diferencias tienen implicaciones importantes a la hora de investigar los procesos de la evolución.

La relación entre un grupo taxonómico y su correspondiente árbol filogenético o cladograma es importante para ambas teorías. Esta relación puede tomar tres formas: **monofiletismo**, **parafiletismo** y **polifiletismo** (Figura 11-4). Un taxón es monofilético si incluye al antecesor común más reciente del grupo y a todos los descendientes de tal antecesor (Figura 11-4A). Un taxón es parafiletico si contiene al antecesor común más reciente de un grupo y a algunos, pero no todos, de sus descendientes (Figura 11-4B). Un taxón es polifilético si no incluye al antecesor común más reciente de todos los miembros del grupo; esto significa que el grupo ha tenido al menos dos orígenes evolutivos independientes, lo que a su vez implica la evolución independiente de características similares (Figura 11-4C). Tanto la taxonomía evolutiva como el cladismo aceptan solamente taxones monofiléticos, excluyendo a los grupos polifiléticos de sus clasificaciones. Sin embargo, difieren en la aceptación de agrupaciones parafileticas, lo que tiene implicaciones evolutivas importantes.

* N. del T. La secuenciación de DNA fósil y su posterior manipulación genética es la idea básica que sirve de punto de partida a la novela *Parque jurásico*, de Michael Crichton, llevada al cine por S. Spielberg.

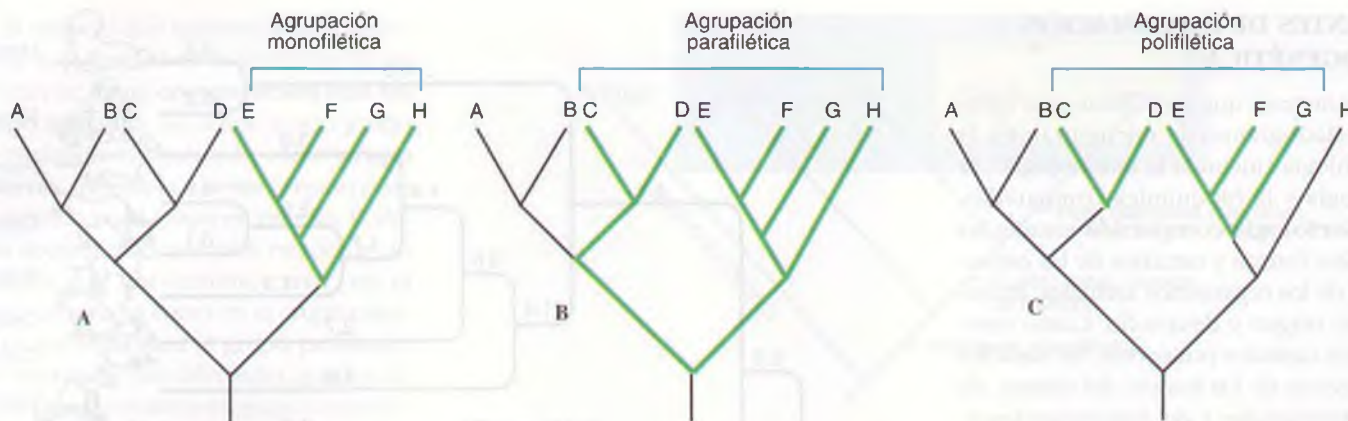


Figura 11-4

Relaciones entre la filogenia y los grupos taxonómicos, ejemplificada con la filogenia hipotética de ocho especies (A-H). **A, Monofiletismo:** un grupo monofilético contiene al antecesor común más reciente de todos los miembros del grupo y a todos sus descendientes. **B, Parafiletismo:** un grupo parafilético contiene al antecesor común más reciente de todos los miembros del grupo, pero no a todos sus descendientes. **C, Polifiletismo:** un grupo polifilético no contiene al antecesor común más reciente de todos sus miembros, lo que implica que el grupo tiene al menos dos orígenes filogenéticos independientes.

TAXONOMÍA EVOLUTIVA TRADICIONAL

La **taxonomía evolutiva** tradicional incorpora dos principios evolutivos diferentes para reconocer y jerarquizar taxones superiores: (1) la ascendencia común, y (2) la cantidad de adaptación evolutiva, como queda reflejado en un árbol filogenético. Los taxones deben tener un único origen evolutivo y deben mostrar características adaptativas exclusivas.

El paleontólogo especializado en mamíferos George Gaylord Simpson (Figura 11-5) desarrolló y formalizó la metodología de la taxonomía evolutiva. De acuerdo con Simpson, una determinada rama de un árbol evolutivo recibe la consideración de un taxón superior si representa una **zona adaptativa**. Simpson describe una zona adaptativa como «una reacción característica y una mutua relación entre el organismo y el entorno, un modo de vida y no un lugar donde se desarrolla la vida». Al introducir una nueva zona adaptativa mediante un cambio básico en la estructura del organismo, una población en evolución puede utilizar los recursos ambientales de forma completamente distinta.

Un taxón que representa una zona adaptativa concreta recibe el nombre de **grado**. Simpson cita el ejemplo de los pingüinos como una zona adaptativa bien delimitada entre las aves. El linaje ancestral inmediato a todos los pingüinos sufrió cambios fundamentales en la forma del

cuerpo y de las alas para permitir el paso de la locomoción aérea a la acuática (Figura 11-6). Las aves acuáticas que pueden volar tanto en el aire como bajo el agua ocupan de algún modo una posición intermedia en hábitat, morfología y conducta. Por supuesto, las obvias modificaciones de las alas y la forma corporal de los pingüinos para la natación representan un nuevo grado de organización. Por tanto, los pingüinos se reconocen como un taxón bien definido dentro de las aves, la fami-



Figura 11-5

George Gaylord Simpson (1902-1984), formulador de los principios de la taxonomía evolutiva.

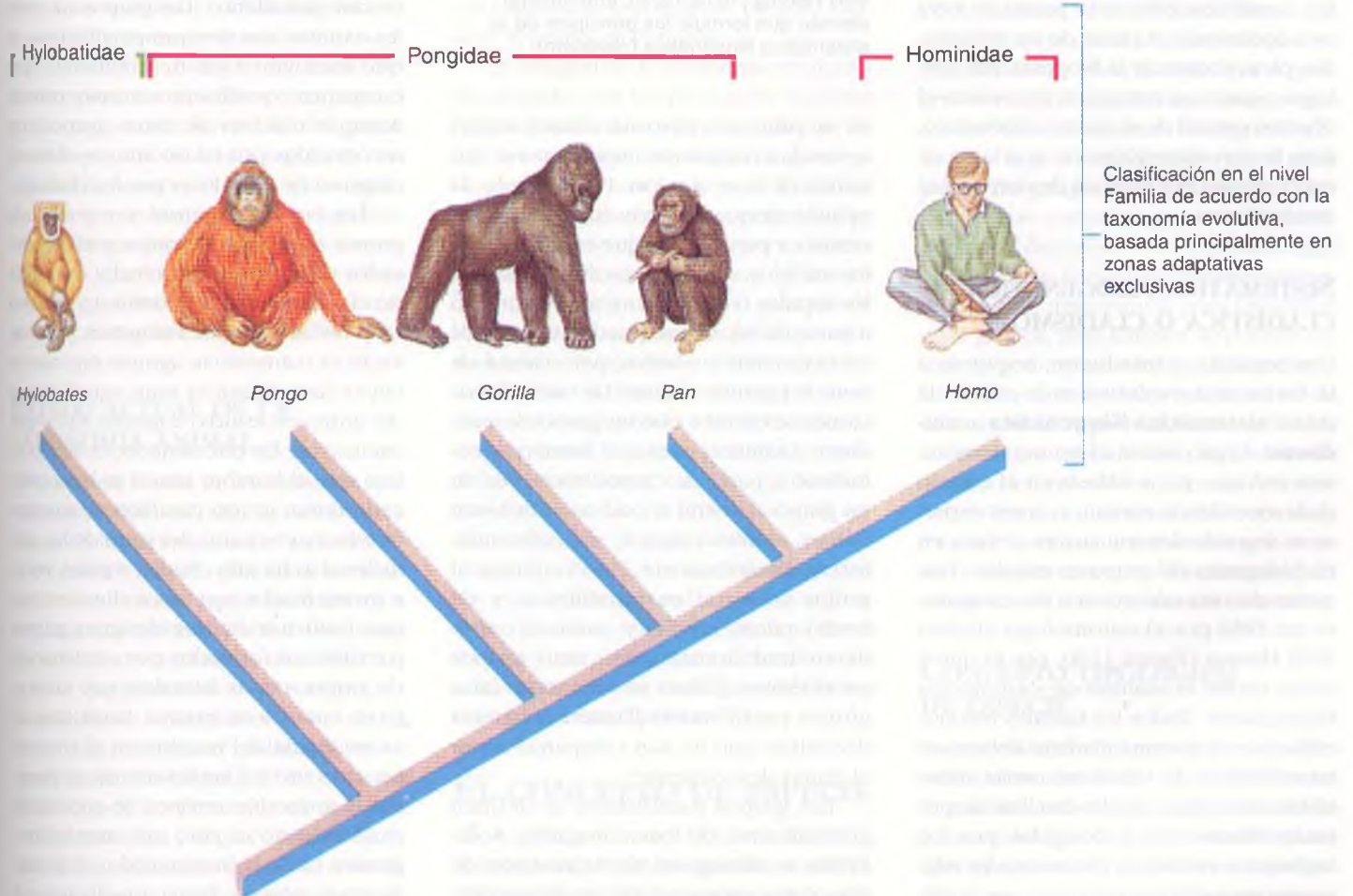
American Museum of Natural History, Neg. #334101

lia Spheniscidae. Cuanto más extensa sea la zona adaptativa ocupada por un grupo de organismos, mayor será el rango del taxón correspondiente.

Los taxones evolutivos pueden ser monofiléticos o parafiléticos. El reconocimiento de taxones parafiléticos requiere, sin embargo, la distorsión de los patrones de ascendencia común. Una clasificación según la taxonomía evolutiva de los primates antropoides constituye un buen ejemplo (Figura 11-7). Esta clasificación sitúa al hombre (género *Homo*) y sus inmediatos antecesores fósiles en la familia Hominidae, mientras que chimpancés (género *Pan*), gorilas (género *Gorilla*) y orangutanes (género *Pongo*) quedan ubicados en la familia Pongidae. Sin embargo, los géneros de póngidos *Pan* y *Gorilla* comparten con el hombre un antecesor común más reciente que con el restante género de póngidos, *Pongo*. Esto convierte a la familia Pongidae en parafilética, ya que no incluye al género humano, también descendiente del ancestro común de todos los póngidos (Figura 11-7). Los taxónomos evolutivos reconocen, no obstante, a los géneros de póngidos como un único grado, con nivel de familia, de primates herbívoros y arborícolas con capacidad mental limitada; en otras palabras, tienen la misma zona adaptativa con nivel de familia. El hombre es un primate omnívoro y terrestre con atributos mentales y culturales muy amplios, por lo que tiene una zona adaptativa propia con nivel de familia. Desgraciadamente, si queremos que


Figura 11-6

A, Pingüino. **B**, Petrel buceador. Los pingüinos (aves de la familia Spheniscidae) fueron reconocidos por George G. Simpson como una zona adaptativa independiente dentro de las aves, debido a sus adaptaciones para el vuelo submarino. Simpson mantenía que la zona adaptativa ancestral de los pingüinos se parecía a la de los petreles buceadores, que presentan adaptaciones combinadas para el vuelo terrestre y el subacuático. Las zonas adaptativas de los pingüinos y los petreles buceadores son lo suficientemente distintas como para ser reconocidas taxonómicamente como familias separadas dentro de un mismo orden (Ciconiiformes).


Figura 11-7

Filogenia y clasificación a nivel familia de los primates antropoides. La taxonomía evolutiva agrupa a los géneros *Gorilla*, *Pan* y *Pongo* en la familia parafilética Pongidae, ya que comparten la misma zona adaptativa o grado de organización. El hombre (género *Homo*) está filogenéticamente más cerca de *Gorilla* y *Pan* que cualquiera de ellos lo está de *Pongo*, pero el hombre queda situado en una familia independiente (*Hominidae*) porque representa un nuevo grado de organización. La taxonomía cladista exige que la familia Pongidae se divida en dos o tres taxones monofiléticos del nivel familia. Los gibones (género *Hylobates*) constituyen la familia monofilética Hylobatidae, reconocida tanto por las clasificaciones evolutivas como por las cladistas.

nuestros taxones constituyan zonas adaptativas, podemos comprometer la intención de presentar la ascendencia común como la vía taxonómica más directa.

Se ha desafiado a la taxonomía evolutiva tradicional desde dos posiciones opuestas. Una de ellas establece que, ya que puede ser muy difícil obtener o construir árboles filogenéticos, resulta poco práctico basar nuestro sistema taxonómico en la ascendencia común y la evolución adaptativa. Se nos dice que nuestra taxonomía debería basarse en algo más fácilmente medible, la semejanza general de los organismos, evaluada sin referencia o auxilio de la filogenia. Este principio se conoce como **taxonomía fenética**, que no ha tenido un fuerte impacto en la clasificación animal, y el interés de los científicos sobre este punto de vista está declinando. A pesar de las dificultades para reconstruir la filogenia, los zoólogos siguen manteniendo éste como el objetivo central de su trabajo sistemático, y no tienen intenciones de apartarse de esta finalidad por razones de simplicidad metodológica.

SISTEMÁTICA FILOGENÉTICA, CLADÍSTICA O CLADISMO

Una segunda, y más fuerte, respuesta a la taxonomía evolutiva es la conocida como **sistemática filogenética** o **cladismo**. Como indica el primer nombre, este enfoque pone énfasis en el criterio de la ascendencia común, y, como expresa su segunda denominación, se basa en el cladograma del grupo en estudio. Este punto de vista taxonómico fue propuesto en 1950 por el entomólogo alemán Willi Hennig (Figura 11-8), por lo que a veces recibe el nombre de «Sistemática Hennigiana». Todos los taxones reconocidos por el sistema cladista deben ser monofiléticos. Ya vimos más arriba cómo el reconocimiento de las familias de primates Homínidos y Pongídeos por los taxónomos evolutivos distorsiona las relaciones genealógicas para subrayar la singularidad adaptativa de los homínidos. Como el antecesor común más reciente de la parafilética familia de los Pongídeos es también el ancestro de los Homínidos, el reconocimiento de los Pongídeos es incompatible con la taxonomía cladista.

El desacuerdo sobre la validez de los grupos parafiléticos puede parecer trivial



Figura 11-8

Willi Hennig (1913-1976), entomólogo alemán que formuló los principios de la sistemática filogenética (cladismo).

en un principio, pero sus consecuencias se revelan claramente importantes si tratamos de la evolución. Por ejemplo, la opinión de que los peces fueron los antecesores a partir de los que evolucionaron los anfibios, que las aves descienden de los reptiles o que el hombre evolucionó a partir de los simios, puede proceder de un taxónomo evolutivo, pero carece de sentido para un cladista. De tales afirmaciones se deduce que un grupo descendiente (anfibios, aves o el hombre) evolucionó a partir de ciertos miembros de un grupo ancestral al cual no pertenecen (peces, reptiles y simios, respectivamente). Automáticamente, esto convierte al grupo ancestral en parafilético, y de hecho, peces, reptiles y simios se consideran tradicionalmente como grupos parafiléticos. ¿Cómo se reconocen tales grupos parafiléticos? ¿Tienen caracteres distintivos que no son compartidos por el grupo descendiente?

Los grupos parafiléticos se definen generalmente de forma negativa. Solamente se distinguen por la ausencia de caracteres presentes en un grupo descendiente, ya que cualquier rasgo compartido con su antecesor común estará también presente en sus descendientes (a menos que se haya perdido secundariamente). Por ejemplo, los simios son los primates superiores que no son humanos. De igual forma, los peces son aquellos vertebrados que carecen de las caracte-

rísticas propias de los tetrápodos (anfibios y amniotas). ¿Qué significa entonces decir que el hombre evolucionó a partir de los simios? Para un taxónomo evolutivo, los simios y el hombre constituyen diferentes zonas adaptativas o grados de organización: afirmar que el hombre procede de los simios significa que organismos bípedos, sin cola y con gran capacidad cerebral evolucionaron a partir de organismos arborícolas, con cola y de menor capacidad craneana. Sin embargo, para un cladista, la misma frase viene a decir esencialmente que el hombre evolucionó a partir de «algo que no lo es», lo que constituye una afirmación trivial que no aporta información útil. Lo mismo sucederá, para un cladista, siempre que se intente derivar un grupo monofilético de otro parafilético. Los grupos ancestrales extintos son siempre parafiléticos, ya que excluyen a los descendientes que comparten con ellos un antecesor común. Aunque muchos de estos grupos son reconocidos por taxónomos evolutivos, ninguno de ellos lo es por los cladistas.

Los zoólogos construyen a menudo grupos parafiléticos porque están interesados en un grupo terminal y monofilético (por ejemplo, el hombre) y quieren respuestas sobre sus orígenes. Muchas veces es conveniente agrupar organismos cuyas características sean equidistantes del grupo en estudio e ignorar sus rasgos exclusivos. En este sentido, es significativo que el hombre nunca se haya colocado en un grupo parafilético, mientras que la mayor parte del resto de los animales sí lo ha sido. Simios, reptiles, peces e invertebrados son todos ellos términos que tradicionalmente designan grupos parafiléticos formados por combinación de varias «ramas laterales» que salen al paso cuando se rastrea hacia atrás la ascendencia del hombre en el árbol de los seres vivos. Una taxonomía así puede dar la impresión errónea de que toda la evolución no es sino una marcha progresiva hacia la humanidad o, si se trata de otros grupos, hacia aquella especie que el hombre designa como «la más avanzada». Esta forma de pensar es una reliquia de concepciones predarwinianas, que concebían una escala lineal en la naturaleza, con la criaturas «simples» en la base y el hombre en la cima, solamente por debajo de los ángeles. Sin embargo, la teoría de Darwin de la ascendencia

común nos demuestra que la evolución tiene una estructura ramificada, sin escalas lineales en las que aumenta la perfección a lo largo de una sola rama. Cada ramificación presentará su propia mezcla de rasgos ancestrales y derivados. En el cladismo, este punto de vista está reforzado mediante el reconocimiento de taxones únicamente por sus caracteres exclusivos, y no porque carezcan de los rasgos propios de otros grupos.

Afortunadamente, hay una forma adecuada para expresar la ascendencia común de grupos sin construir taxones parafiléticos, y es encontrar lo que se denomina el **grupo hermano** o **taxón hermano** del taxón en estudio. Dos taxones monofiléticos diferentes se consideran grupos hermanos si comparten entre sí un antecesor común más reciente que el que tengan en común con cualquier otro taxón. El taxón hermano del hombre parece ser el chimpancé, con el gorila como taxón hermano del grupo formado por ambos. Los orangutanes son el grupo hermano del clado que contiene a la especie humana, a los chimpancés y a los gorilas, y los gibones constituyen el grupo hermano del clado formado por orangutanes, chimpancés, gorilas y el hombre (Figura 11-7).

ESTADO ACTUAL DE LA TAXONOMÍA ANIMAL

La taxonomía formal de los animales que utilizamos hoy en día se estableció siguiendo los principios de la sistemática evolutiva y ha sido parcialmente revisada recientemente según los principios cladistas. La aplicación del cladismo tiene el efecto inicial de recolocar los grupos parafiléticos con subgrupos monofiléticos, aunque el resto de la taxonomía permanece inalterada en su mayor parte. Sin embargo, una revisión exhaustiva de la taxonomía de acuerdo con los principios y reglas cladistas haría necesarios profundos cambios, uno de los cuales sería, casi con total seguridad, el abandono de los rangos de Linneo. En nuestra revisión taxonómica, debemos utilizar en lo posible taxones monofiléticos y, por tanto, acordes con los criterios tanto de la taxonomía evolutiva como de la cladista. No obstante, continuaremos usando los rangos linneanos. En ciertos casos en los que taxones comúnmente

reconocidos sean claramente parafiléticos, haremos notar este hecho y sugeriremos esquemas taxonómicos alternativos que contengan exclusivamente taxones monofiléticos.

Al estudiar los patrones de ascendencia, debemos evitar expresiones del tipo «los mamíferos descienden de los reptiles», que suponen parailetismo, y en su lugar especificar las pertinentes relaciones de taxones hermanos. También debemos evitar el calificar a grupos animales como primitivos, avanzados, especializados o indiferenciados. Esto es importante porque todos los grupos de animales poseen combinaciones de caracteres primitivos, avanzados, especializados o indiferenciados; es mejor utilizar tales términos para describir características específicas o concretas, no para calificar al grupo en conjunto.

La revisión de la taxonomía evolutiva de acuerdo con los principios cladistas puede producir confusión. Además de nuevos nombres taxonómicos, vemos a las denominaciones que ya conocemos pero utilizadas de forma extraña. Por ejemplo, el uso cladista de «peces óseos» incluye a anfibios y amniotas (y dentro de éstos, aves y mamíferos) además de los animales acuáticos con aletas que normalmente conocemos como «peces». Cuando un cladista se refiere a los «reptiles», está incluyendo a las aves además de serpientes, lagartos, tortugas y cocodrilos; sin embargo, excluye algunas formas fósiles, como los sinápsidos, que tradicionalmente se consideraban reptiles (Capítulos 29-31). Los taxónomos deben ser especialmente cuidadosos al utilizar estos términos, relativamente familiares, y especificar si se están refiriendo a los taxones evolutivos tradicionales o a los nuevos taxones cladistas.

EL CONCEPTO DE ESPECIE

En su discusión del libro de Darwin, *Sobre el origen de las especies*, en 1859, Thomas Henry Huxley se preguntaba: «En primer lugar, ¿qué es una especie? La pregunta es simple, pero la respuesta correcta es difícil de encontrar, incluso si recurrimos a aquellos con más conocimientos sobre el particular.» Hemos utilizado hasta aquí el término «especie» como si tuviera un significado simple y nada ambiguo, pero desafortunadamente, el comentario

de Huxley es tan vigente hoy como lo era hace 130 años. Nuestra idea de la especie se ha hecho más sofisticada, pero la diversidad de conceptos y las diferencias y desacuerdos que rodean su uso son tan evidentes hoy como lo eran en tiempos de Darwin.

CRITERIOS PARA EL RECONOCIMIENTO DE ESPECIES

A pesar de las diferencias, muy extendidas, sobre la naturaleza de la especie, los biólogos hacen repetida referencia a ciertos criterios importantes para identificarlas. En primer lugar, el criterio de la **ascendencia común** es el núcleo de casi todos los conceptos modernos de especie. Los miembros de una especie deben poder rastrear su ascendencia hasta una población ancestral común, aunque no necesariamente hasta un único par de progenitores; esto significa que las especies son entidades históricas. Un segundo criterio es que la especie debe ser el **más pequeño grupo distinguible** de organismos que compartan patrones de ascendencia y descendencia. Los caracteres morfológicos han tenido tradicionalmente una gran importancia para identificar estos grupos, pero también se pueden utilizar rasgos cromosómicos y moleculares. Un tercer criterio importante es el de **comunidad reproductora**, aplicable solamente a animales con reproducción sexual; los miembros de una especie deben formar una comunidad reproductora que excluya a los miembros de otras especies. Este criterio es fundamental para muchos conceptos modernos de especie.

CONCEPTO TIPOLOGICO DE ESPECIE

Antes de Darwin, las especies se consideraban como entidades independientes e inmutables; presentaban características fijas y esenciales (generalmente morfológicas) que representaban un patrón o arquetipo de origen divino. Esta práctica constituye el **concepto tipológico** (o **morfológico**) **de especie**. Los científicos reconocían las especies formalmente mediante la designación de un **ejemplar tipo**, debidamente etiquetado y depositado en un museo para representar la forma o morfología ideal de la especie (Figura 11-9). Cuando un científico obtenía ejemplares adicionales y que-



Figura 11-9

Ejemplares de aves en la Smithsonian Institution (Washington D.C.), algunos de los cuales fueron capturados originalmente por John J. Audubon, Theodore Roosevelt, John Gould, y Charles Darwin.

ría asignarles su especie correspondiente, consultaba los ejemplares tipo de las especies ya descritas; si los nuevos ejemplares poseían las características esenciales de un determinado ejemplar tipo, se les asignaba esa especie. Las diferencias menores se consideraban como imperfecciones accidentales, mientras que si existían importantes variaciones con respecto a los tipos conocidos, el científico podía optar por describir una nueva especie, designando su propio ejemplar tipo. De esta forma, el mundo vivo quedaba clasificado en especies.

Los evolucionistas descartaron el concepto tipológico de especie, aunque algunas tradiciones todavía persisten. Los científicos aún nombran especies mediante la descripción de ejemplares tipo depositados en los museos. Igualmente, la morfología del organismo es todavía importante para reconocer las especies; sin embargo, las especies ya no se consideran como clases definidas por la posesión de ciertos caracteres morfológicos. La base del concepto evolutivo del mundo es que las especies son entidades históricas cuyas propiedades están siempre sujetas a cambios. La variedad que se observa entre los organismos de una misma especie no es el resultado de manifestaciones más o menos imperfectas de un «tipo» eterno; el tipo en sí no es sino una abstracción, extraída de la variación, real e importante, presente en la especie. En el mejor de los casos, el tipo corresponde a una forma media, en el sentido estadístico, que cambiará conforme la selección natural vaya actuando sobre la

variedad de la especie a lo largo del tiempo. El ejemplar tipo sirve únicamente como guía de los rasgos morfológicos generales que podemos esperar encontrar en esa especie tal como la conocemos hoy en día.

La persona que describe por primera vez un ejemplar tipo y publica el nombre de una especie se denomina «autoridad». El nombre de esta persona y la fecha de publicación se escriben muy frecuentemente a continuación del nombre de la especie. Así, *Didelphis marsupialis* Linnaeus, 1758, nos indica que Linneo fue la primera persona en publicar el nombre de la zarigüeya. La cita de la autoridad no es parte del nombre científico, sino que más bien constituye una referencia bibliográfica abreviada. A veces, el estatus genérico de una especie se revisa con posterioridad a su descripción inicial; en tal caso, el nombre de la autoridad aparece entre paréntesis.

CONCEPTO BIOLÓGICO DE ESPECIE

El concepto de especie inspirado en la teoría evolutiva de Darwin que se ha extendido más en la actualidad es el **concepto biológico de especie**, formulado por Theodosius Dobzhansky y Ernst Mayr. Este concepto tomó cuerpo durante las décadas de 1930 y 1940, en un período de síntesis evolutiva a partir de ideas anteriores, y ha sido perfeccionado y retocado varias veces desde entonces. En 1983,

Mayr estableció el concepto biológico de especie como sigue: «Una especie es una comunidad reproductora de poblaciones (aislada de otras desde el punto de vista de la reproducción) que ocupa un nicho específico en la naturaleza.» Hay que subrayar que aquí la especie se identifica de acuerdo con las propiedades reproductoras de las poblaciones y no según caracteres específicos del organismo. La especie es una **población reproductora** de individuos que tienen una ascendencia común y comparten caracteres de variación gradual. El estudio de la variedad poblacional en cuanto a morfología, estructura cromosómica y rasgos genéticos moleculares será de gran ayuda para evaluar los límites de las poblaciones reproductoras en la naturaleza. El criterio del «nicho» (Capítulo 40) reconoce que los miembros de una comunidad reproductora tengan también propiedades ecológicas comunes. Ya que una comunidad reproductora debe mantener cohesión genética, podemos esperar que la variación entre los organismos sea relativamente suave y continua dentro de cada especie y discontinua o brusca entre especies distintas. Aunque la especie biológica se basa en las propiedades reproductoras de las poblaciones antes que en caracteres morfológicos, no obstante la morfología puede ayudarnos a distinguir especies. A veces, la categoría de especie debe evaluarse directamente, mediante cruzamientos experimentales. Sin embargo, esto sólo es practicable en una minoría de los casos, y nuestras decisiones sobre la asignación de especies se llevan a cabo generalmente mediante el estudio de la variación de los caracteres. La variación en los caracteres moleculares es muy útil para identificar fronteras geográficas de comunidades reproductoras. Los estudios moleculares han revelado la presencia de **especies hermanas** o crípticas (p. 167) que son de morfología demasiado semejante como para distinguirlas como especies independientes basándose sólo en rasgos morfológicos.

ALTERNATIVAS AL CONCEPTO BIOLÓGICO DE ESPECIE

Este concepto biológico ha sido fuertemente criticado. Para comprender por qué, debemos recordar varios hechos importantes sobre la especie. En primer lugar,

la especie tiene dimensiones en el espacio y en el tiempo, lo que normalmente crea problemas a la hora de determinar límites concretos entre especies distintas. En segundo lugar, consideramos a la especie como una unidad evolutiva y a la vez como un rango de la jerarquía taxonómica; a veces se producen importantes conflictos entre estos dos papeles, como veremos más adelante. Un tercer problema es que, de acuerdo con el concepto biológico de especie, la especie no existe en grupos de organismos que se reproducen sólo asexualmente. De cualquier forma, es práctica común en sistemática describir especies en todos los grupos de organismos, independientemente de su forma de reproducción, sexual o asexual.

La especie en el espacio y en el tiempo

Cualquier especie tiene una distribución espacial, que se conoce como su **rango geográfico**, y una distribución temporal, denominada **duración evolutiva**. Las especies difieren mucho entre sí con respecto a ambos conceptos. Las especies con rangos geográficos muy amplios o distribuidas por todo el globo se denominan **cosmopolitas**, mientras que las que presentan una distribución geográfica muy reducida reciben el calificativo de **endémicas**. Si una especie está restringida a un área muy pequeña en el espacio y en el tiempo, tendremos escasos problemas para reconocerla, y cualquier concepto de especie nos llevará a parecidas conclusiones. De hecho, tenemos pocas dificultades para distinguir las diferentes especies de animales que podemos encontrar en nuestros parques y bosques locales. Sin embargo, si comparamos las poblaciones locales de cada especie con otras situadas a miles de kilómetros, similares a ellas pero no idénticas, puede resultar difícil determinar si constituyen una única especie o bien dos diferentes (Figura 11-10).

A lo largo de la duración evolutiva de una especie, su rango geográfico puede cambiar varias veces. Un rango geográfico puede ser tanto continuo como disjunto; en este último caso, existen áreas en el rango en las que la especie no está presente. Supongamos que encontramos dos poblaciones similares pero no idénticas que viven a 500 kilómetros una de otra, sin que existan entre ellas poblaciones relacionadas. ¿Nos encontramos ante una única

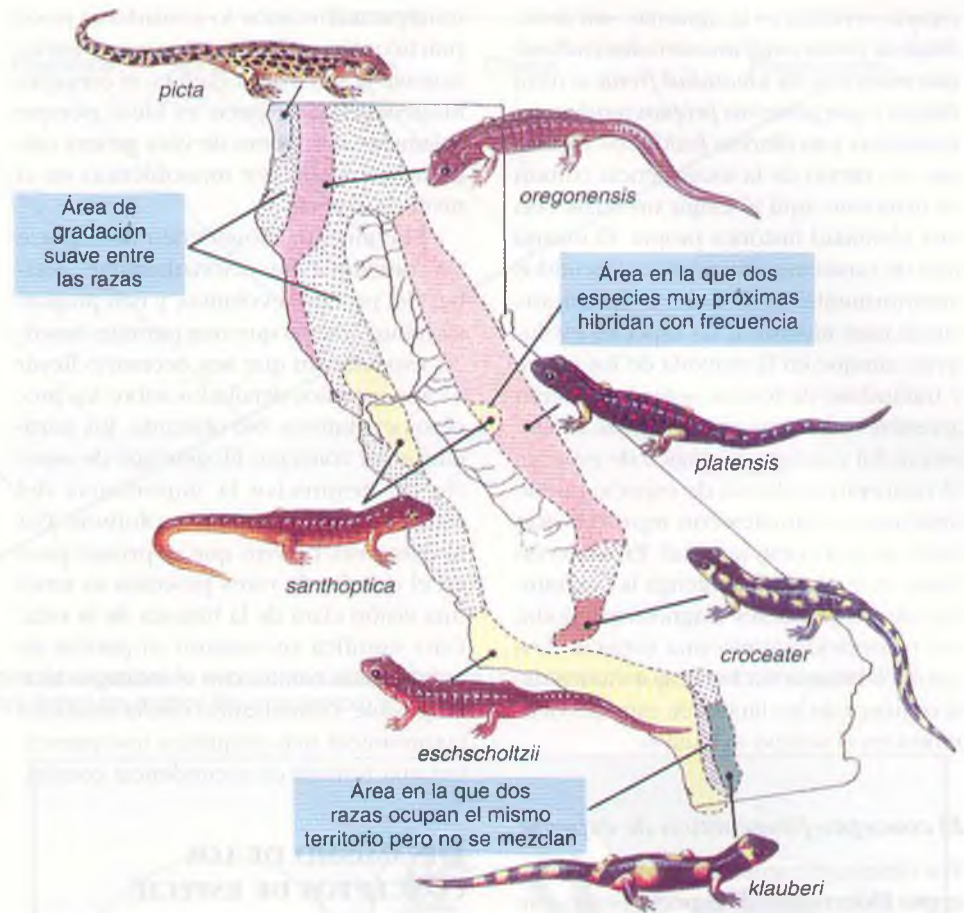


Figura 11-10

Variación geográfica de los patrones de color en las salamandras del género *Ensatina*. La categoría de especies de estas poblaciones ha confundido a los taxónomos durante generaciones, y continúa haciéndolo. Actualmente, se reconoce una sola especie (*Ensatina eschscholtzii*) dividida en subespecies, como aparece en la figura. La hibridación es evidente entre las poblaciones más cercanas, pero estudios sobre variaciones proteicas muestran una gran cantidad de divergencias genéticas entre las distintas poblaciones. Además, las poblaciones de las subespecies *eschscholtzii* y *klauberi* se solapan sin mezclarse.

especie con distribución disjunta o bien se trata de especies diferentes aunque muy próximas? Supongamos que estas poblaciones han estado separadas históricamente desde hace 50 000 años. ¿Es este tiempo suficiente como para haber desarrollado comunidades reproductoras independientes o todavía podemos seguir considerando una sola comunidad desde el punto de vista de la reproducción? Las respuestas a tales interrogantes no son precisamente fáciles de encontrar. Muchas de las discrepancias sobre los distintos conceptos de especie están relacionadas con la resolución de estos problemas.

El concepto evolutivo de especie

La dimensión temporal descrita más arriba plantea problemas obvios al concepto

biológico de especie. ¿Cómo podemos asignar ejemplares fósiles a especies actuales? Si seguimos una estirpe hacia atrás en el tiempo ¿hasta dónde podemos ir antes de encontrar el límite de la especie? Si pudiéramos seguir una línea genealógica ininterrumpida en el tiempo hasta el punto en el que dos especies hermanas convergen en su antecesor común, deberíamos haber cruzado en algún punto al menos un límite específico. Sin embargo, sería muy difícil decidir dónde trazar una frontera precisa entre las dos especies.

Para enfrentarse a este problema, Simpson propuso en la década de 1940 el **concepto evolutivo de especie**, al añadir una dimensión evolutiva temporal al concepto biológico de especie. Este concepto persiste hoy en día en una versión modificada. Una definición actual de la

especie evolutiva es la siguiente: «*un único linaje de poblaciones ancestro-descendiente que mantiene su identidad frente a otros linajes y que posee sus propias tendencias evolutivas y su destino histórico*». Nótese que el criterio de la ascendencia común se mantiene aquí al exigir un linaje con una identidad histórica propia. El mismo tipo de caracteres diagnósticos discutidos anteriormente (p. 210) serán de importancia para identificar las especies evolutivas, aunque en la mayoría de los casos, y tratándose de fósiles, solamente serán accesibles caracteres morfológicos. A diferencia del concepto biológico de especie, el concepto evolutivo de especie puede aplicarse a animales con reproducción tanto sexual como asexual. En tanto un linaje en evolución mantenga la continuidad de sus caracteres diagnósticos, podrá ser reconocido como una especie. Los cambios bruscos en los rasgos característicos marcarán los límites de especies diferentes en el tiempo evolutivo.

El concepto filogenético de especie

Por último, presentaremos aquí el **concepto filogenético de especie**. Según este concepto, la especie se define como *un grupo irreducible (basal) de organismos, diagnósticamente distinguible de otros grupos semejantes y dentro del cual existe un patrón parental de ascendencia y descendencia*. Este concepto pone énfasis en el criterio de la ascendencia común, y cubre tanto a los grupos de reproducción sexual como a los de reproducción asexual.

La especie filogenética es una unidad estrictamente monofilética. La principal diferencia en la práctica entre los conceptos de especie evolutiva y especie filogenética es que este último hace hincapié en el reconocimiento como especie independiente de los más pequeños grupos de organismos que hayan experimentado un cambio evolutivo. El concepto evolutivo de especie agruparía en una única especie a poblaciones geográficamente disjuntas que muestren ciertas divergencias genéticas pero que se juzguen similares en cuanto a sus «tendencias evolutivas». Por el contrario, el concepto filogenético de especie las consideraría especies distintas. En general, se describiría un mayor número de especies utilizando el concepto filogenético de especie que usando cualquier otro, por lo que

muchos taxónomos lo consideran poco práctico. Sin embargo, si se sigue estrictamente la sistemática cladista, el concepto filogenético de especie es ideal, porque solamente este punto de vista genera unidades estrictamente monofiléticas en el nivel de especie.

El concepto filogenético de especie no contempla, intencionadamente, detalles del proceso evolutivo, y nos proporciona un criterio que nos permite describir especies sin que sea necesario llevar a cabo estudios detallados sobre los procesos evolutivos. No obstante, los partidarios del concepto filogenético de especie no desprecian la importancia del estudio de los procesos evolutivos. Por el contrario, opinan que el primer paso en el estudio de estos procesos es tener una visión clara de la historia de la vida. Esto significa reconstruir el patrón de ascendencia común con el máximo detalle posible, comenzando con la unidades taxonómicas más pequeñas que presenten una historia de ascendencia común.

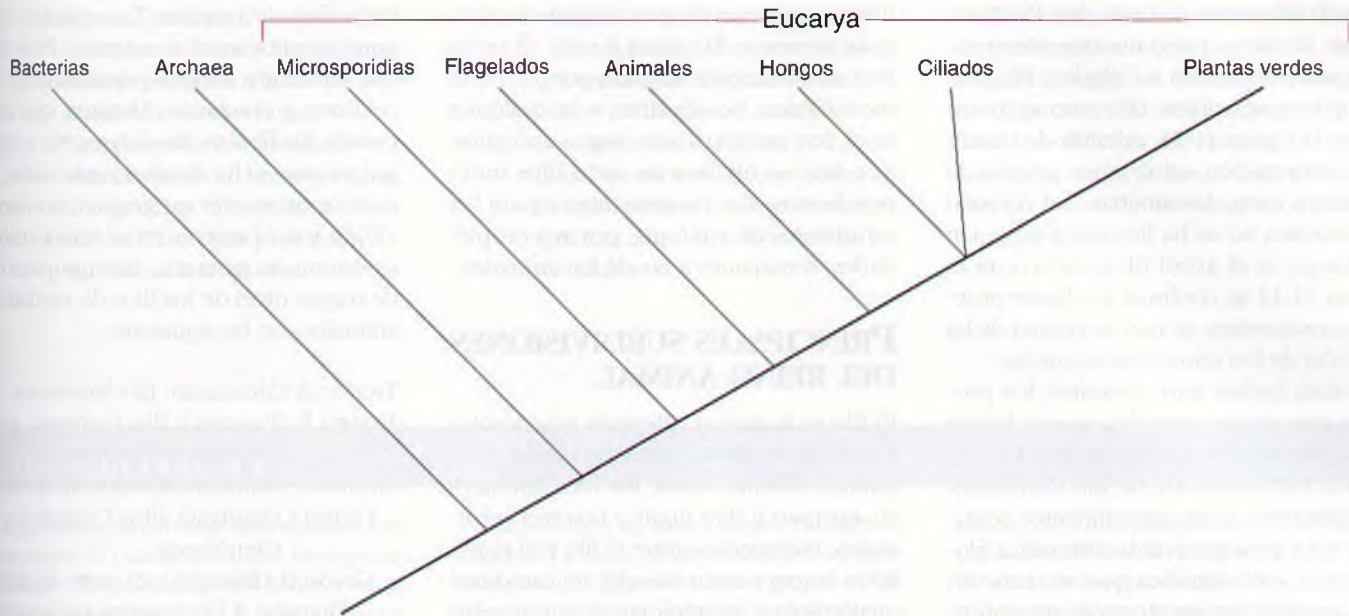
DINAMISMO DE LOS CONCEPTOS DE ESPECIE

Las actuales discrepancias entre los distintos conceptos de especie no deben desanimar a nadie. Allí donde un campo de investigación científica entre en una fase de crecimiento dinámico, los viejos conceptos deben revisarse para ser perfeccionados o, en su caso, remplazados por otros nuevos y más avanzados. El activo debate que se mantiene dentro de la sistemática demuestra que ésta ha adquirido una importancia sin precedentes en la biología. Al igual que la época de Thomas Henry Huxley fue un tiempo de grandes avances para la biología, hoy en día estamos viviendo un proceso semejante. Ambos periodos están marcados por reconsideraciones fundamentales del concepto de especie. No podemos predecir qué concepto de especie será el que predomine dentro de diez años, ni siquiera si alguno de los defendidos actualmente tendrá todavía vigencia. Sin embargo, las discrepancias entre los conceptos actuales nos conducen indefectiblemente al futuro. Para los que se asoman al estudio de la zoología, la comprensión de los puntos de vista conflictivos es mucho más importante que aprender y adoptar un único concepto de especie.

PRINCIPALES DIVISIONES DE LA VIDA

Desde los tiempos de Aristóteles hasta finales del s. XIX era costumbre asignar cada organismo vivo a uno de los reinos animal o vegetal. Sin embargo, el sistema de los dos reinos planteaba problemas. Aunque era fácil calificar a organismos fotosintéticos y con raíces, como árboles, plantas con flores, musgos y líquenes como vegetales, y situar a organismos móviles que capturan su propio alimento, como gusanos, peces y mamíferos, entre los animales, los organismos unicelulares presentaban dificultades (Capítulo 1). Algunas formas eran reclamadas tanto por los botánicos para el reino vegetal como por los zoólogos para el animal. El ejemplo típico lo constituye *Euglena* (p. 225), que es móvil, como los animales, pero posee clorofila y realiza la fotosíntesis, como las plantas. Otros grupos, como las bacterias, se asignaban de forma aún más arbitraria al reino vegetal.

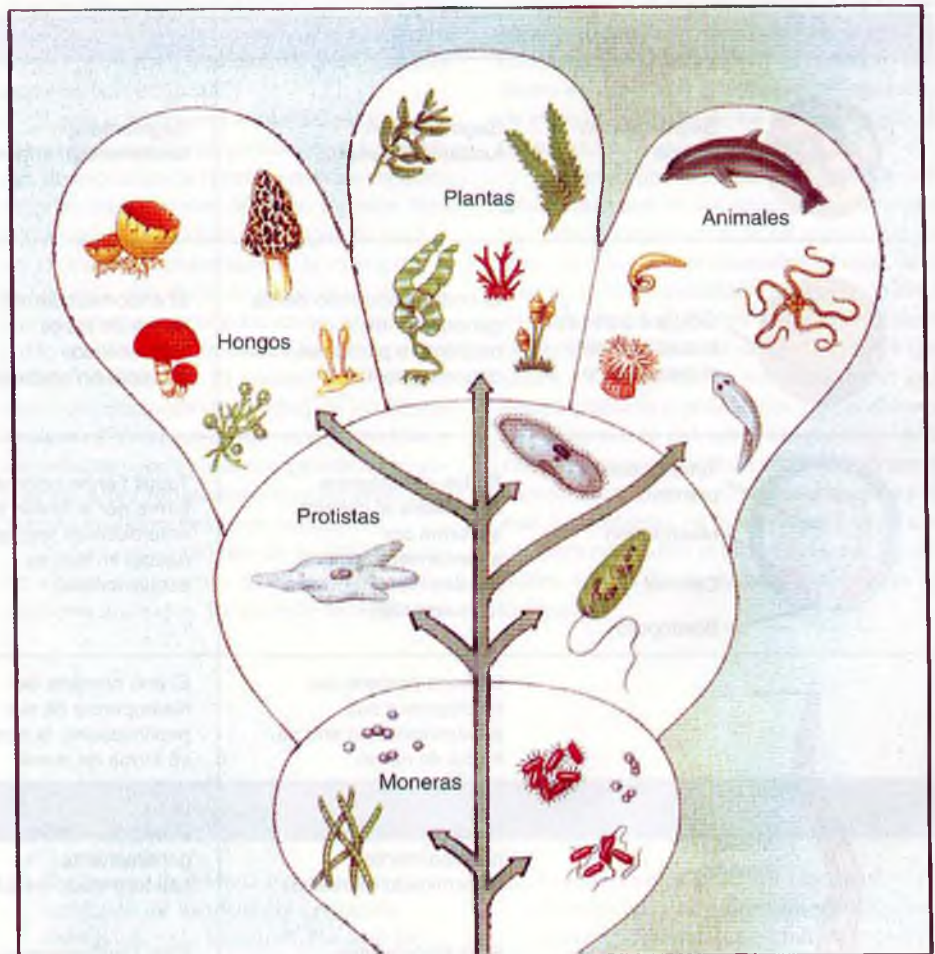
Se propusieron varios sistemas alternativos para resolver el problema de clasificación de los organismos unicelulares. En 1866 Haeckel creó el nuevo reino Protista para incluir a todos los organismos unicelulares. En un principio, las bacterias y las cianofíceas (algas verdeazuladas), formas que carecen de núcleo rodeado por una membrana, se incluyeron junto con organismos unicelulares nucleados. Finalmente, se reconocieron las importantes diferencias entre las bacterias y cianofíceas, anucleadas (procariontes) y el resto de los organismos, cuyas células tienen núcleos rodeados por membranas (eucariontes). En 1969, R. Whittaker propuso un sistema de cinco reinos que incorporaba la distinción básica procariontes-eucariontes. El reino Monera incluía a los procariontes. El reino Protista contenía a los organismos eucariontes unicelulares (protozoos y algas eucariontes unicelulares). Los organismos pluricelulares se dividieron en tres reinos de acuerdo con su modo de nutrición y otras diferencias de organización fundamentales. Los organismos multicelulares fotosintéticos, es decir, las plantas superiores y las algas multicelulares, se reunieron en el reino Plantae. El reino Fungi abarcaba a hongos, levaduras y mohos, que obtienen su alimento por absorción. Los invertebrados (excepto los protozoos)


Figura 11-11

Relaciones evolutivas entre los principales grupos de organismos vivos, deducidas a partir de comparaciones entre secuencias de RNA ribosomal. Todavía no hay datos disponibles para todos los grupos de organismos.

y los vertebrados constituían el reino Animalia. La mayoría de estas formas ingieren su alimento y lo digieren internamente, aunque algunas formas parásitas se nutren por absorción.

Todos estos sistemas se erigieron sin ningún tipo de referencia a las relaciones filogenéticas necesarias para construir taxonomías evolutivas o cladistas. Los sucesos evolutivos más antiguos en la historia de la vida han permanecido oscuros, porque las distintas formas de vida comparten muy pocos caracteres que se puedan comparar para reconstruir la filogenia. Sin embargo, y recientemente, se ha propuesto una clasificación cladista de todas las formas de vida, basada en información filogenética obtenida a partir de datos moleculares (la secuencia de nucleótidos del RNA ribosomal, Figura 11-11). De acuerdo con este árbol, Woese, Kandler y Wheelis (1990) reconocen tres dominios monofiléticos por encima del nivel del reino: Eucarya (todos los eucariontes), Bacteria (las bacterias verdaderas) y Archaea (otros procariontes, separados de las bacterias por la estructura de la membrana y la secuencia de RNA ribosomal). Estos autores no dividen los Eucarya en reinos, ya que si bien se pueden respetar los reinos de Whittaker, Plantae, Animalia y Fungi, los Protistas resultan ser un grupo parafilético (Figura 11-12). Si queremos mantener


Figura 11-12

La clasificación de los cinco reinos, según Whittaker, superpuesta a un árbol filogenético que muestra representantes actuales de dichos reinos. Véase que los reinos Monera y Protista constituyen grupos parafiléticos, y por lo tanto, son inaceptables para la sistemática cladista.

una clasificación cladista, los Protistas deben dividirse, y reconocerse como reinos independientes a Ciliados, Flagelados y Microsporidios, tal como se muestra en la Figura 11-11, además de buscar más información sobre otros grupos de protistas, como las amebas. Tal revisión taxonómica no se ha llevado a cabo; sin embargo, si el árbol filogenético de la Figura 11-11 se confirma mediante pruebas convincentes, se hará necesaria dicha revisión de los reinos taxonómicos.

Hasta fechas muy recientes, los protistas con rasgos animales se estudiaban tradicionalmente en cursos de zoología, bajo la denominación de filo Protozoos. Atendiéndonos a los conocimientos actuales y a los principios de la sistemática filogenética, esto significa que se cometen dos errores; los «protozoos» no son ni animales ni constituyen un taxón mono-

filético válido en ningún nivel de la jerarquía linneana. De igual forma, el reino Protista es también inválido porque no es monofilético. No obstante, y en cualquier caso, los protistas con rasgos animales, que hoy se dividen en siete filos independientes, son de gran interés para los estudiantes de zoología, por sus propiedades, semejantes a las de los animales.

PRINCIPALES SUBDIVISIONES DEL REINO ANIMAL


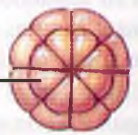


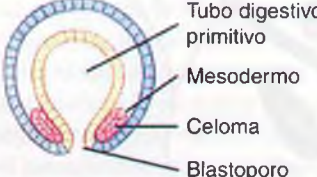
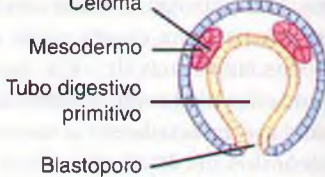
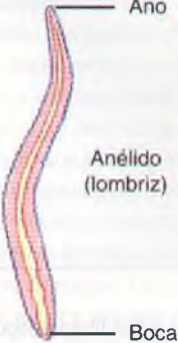
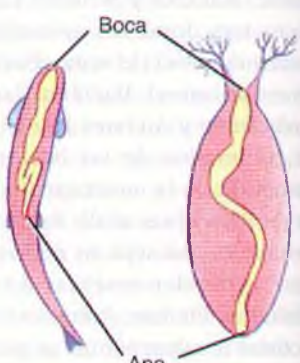
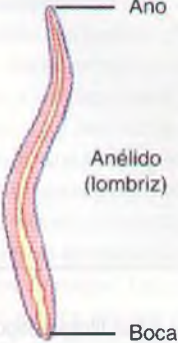
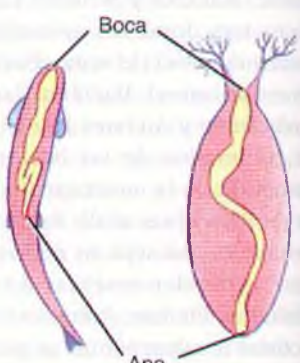
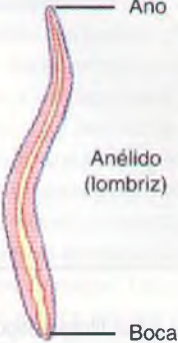
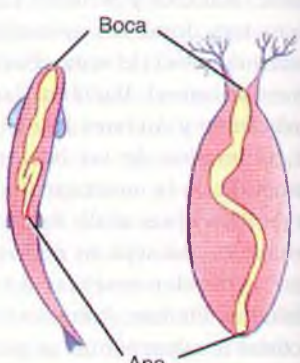
El filo es la mayor categoría taxonómica formal de la clasificación linneana del reino animal. Muchas veces, los filos animales se agrupan y dan lugar a taxones informales, intermedios entre el filo y el reino. Estos taxones están basados en caracteres anatómicos y embriológicos, que revelan las afinidades filogenéticas entre los dis-

tintos filos de animales. Los zoólogos antiguos reconocieron el subreino Protozoa, que contiene a los filos primariamente unicelulares, y el subreino Metazoa, que comprende los filos multicelulares. Sin embargo, y como se ha detallado más arriba, los protozoos no son un grupo taxonómico válido y no pertenecen al reino animal, sinónimo de metazoa. Las agrupaciones de mayor nivel de los filos de verdaderos animales son las siguientes:

- Tronco A (Mesozoa): filo Mesozoos.
- Tronco B (Parazoa): filo Poríferos, las esponjas, y filo Placozoa.
- Tronco C (Eumetazoa): el resto de filos.
 - Grado I (Radiata): filos Cnidarios y Ctenóforos.
 - Grado II (Bilateria): el resto de filos.
 - División A (Protostomia): caracteres en la Figura 11-13.

Figura 11-13

Criterios básicos para distinguir entre las divisiones de los animales bilaterales.

PROTÓSTOMOS		DEUTERÓSTOMOS	
	Segmentación espiral		Segmentación fundamentalmente radial
	Célula a partir de la cual derivará el mesodermo		El endomesodermo se forma por evaginaciones a partir del tubo digestivo primitivo
	En los protóstomos celomados el celoma se forma por ahuecamientos en bandas mesodérmicas (esquizocelia)		Todos tienen celoma, que se forma por la fusión de sacos enterocélicos (excepto en cordados, en que es esquizocélico)
	La boca procede del blastoporo o sus proximidades; el ano se forma de nuevo		El ano procede del blastoporo o de sus proximidades; la boca se forma de nuevo
	Desarrollo embrionario principalmente determinado (mosaico)		Desarrollo embrionario generalmente indeterminado (regulativo)
	Filos Platelminetos, Nemertinos, Anélidos, Moluscos, Artrópodos y otros filos menores		Filos Equinodermos, Hemicordados, Quetognatos, Foronideos, Ectoproctos, Braquiópodos, Cordados

Acelomados: filos Platelminetos,
Gnatostomúlidos y Nemertinos.
Pseudocelomados: filos
Rotíferos, Gastrotricos,
Kinorincos, Nematodos,
Nematomorfos, Acanocéfalos,
Entoproctos, Priapulidos.
Eucelomados: filos Moluscos,
Anélidos, Artrópodos,

Equitúridos, Sipuncúlidos,
Tardígrados, Pentastómidos,
Onicóforos, Pogonóforos.
División B (Deuterostomia):
caracteres en la Figura 11-13.
filos Foronídeos, Ectoproctos,
Braquiópodos, Equinodermos,
Quetognatos, Hemicordados, y
Cordados.

Los animales bilaterales se dividen normalmente en protóstomos y deuteróstomos según su desarrollo embrionario (Figura 11-13). Sin embargo, algunos filos son difíciles de encajar en una de estas dos categorías porque presentan características de ambos grupos (Capítulos 23 y 25).

Resumen

La sistemática animal tiene tres objetivos fundamentales: (1) identificar todas las especies animales, (2) estudiar las relaciones evolutivas entre las especies, y (3) agrupar las especies animales en una jerarquía de grupos taxonómicos (taxones) que responda a las relaciones filogenéticas y las refleje. Los taxones están dotados de rango para incluir unos dentro de otros: especie, género, familia, orden, clase, filo y reino. Todos estos rangos pueden subdividirse para indicar taxones intermedios. Los nombres de las especies son binominales, con una primera denominación que designa el género al que pertenece la especie (con inicial mayúscula) seguida del epíteto específico (en minúsculas), ambos escritos en letra cursiva. Los taxones del resto de los rangos tienen nombres simples.

Actualmente hay dos escuelas taxonómicas principales. La taxonomía evolutiva tradicional agrupa las especies en taxones superiores de acuerdo con los criterios de ascendencia común y evolución adaptativa; tales taxones tienen un único origen evolutivo y ocupan una zona adaptativa propia. Un segundo punto de vista, conocido como sistemática filogenética o cladismo atiende exclusivamente a la ascendencia común para agrupar a las especies en taxones superiores. Solamente los taxones monofiléticos (aque-

llos que tienen un único origen evolutivo y contienen a todos los descendientes del antecesor común más reciente del grupo) se utilizan en cladística. Además de los taxones monofiléticos, la taxonomía evolutiva reconoce ciertos taxones parafiléticos (con un único origen evolutivo, pero que excluyen a alguno de los descendientes del antecesor común más reciente del grupo). Los taxones polifiléticos (aquellos que tienen más de un origen evolutivo) son excluidos por ambas escuelas taxonómicas.

Tanto la taxonomía evolutiva como el cladismo requieren la comprobación de los patrones de ascendencia común entre las especies antes de erigir taxones de rango superior. Para ello se utiliza la morfología comparada (incluyendo el desarrollo embrionario), la citología y la bioquímica con el fin de reconstruir las relaciones jerárquicas entre los taxones que reflejen la ramificación de los linajes evolutivos a lo largo del tiempo. El registro fósil proporciona estimaciones de la edad de los linajes evolutivos. Conjuntamente, el registro fósil y los estudios comparados nos permiten reconstruir un árbol filogenético que representa la historia evolutiva del reino animal.

El concepto biológico de especie ha guiado el reconocimiento de la mayoría de las especies animales. La especie biológica se

define como una comunidad reproductora de poblaciones (aislada de otras desde el punto de vista de la reproducción) que ocupa un nicho específico en la naturaleza. No es inmutable a través del tiempo, sino que cambia con el curso de la evolución. Debido a que el concepto biológico de especie puede resultar de difícil aplicación en dimensiones espaciales y temporales, y al excluir además a las formas con reproducción asexual, se han propuesto otros conceptos alternativos: el concepto evolutivo de especie y el concepto filogenético de especie. Ninguno de los tres es seguido de forma unánime por los zoólogos.

Tradicionalmente, todas las formas de vida se distribuyeron en dos reinos (animal y vegetal), pero recientemente, se ha seguido un sistema de cinco reinos (animales, plantas, hongos, protistas y moneras). Ninguno de estos sistemas se adapta a los principios ni de la taxonomía evolutiva ni de la cladista, ya que sitúan a los organismos unicelulares en grupos parafiléticos o polifiléticos. Según el conocimiento actual del árbol filogenético de la vida, los «protozoos» no constituyen un grupo monofilético y no pertenecen al mundo animal. Sin embargo, ya que muchas formas unicelulares comparten características con los animales, su estudio es de gran interés para los zoólogos.

Cuestionario

1. Enumere por orden de menor a mayor las principales categorías (taxones) del sistema de clasificación de Carolus Linnaeus.
2. Explique por qué el sistema de denominación de las especies ideado por Linneo es «binominal».
3. ¿En qué se diferencia el concepto biológico de especie del concepto tipológico, más antiguo? ¿Por qué los biólogos evolutivos prefieren al primero?
4. ¿En qué se diferencian los taxones monofiléticos, parafiléticos y polifiléticos? ¿Cómo afectan estas diferencias a la validez de los taxones para las taxonomías evolutiva y cladista?
5. ¿Cómo se reconocen los caracteres taxonómicos? ¿Cómo se utilizan para construir cladogramas?

6. ¿Cuál es la diferencia entre un cladograma y un árbol filogenético? Dado un cladograma para un grupo de especies, ¿qué información es necesario añadir para obtener un árbol filogenético?
7. ¿Cuál es la diferencia de interpretación entre los taxónomos evolutivos y los cladistas en cuanto a la afirmación de que el hombre desciende de los simios y éstos a su vez de otros primates?
8. ¿Qué prácticas taxonómicas basadas en el concepto tipológico de especie perduran todavía en la sistemática actual? ¿Cómo ha cambiado su interpretación?
9. ¿Qué problemas conlleva el concepto biológico de especie? ¿Cómo intentan otros conceptos de especie solventar dichos problemas?
10. ¿Cuáles son los cinco reinos de Whittaker? ¿Por qué su reconocimiento entra en conflicto con los principios de la taxonomía cladista?

Bibliografía

- Ereshefsky, M. (ed.). 1992. The units of evolution. Cambridge, Massachusetts, MIT Press. *Un extenso tratamiento de los conceptos de especie, que incluye separatas de importantes trabajos sobre el problema.*
- Hall, B. K. 1994. Homology: the hierarchical basis of comparative biology. San Diego, Academic Press. *Una colección de artículos que discute las diversas dimensiones de la homología, el concepto central de la biología comparada y la sistemática.*
- Hillis, D. M., C. Moritz y B. K. Mable (eds.). 1996. Molecular systematics, ed. 2. Sunderland, Massachusetts, Sinauer Associates, Inc. *Un tratamiento detallado de los procedimientos técnicos y bioquímicos de la bioquímica comparada.*
- Hull, D.L. 1988. Science as a process. Chicago, University of Chicago Press. *Un estudio de los métodos de trabajo de los sistemáticos, con una completa revisión de los principios de las taxonomías evolutiva, fenética y cladista.*
- Jeffrey, C. 1973. Biological nomenclature. London, Edward Arnold, Ltd. *Una guía concisa y práctica sobre los principios y prácticas de la nomenclatura biológica, con una interpretación muy útil de los Códigos de Nomenclatura.*
- Maddison, W. P., y D. R. Maddison. 1992. MacClade version 3.01. Sunderland, Massachusetts, Sinauer Associates, Inc. *Un programa de ordenador para Macintosh que realiza análisis filogenéticos de caracteres sistemáticos. El manual de instrucciones es por sí mismo una excelente introducción a los procedimientos filogenéticos. El programa es fácil de usar y muy adecuado para la enseñanza, además de servir como herramienta de análisis de datos reales.*
- Margulis, L., y K. V. Schwartz, 1987. Five kingdoms: an illustrated guide of the phyla of life on earth, ed. 2. San Francisco, W. H. Freeman & Co. *Un catálogo ilustrado y descriptivo de los principales grupos, con bibliografía y glosario.*
- Mayr, E., y P. D. Ashlock, 1991. Principles of systematic zoology. New York, McGraw-Hill. *Un repaso detallado de los principios sistemáticos aplicados a los animales.*
- Panchen, A. I. 1992. Classification, evolution and the nature of biology. New York, Cambridge University Press. *Excelente explicación de los métodos y bases filosóficas de la clasificación biológica.*
- Wiley, E.O. 1981. Phylogenetics: the theory and practice of phylogenetic systematics. New York, John Wiley & Sons, Inc. *Excelente y exhaustiva presentación de la teoría cladística.*
- Wiley, E. O., D. Siegel-Causey, D. R. Brooks and V. A. Funk. 1991. The complete cladist: a primer of phylogenetic procedures. Lawrence, University of Kansas Printing Service. *Un manual con instrucciones detalladas sobre conceptos y metodología cladistas.*
- Woese, C. R., O. Kandler y M. L. Wheelis. 1990. Towards a natural system of organisms: proposal for the domains Archaea, Bacteria and Eucarya. Proceedings of the National Academy of Sciences, USA, **87**:4576-4579. *Proposición cladista para las mayores divisiones taxonómicas de la vida.*

12

Los protistas con rasgos animales

Aparición de los eucariontes

La primera evidencia razonable de vida en la Tierra data de aproximadamente 3500 millones de años. Estas primeras células eran organismos procariontes, semejantes a bacterias. Tras un enorme lapso de tiempo de diversificación evolutiva en el nivel procarionte, aparecieron organismos eucariontes unicelulares. Aunque su origen nunca se conocerá con certeza, es probable que ocurriera a través de un proceso de simbiosis. Ciertas bacterias aerobias podían haber sido englobadas por otras bacterias incapaces de soportar las crecientes concentraciones de oxígeno en la atmósfera. Las bacterias aerobias, que poseían las enzimas necesarias para producir energía en presencia de oxígeno, habrían sido los antecesores de las mitocondrias. La mayoría, pero no todos, de los genes de las mitocondrias habría pasado a residir en el núcleo de la célula hospedadora. Casi todos los eucariontes actuales tienen mitocondrias y son aerobios.

Algunas células eucariontes ancestrales incorporaron bacterias fotosintéticas, que evolucionaron para dar lugar a los cloroplastos, con lo que los eucariontes fueron capaces de sintetizar sus propias moléculas de alimento utilizando la energía procedente del Sol. Los descendientes de una de estas líneas, las algas verdes, dieron lugar eventualmente al reino vegetal.

Algunos de los eucariontes que no albergaron cloroplastos, e incluso algunos de los que sí lo hicieron, desarrollaron características animales y constituyeron el subreino Protozoos dentro de los protistas. Son un conjunto heterogéneo de organismos unicelulares, con afinidades intrincadas. En ciertos aspectos son muy semejantes a los animales: carecen de pared celular, tienen al menos una etapa móvil en su ciclo vital, y la mayoría ingiere su alimento. A lo largo de su larga historia, los protozoos se han diversificado para producir una enorme variedad de formas morfológicas dentro de los límites de una única célula. ■

SITUACIÓN CON RESPECTO AL REINO ANIMAL

Un protozoo es un organismo completo, en el que todas las actividades vitales se llevan a cabo dentro de los límites de una única membrana plasmática. Al no tener su masa protoplásmica dividida en células, los protozoos han recibido a veces el calificativo de «acelulares», pero la mayoría prefiere el término «unicelular», que pone énfasis en las muchas semejanzas estructurales con las células de los animales pluricelulares.

En la clasificación en cinco reinos de los organismos vivos, los filos de protozoos se consideran miembros del reino Protista. Este grupo comprende a todos los eucariontes unicelulares, así como a las algas pluricelulares, incluidas aquí por su estructura simple y sus claras relaciones con las algas unicelulares. La palabra «protista» se ha asociado a organismos unicelulares de pequeño tamaño, por lo que

algunos biólogos rechazan su utilización para referirse a un grupo que contiene algas pluricelulares, algunas de varios metros de longitud. Estos científicos prefieren el nombre Protoctista (G. *protos*, el primero + *ktistos*, establecer). Sean Protista o Protoctista, se trata de un grupo enormemente heterogéneo y parafilético, alguno de cuyos miembros están más relacionados con los reinos Plantae, Fungi y Animalia de lo que lo están entre sí. Sin embargo, no cabe duda de que los animales comparten un antecesor común con uno o más grupos de los protistas con rasgos animales, o protozoos.

APORTACIONES BIOLÓGICAS

1. **Especialización intracelular** (división de las funciones en el interior de la célula), lo que implica la existencia de orgánulos funcionales en la célula.
2. El ejemplo más sencillo de la **división**

de funciones entre células se observa en ciertos protozoos coloniales, que presentan zooides (individuos) somáticos y reproductores en la colonia.

3. **Reproducción asexual** por división mitótica, que se desarrolla por primera vez en los protistas.
4. **Reproducción sexual verdadera**, con formación de un cigoto, que aparece en ciertos protozoos.
5. Las respuestas (taxias) de los protozoos ante la presencia de estímulos representan las formas más simples de **reflejos e instintos** tal como los conocemos en los metazoos.
6. Los organismos con rasgos animales más simples que muestran un **exoesqueleto** son ciertos protozoos con cubiertas.
7. **Todos los tipos de nutrición** están presentes en los protozoos: autótrofos, saprozoicos y holozoicos. Se desarrollan los **tipos enzimáticos básicos** para llevar a cabo tales formas de nutrición.
8. Se perfeccionan medios de **locomoción** en el medio acuático.

Los organismos conocidos como protozoos solamente tienen en común una característica negativa: no son pluricelulares. Esta idea fue reconocida ya, en cierto modo, por la zoóloga americana Libbie Hyman (1940)¹, que prefería el término «acelular» antes que el más tradicional «unicelular» para designar a estos organismos. Hyman los consideraba «animales cuya sustancia corporal no está dividida en células». Aunque la mayoría de los zoólogos han vuelto a referirse a los protozoos como unicelulares siguiendo los estudios de microscopía electrónica posteriores a la obra de Hyman, el concepto de acelularidad es todavía válido: nos recuerda que el filo Protozoos, reconocido tradicionalmente, no es un grupo filogenético natural. En años recientes se ha producido una gran cantidad de información sobre la estructura, ciclos vitales y fisiología de los protozoos, y la Sociedad de Protozoólogos ha publicado en 1980 una nueva clasificación, en la que se reconocen *siete* filos independientes. En lo sucesivo adoptaremos esta nueva clasificación porque se acerca más a las rela-

ciones evolutivas reales que otros sistemas más simples y antiguos, pero es imposible tratar con la extensión adecuada todos los grupos, ni siquiera todos los filos de protozoos, en un libro de este tipo. Por ello, pasaremos revista aquí a los mayores y más importantes filos: Sarcomastigóforos (flagelados y amebas), Apicomplejos (parásitos intracelulares importantes, como el agente de la malaria) y Cilióforos (ciliados).

Los filos de protozoos comparten un arquetipo o grado de organización básico, la célula eucariótica simple, y exhiben ampliamente su gran potencial adaptativo. Se han descrito más de 64 000 especies, más de la mitad de las cuales son fósiles. Aunque son unicelulares, los protozoos no son simples; son organismos funcionalmente completos con multitud de estructuras microanatómicas muy complejas. Sus distintos orgánulos tienden a una mayor especialización que la existente en las células de organismos pluricelulares. Hay orgánulos que funcionan como esqueletos, estructuras sensoriales, mecanismos de conducción, etc.

Los protozoos se encuentran allí donde exista vida. Son muy adaptables, con una gran facilidad para pasar de un

sitio a otro. En cualquier caso, necesitan humedad, ya vivan en el mar, en agua dulce, en el suelo, en materia en descomposición o en plantas o animales. Pueden ser sésiles o de vida libre, y constituyen el grueso del plancton flotante. La misma especie se encuentra muchas veces ampliamente separada en el espacio y en el tiempo; algunas especies han perdurado durante eras geológicas de más de 100 millones de años.

A pesar de su amplia distribución, muchos protozoos pueden vivir con éxito solamente entre estrechos márgenes ambientales. Las adaptaciones de las distintas especies son enormemente variables, y se producen con frecuencia sucesiones de especies conforme cambian las condiciones ambientales. Estos cambios pueden estar relacionados con factores físicos, como la desecación de una charca, o alteraciones estacionales de temperatura, o por cambios biológicos, como la presión de depredadores.

Los protozoos juegan un enorme papel en la economía natural; su fantástico número está atestiguado por los gigantescos depósitos oceánicos y del suelo, formados por sus esqueletos. Alrededor de 10 000 especies de protozoos son simbioses que viven en o sobre ani-

¹ Hyman, L. H. 1940. The invertebrates: Protozoa through Ctenophora. New York, McGraw-Hill Book Company.

males o plantas, o incluso en otros protozoos. La relación puede ser mutualista (ambos se benefician), comensal (uno se beneficia, el otro permanece indiferente), o parásita (uno se beneficia a expensas del otro), según las especies implicadas. Algunas de las enfermedades más importantes del hombre y los animales están causadas por protozoos parásitos.

Varias especies son coloniales y algunas tienen etapas multicelulares en sus ciclos vitales, lo que puede llevarnos a pensar por qué no se consideran metazoos. Las razones son que generalmente tienen parientes no coloniales fácilmente reconocibles y, de forma más arbitraria, que no presentan más que un tipo de célula no reproductora y carecen de desarrollo embrionario. Por definición, los metazoos tienen más de una clase de célula no reproductora y sus organismos sufren la embriogénesis.

FORMA Y FUNCIÓN

Por el hecho de ser células, muchos aspectos de la estructura y la fisiología de los protozoos son iguales a los de las células de los organismos pluricelulares. Sin embargo, debido a que deben llevar a cabo todas las funciones vitales como organismos independientes, y ya que presentan una enorme diversidad en cuanto a forma, hábitat, alimentación, etc., hay muchos caracteres que son exclusivos de ciertos protozoos.

CARACTERÍSTICAS DE LOS FILOS DE PROTOZOOS

1. **Unicelulares;** algunos coloniales y varios con etapas pluricelulares en sus ciclos vitales.
2. **En su mayoría microscópicos,** aunque algunos son suficientemente grandes como para verse a simple vista.
3. Todos los tipos de simetría están representados en el grupo; forma variable o constante (ovalada, esférica u otra).
4. **Carecen de hojas embrionarias.**
5. No existen tejidos ni órganos, pero poseen **orgánulos especializados:** núcleo simple o múltiple.
6. Tanto la vida libre como el comensalismo, el mutualismo y el parasitismo están representados dentro del grupo.
7. Locomoción por **pseudópodos, flagelos, cilios** y movimientos celulares directos; algunos son sésiles.
8. Algunos están provistos de un **exoesqueleto o endoesqueleto simple,** pero la mayoría son desnudos.
9. **Todos los tipos de nutrición:** autótrofa (fabricación de los propios nutrientes por fotosíntesis), heterótrofa (dependencia de animales o plantas como alimento) y saprozoica (utilización de los nutrientes disueltos en el medio circundante).
10. Hábitat terrestre o acuático; modo de vida libre o simbiótico.
11. **Reproducción asexual** por fisión, gemación y enquistamiento, y **sexual** mediante conjugación o por singamia (unión de gametos masculino y femenino para formar un cigoto).

NÚCLEO Y CITOPLASMA

Al igual que en el resto de los eucariontes, el núcleo es una estructura rodeada por una membrana cuyo interior se comunica con el citoplasma mediante poros diminutos. En el interior del núcleo, el material genético (DNA) se organiza en forma de cromosomas. Excepto en la división celular, los cromosomas no se encuentran condensados de forma que sean distinguibles, aunque durante la fijación de las células para su observación con microscopía lumínica, el material cro-

mosómico (cromatina) se apelmaza a menudo de forma irregular, dejando varias áreas del núcleo relativamente claras. El aspecto se ha descrito como **vesicular**, y es característico de muchos núcleos de protozoos (Figura 12-1). Las condensaciones de la cromatina pueden distribuirse a lo largo de la periferia del núcleo o internamente, según patrones distintivos. En algunos flagelados, los cromosomas son visibles durante la interfase con el mismo aspecto que tendrían durante la profase de la mitosis.

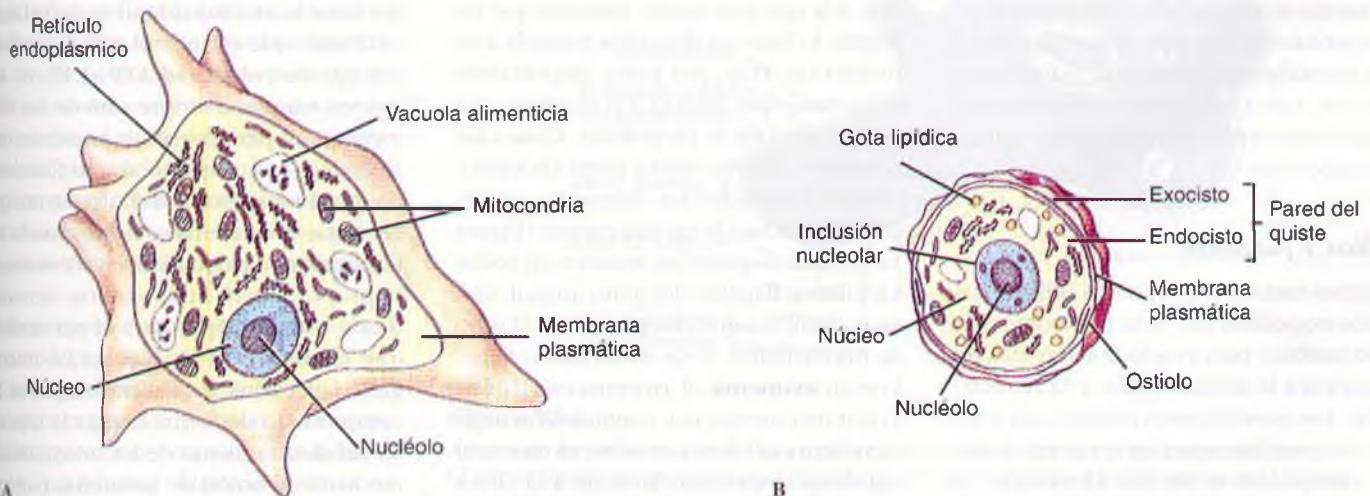


Figura 12-1

Estructura de *Acanthamoeba palestinensis*. A, Forma que se alimenta activamente. B, Quiste.

También en el interior del núcleo se encuentran uno o dos **nucleólos**. Los **endosomas** son nucleólos que permanecen como orgánulos definidos durante la mitosis; son característicos de los fitoflagelados, amebas parásitas y tripanosomas (Figuras 12-1, 12-11 y 12-14).

El **macronúcleo** de los ciliados se describe como **compacto** o **condensado** porque su material cromatínico se encuentra dispersado uniformemente, sin que aparezcan áreas claras con el microscopio lumínico (Figura 12-24).

Orgánulos como los de las células de los animales multicelulares son claramente observables en el citoplasma de muchos protozoos, por ejemplo, mitocondrias, retículo endoplásmico, aparato de Golgi y diversas vesículas. Los cloroplastos, orgánulos rodeados de membrana en los que tiene lugar la fotosíntesis, se encuentran en la mayoría de los fitoflagelados (Figura 12-12).

A veces, las regiones periférica y central del citoplasma se pueden distinguir como **ectoplasma** y **endoplasma**, respectivamente (Figura 12-4). El endoplasma tiene un aspecto más granular y contiene al núcleo y al resto de los orgánulos. El ectoplasma es más transparente (hialino) bajo el microscopio lumínico, y contiene a las bases de cilios y flagelos. Muchas veces, el ectoplasma es más rígido y se encuentra en estado coloidal de gel, mientras que el endoplasma, más fluido, lo está en el de sol.

ORGÁNULOS LOCOMOTORES

El medio fundamental de locomoción de los protozoos son los cilios y flagelos y los pseudópodos; asimismo, estos mecanismos son también extremadamente importantes en la biología de los animales superiores.

Cilios y flagelos

Muchos metazoos pequeños utilizan los cilios no solamente para la locomoción sino también para producir corrientes de agua para la alimentación y la respiración. Los movimientos ciliares son vitales para muchas especies en tareas como la manipulación de los alimentos, la reproducción, la excreción y la osmorregulación (como en los bulbos en llama, p. 286).



Figura 12-2

Micrografía electrónica de barrido del ciliado de vida libre *Tetrahymena thermophila*, que muestra filas de cilios (x 2000). El batido de un flagelo puede empujar al organismo o tirar de él a través del medio, mientras que los cilios lo propulsan con un mecanismo de «remo». La estructura de ambos es similar, ya sea con el microscopio electrónico de transmisión como con el de barrido.

En realidad, no existe una distinción morfológica entre cilios y flagelos (Figura 12-2), y algunos investigadores prefieren darles la denominación común de undulipodios (L. dim. de *unda*, ola + G. *podos*, pie). Sin embargo, un cilio mueve el agua en dirección paralela a la superficie a la que está unido, mientras que un flagelo lo hace en dirección paralela a su propio eje. Hay, por tanto, importantes diferencias que afectan a la mecánica y a la velocidad de la propulsión. Cada cilio o flagelo contiene nueve pares de microtúbulos longitudinales dispuestos en círculo alrededor de un par central (Figura 12-3); esta disposición aparece en todos los cilios y flagelos del reino animal, con unas pocas excepciones notables. El tubo de microtúbulos «9+2» en un cilio o flagelo es su **axonema**; el axonema está cubierto por una membrana, continuación de la membrana celular que cubre el resto del organismo. Aproximadamente a la altura en que el axonema se une al cuerpo celular, el par central de microtúbulos termina en una pequeña placa dentro del círculo

de los nueve pares (Figura 12-3 .A). Más o menos al mismo nivel, un microtúbulo adicional se une a cada uno de los nueve pares, de forma que se constituye un corto tubo que se extiende desde la base del cilio o flagelo hacia el interior de la célula, y que consiste en nueve *tripletes* de microtúbulos. Este tubo de nueve tripletes se llama **cinetosoma**, y tiene exactamente la misma estructura que los **centriolos** que organizan el huso mitótico durante la división celular (p. 50 y Figura 4-24, p. 59). Los centriolos de ciertos flagelados pueden dar lugar a los cinetosomas, o bien los cinetosomas pueden funcionar como centriolos. Todos los cilios y flagelos típicos tienen un cinetosoma en su base, independientemente de si pertenecen a un protozoo o a una célula de metazoo.

La descripción del axonema con la fórmula «9+2» es tradicional, pero también es confusa, porque hay un único par de microtúbulos en el centro. Para ser consistentes y rigurosos, deberíamos describir el axonema como «9+1».

La explicación vigente para el movimiento por cilios y flagelos es la **hipótesis del deslizamiento de los microtúbulos**. El movimiento está impulsado por la liberación de energía química de enlace del ATP (p. 67). En las micrografías electrónicas se observan dos pequeños brazos en cada uno de los pares de microtúbulos periféricos del axonema (nivel X en la Figura 12-3), cada uno de los cuales lleva la enzima adenosin trifosfatasa (ATPasa), que escinde el ATP. Cuando la energía de enlace del ATP se libera, los brazos «caminan» sobre uno de los filamentos del par adyacente, haciendo que se deslice con respecto al otro filamento del par. La resistencia al cizallamiento, que hace que el axonema se doble cuando los filamentos se deslizan unos sobre otros, la proporcionan unos «radios» situados desde cada doblete hasta el par central, que también son visibles en las micrografías electrónicas. Recientemente, se ha comprobado de forma directa la hipótesis del deslizamiento de los microtúbulos mediante la unión de pequeñas partículas de oro a los microtúbulos del axonema, seguida de la observación microscópica del movimiento.

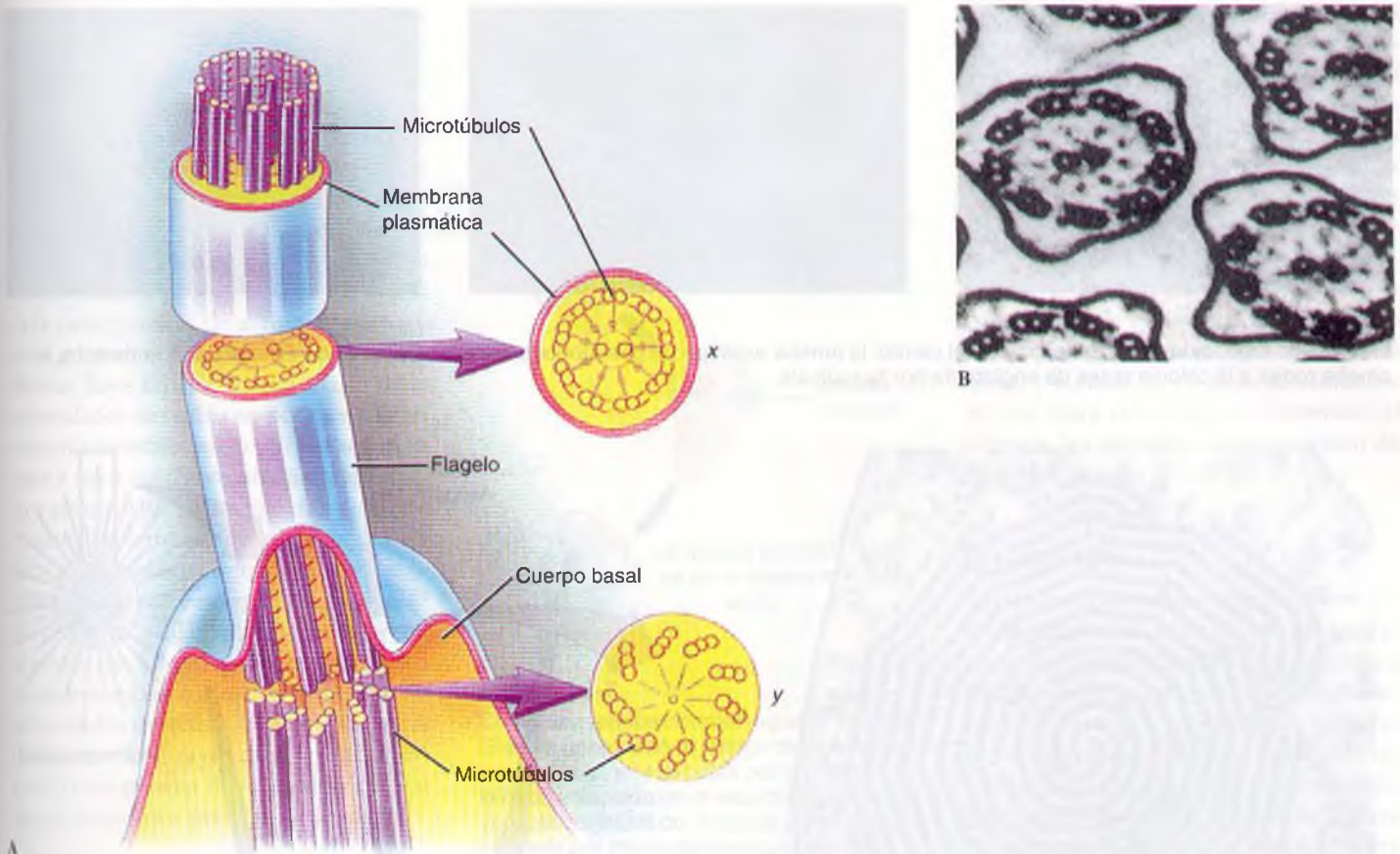


Figura 12-3

A. El axonema está compuesto de nueve pares de microtúbulos más un par central, y está limitado por la membrana celular. El par central termina aproximadamente al nivel de la superficie celular en una placa basal (axosoma). Los microtúbulos periféricos continúan hacia el interior un corto tramo, constituyendo dos de los tres de un triplete del cinetosoma (nivel y en A). B. Micrografía electrónica de una sección a través de varios cilios, correspondiente al nivel x en A. ($\times 133\,000$).

Pseudópodos

Aunque los pseudópodos son el principal medio de locomoción de los Sarcodinos (ver Clasificación, p. 238), también se pueden formar en una gran variedad de protozoos flagelados, así como en células ameboides de muchos invertebrados. De hecho, la mayor parte de las defensas contra enfermedades dentro del cuerpo humano dependen de células ameboides, los leucocitos o glóbulos blancos, y hay células ameboides con funciones similares en muchos otros animales, tanto vertebrados como invertebrados.

En los protozoos hay diversas formas de pseudópodos. Los más comunes son los **lobopodios** (Figuras 12-4 y 12-5), extensiones gruesas y romas del cuerpo celular, que contienen tanto ectoplasma como endoplasma. Algunas amebas no extienden pseudópodos individuales, sino que, de forma característica, mueven todo el cuerpo como un único pseu-

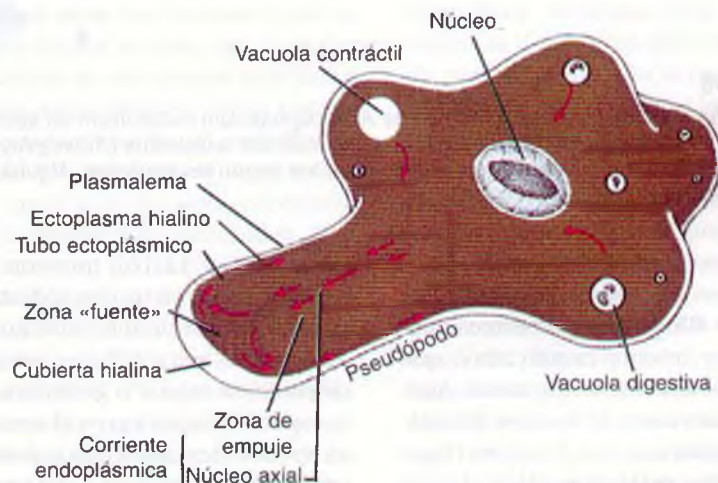
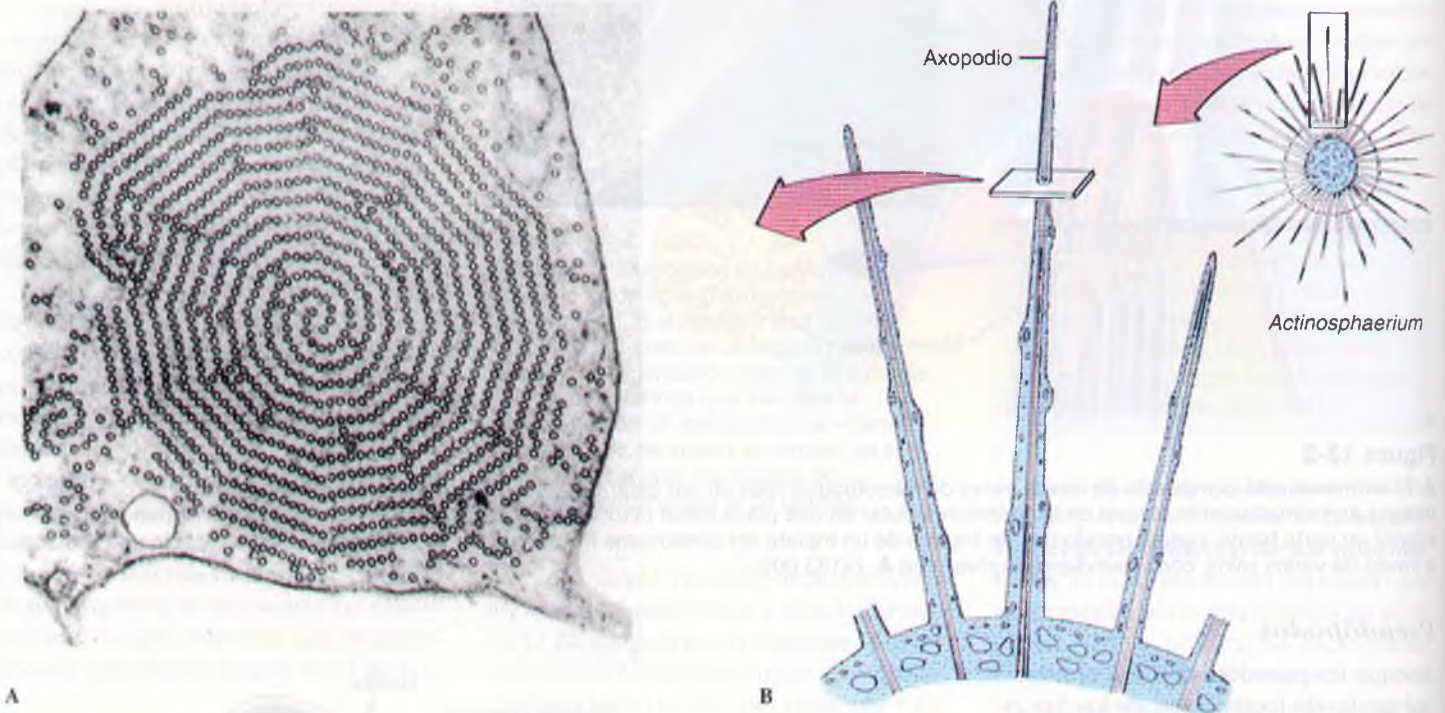


Figura 12-4

Ameba en movimiento. Las flechas indican la dirección de las corrientes de protoplasma. El primer indicio de un nuevo pseudópodo es el engrosamiento del ectoplasma para formar una cubierta hialina clara, en la que fluye el endoplasma. Conforme el endoplasma llega al extremo delantero, se «derrama» y pasa a ectoplasma, formando un tubo externo rígido que se alarga mientras dura el flujo. Posteriormente, el ectoplasma pasa de nuevo a endoplasma fluido, realimentando el flujo. Hace falta un sustrato para el movimiento ameboide.

**Figura 12-5**

Movimiento ameboide. A la izquierda y en el centro, la ameba extiende un pseudópodo hacia una colonia de *Pandorina*. A la derecha, la ameba rodea a la colonia antes de englobarla por fagocitosis.

**Figura 12-6**

A, Micrografía electrónica de un axopodio de *Actinosphaerium nucleofilum* en sección transversal, obtenida según se muestra en el esquema B. En la Figura 12-16 se muestran protozoos con axopodios (*Actinophrys* y *Clathrulina*). El axonema del axopodio está formado por un haz de microtúbulos, entre tres y varios cientos según las especies. Algunas especies pueden extender o retraer sus axopodios con bastante velocidad. ($\times 99\,000$).

dópodo; esto se conoce como la forma **limax** (por un género de babosas, *Limax*). Los **filopodios** son extensiones finas, generalmente ramificadas, que contienen solamente ectoplasma. Aparecen en miembros de la clase Filosea, de los Sarcodinos, como *Euglypha* (Figura 12-9B). Los **reticulopodios** (Figura 12-16) se distinguen de los filopodios en que los primeros se unen repetidamente hasta formar una especie de red, aunque algunos protozoólogos creen que la distinción entre reticulopodios y filopodios es artificial. Los miembros de la superclase Actinopoda tienen **axopo-**

dios (Figura 12-16), que son pseudópodos largos y delgados soportados por varillas axiales de microtúbulos (Figura 12-6). Estos microtúbulos adoptan una disposición espiral o geométrica, según la especie, y constituyen el axonema del axopodio. Los axopodios pueden extenderse o retraerse, aparentemente mediante la adición o eliminación de material microtubular. Como los extremos pueden adherirse al sustrato, el organismo puede avanzar rodando, al acortar los axonemas «delanteros» y extender los «traseros». El citoplasma puede fluir a lo largo de los axonemas,

hacia el cuerpo en un lado y en dirección opuesta en el otro.

El funcionamiento de los pseudópodos ha atraído desde hace tiempo el interés de los zoólogos, pero sólo recientemente se ha arrojado algo de luz sobre el fenómeno. Cuando se empieza a formar un lobopodio típico aparece una extensión de ectoplasma denominada cubierta hialina, hacia la cual comienza a fluir el endoplasma (Figura 12-4). Conforme el material endoplásmico fluye en la cubierta hialina, se derrama hacia la periferia, y cambia del estado de sol al de gel, es decir, se convierte en ecto-

plasma. De esta forma, el ectoplasma constituye un tubo por el que fluye el endoplasma según se extiende el pseudópodo. En el otro extremo del organismo, el ectoplasma pasa de nuevo a endoplasma. En un determinado punto, el pseudópodo se fija al sustrato y el resto de la célula se mueve hacia delante. Actualmente, la hipótesis del mecanismo de movimiento por pseudópodos implica la participación de actina, miosina y otros componentes. Conforme el endoplasma fluye en la cubierta hialina, las subunidades de actina se polimerizan en microfilamentos, que a su vez se unen unos a otros mediante una proteína ligada a actina (ABP, siglas inglesas de *Actin Binding Protein*) para formar un gel, es decir, el endoplasma se convierte en ectoplasma. En el extremo «posterior», la ABP libera los microfilamentos, que vuelven al estado de sol del endoplasma. Antes de desensamblar los microfilamentos en subunidades de actina, interaccionan con la miosina, contrayéndose y haciendo que el endoplasma fluya en dirección al pseudópodo por presión hidrostática.

EXCRECIÓN Y OSMORREGULACIÓN

Con el microscopio lumínico se pueden ver vacuolas en el citoplasma de muchos protozoos, alguna de las cuales se llena periódicamente con sustancias fluidas que se expelen posteriormente. Hay importantes pruebas que confirman que tales **vacuolas contráctiles** (Figuras 12-1, 12-4, 12-12 y 12-24) tienen una función principalmente osmorreguladora. Son más patentes, y se llenan y vacían con mayor frecuencia en los protozoos dulciacuícolas que en las especies marinas o endosimbiontes, en las que el medio y el citoplasma son casi isosmóticos (con la misma presión osmótica). Las especies más pequeñas, con un mayor cociente superficie/volumen, tienen a menudo una mayor frecuencia de llenado y expulsión de sus vacuolas contráctiles. Por otra parte, la excreción de los desechos metabólicos se lleva a cabo casi enteramente por difusión. El producto final fundamental del metabolismo del nitrógeno es amoníaco, que se difunde con facilidad hacia el exterior del pequeño cuerpo de los protozoos.

Las vacuolas contráctiles, a veces llamadas vesículas de expulsión de agua,

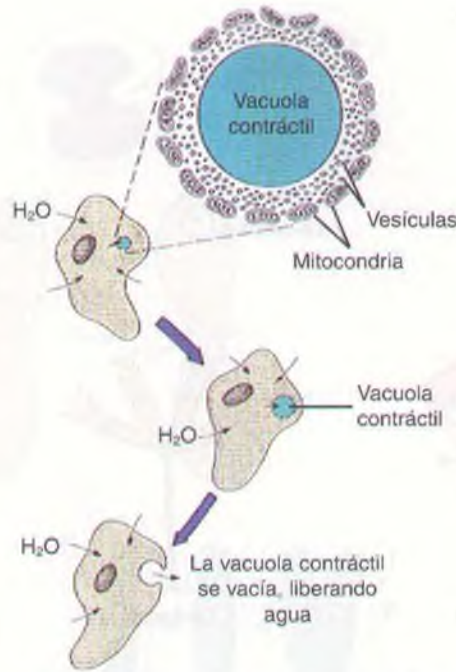


Figura 12-7

Cómo una ameba bombea agua al exterior. El agua penetra en el cuerpo de la ameba por ósmosis, y se expulsa por el rítmico llenado y vaciado de la vacuola pulsátil. La vacuola contráctil de *Amoeba proteus* está rodeada por diminutas vesículas que se cargan de fluido tras lo cual se vacían en la vacuola. Se cree que las numerosas mitocondrias aportan la energía necesaria para ajustar el contenido salino de las pequeñas vesículas.

difieren considerablemente en cuanto a complejidad entre los distintos tipos de protozoos. En las amebas, las vacuolas contráctiles no se encuentran localizadas en ningún sitio concreto, sino que se mueven pasivamente por el endoplasma (Figura 12-7). Hay pequeñas vesículas que se unen a la vacuola contráctil, vaciando en ella sus contenidos, con lo que ésta se va llenando. Finalmente, la vacuola fusiona su membrana con la membrana externa del protozoo y vacía su contenido en el exterior.

Algunos ciliados, como *Blepharisma*, tienen vacuolas contráctiles con mecanismos de llenado semejantes a los de las amebas. Otros, como *Paramecium*, poseen vacuolas contráctiles más complejas. En este último caso, las vacuolas contráctiles están localizadas en una posición específica bajo la membrana plasmática, comunican con el exterior mediante un poro «excretor» y están rodeadas por las ampollas o dilataciones de unos seis

canales de drenaje (Figura 12-24). Estos canales, a su vez, se encuentran asociados a finos túbulos de unos 20 nm de diámetro, que conectan con los canales por un extremo durante el llenado de las ampollas y por el otro con el sistema tubular del retículo endoplásmico. Las ampollas y la vacuola contráctil están provistas de haces de fibrillas, que probablemente desempeñan algún papel en la contracción de estas estructuras. Cuando las ampollas se contraen, la vacuola se llena, y cuando la vacuola se contrae a su vez, para descargar su contenido al exterior, las ampollas se desconectan de ella, lo que evita el reflujo.

NUTRICIÓN

Los protozoos se pueden agrupar de forma amplia en autótrofos (que sintetizan sus propios constituyentes orgánicos a partir de sustratos inorgánicos) y heterótrofos (que deben conseguir moléculas orgánicas sintetizadas por otros organismos). Otro tipo de clasificación, generalmente aplicada a los heterótrofos, afecta a aquellos que ingieren partículas visibles de alimento (**fagótrofos** u **holozoicos**) en oposición a los que captan sustancias en forma soluble (**osmótrofos** o **saprozoicos**). Sin embargo, la realidad no es tan simple, incluso tratándose de animales unicelulares. Los protozoos autótrofos utilizan energía lumínica para sintetizar sus moléculas orgánicas (fotótrofos), pero muy a menudo practican también la fagotrofia y la osmotrofia. Incluso entre los heterótrofos, muy pocos son exclusivamente fagótrofos u osmótrofos. Un solo orden, Euglenida (clase Phytomastigophorea), contiene ciertas formas que son fundamentalmente fotótrofas, otras que son principalmente osmótrofas y otras primordialmente fagótrofas. Las especies de *Euglena* muestran una considerable variedad en sus capacidades de nutrición. Algunas requieren ciertas moléculas orgánicas preformadas, aunque son autótrofas, mientras que otras pierden sus cloroplastos si se las mantiene en oscuridad, con lo que pasan a ser osmótrofas permanentes.

La nutrición holozoica implica fagocitosis (Figura 12-8), en la que se produce un entrante o invaginación en la membrana celular alrededor de la partícula de

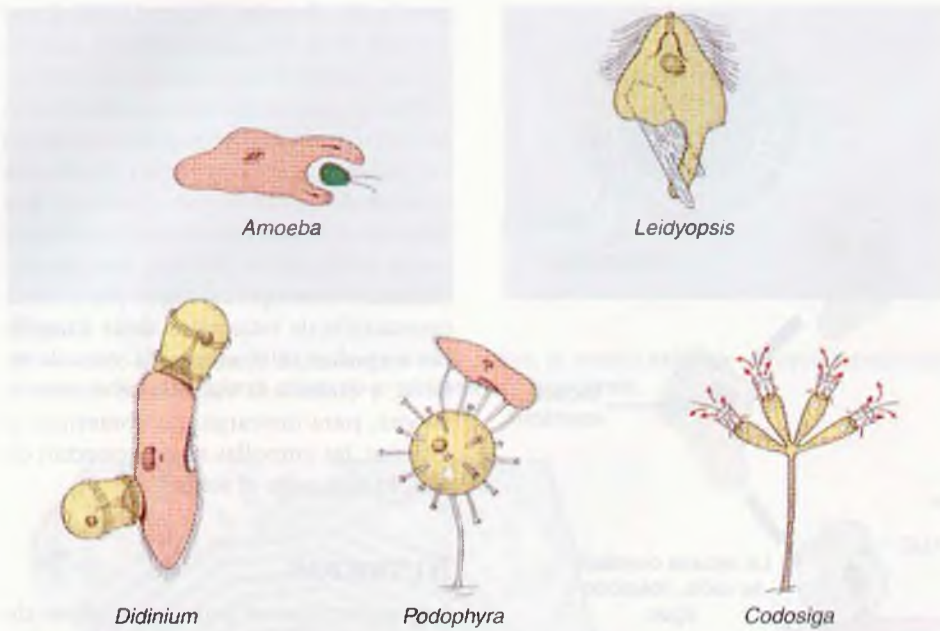


Figura 12-8

Algunos métodos de alimentación de los protozoos. *Amoeba* rodea a un pequeño flagelado con pseudópodos. *Leidyopsis*, un flagelado del intestino de las termitas, forma pseudópodos para ingerir virutas de madera. *Didinium*, un ciliado, se alimenta sólo de *Paramecium*, que engulle con un citostoma temporal en su extremo anterior. A veces hay más de un *Didinium* alimentándose del mismo *Paramecium*. *Podophrya* es un ciliado suctor. Sus tentáculos se agarran a su presa y succionan el citoplasma de ésta hasta el cuerpo de *Podophrya*, donde forma vacuolas alimenticias. *Codosiga*, un flagelado sésil con un collar de microvellosidades, se alimenta de partículas en suspensión en el agua, que son dirigidas hacia el collar por el batido de su flagelo. Técnicamente, todos son casos de fagocitosis.

alimento. Conforme la invaginación penetra más profundamente en la célula, se independiza de la superficie (p. 53). La partícula de alimento queda así alojada en el interior de una vesícula rodeada de membrana, la **vacuola alimenticia** o **fagosoma**. Los lisosomas, pequeñas vesículas que contienen enzimas digestivas, se fusionan al fagosoma y vacían en él su contenido, con lo que comienza la digestión. Los productos digeridos son absorbidos a través de la membrana de la vacuola, por lo que ésta se va haciendo cada vez más pequeña. Cualquier material no digerible se expulsa al exterior mediante exocitosis, para lo que la vacuola se fusiona de nuevo con la membrana celular. En la mayoría de los ciliados, muchos flagelados y muchos apicomplejos, la fagocitosis se localiza en una estructura bucal definida, el **citostoma** (Figuras 12-8 y 12-24). En las amebas, la fagocitosis puede ocurrir en cualquier punto mediante el englobamiento de la partícula por pseudópodos. En las amebas con teca, las partículas deben ser ingeridas a través de una abertura en el caparazón. Los flagelados pueden formar

un citostoma temporal, generalmente en una posición característica, o presentar un citostoma permanente, con una estructura especializada. Muchos ciliados tienen una formación característica para la expulsión de los materiales de desecho, el **citopigio** o **citoprocto**, situado en un lugar determinado. En algunos, el citopigio es también el lugar por el que se expulsa el contenido de la vacuola contráctil.

La alimentación saprozoica puede producirse por pinocitosis o por transporte de solutos directamente a través de la membrana celular externa. La pinocitosis y el transporte a través de membrana se discuten en la p. 54. El transporte directo a través de membrana puede ser por difusión, transporte facilitado o transporte activo. Probablemente la difusión tenga muy poca o ninguna importancia en la alimentación de los protozoos, excepto posiblemente en algunas especies endosimbiontes. Algunas moléculas alimenticias importantes, como la glucosa y los aminoácidos, pueden incorporarse al interior de la célula por difusión facilitada y transporte activo.

Se ha demostrado que una sustancia estimuladora, o «inductor», debe estar presente en el medio externo de muchos protozoos para que se inicie la pinocitosis. Varias proteínas actúan como inductores, pero ciertas sales y otras sustancias también pueden estimular la pinocitosis; parece que el inductor debe ser una molécula cargada positivamente. La pinocitosis tiene lugar en el extremo interior de la citofaringe, en los protozoos que poseen esta estructura.

REPRODUCCIÓN

Los fenómenos sexuales están muy extendidos entre los protozoos, y pueden preceder a ciertas fases de la reproducción asexual, pero no existe desarrollo embrionario: los protozoos no tienen embriones. Los rasgos esenciales de tales procesos sexuales son una división reductora del número de cromosomas a la mitad (número diploide a número haploide), el desarrollo de células sexuales (gametos) o al menos núcleos gaméticos, y generalmente una fusión de los núcleos gaméticos (p. 235).

Fisión

El proceso de multiplicación celular que se traduce en la aparición de más individuos recibe, al referirse a los protozoos, el nombre de **fisión**. El tipo de fisión más común es la **binaria**, de la que resultan dos individuos esencialmente idénticos (Figura 12-9). Cuando la célula hija es considerablemente más pequeña que la madre y posteriormente crece hasta el tamaño adulto, el proceso se llama **gemación**, y se da en varios ciliados. En la **fisión múltiple**, la división del citoplasma (citocinesis) está precedida por varias divisiones nucleares, de forma que se producen varios individuos simultáneamente (Figura 12-20). La división múltiple, o **esquizogonia**, es común entre los Esporozoos y algunos Sarcodinos. Si la fisión múltiple está precedida o asociada a la unión de gametos, se conoce como **esporogonia**.

Todos los tipos de división anteriores están acompañados de alguna forma de mitosis (p. 56), que a veces es bastante diferente de la que ocurre en los metazoos. Por ejemplo, la membrana nuclear persiste a menudo durante la mitosis, y el

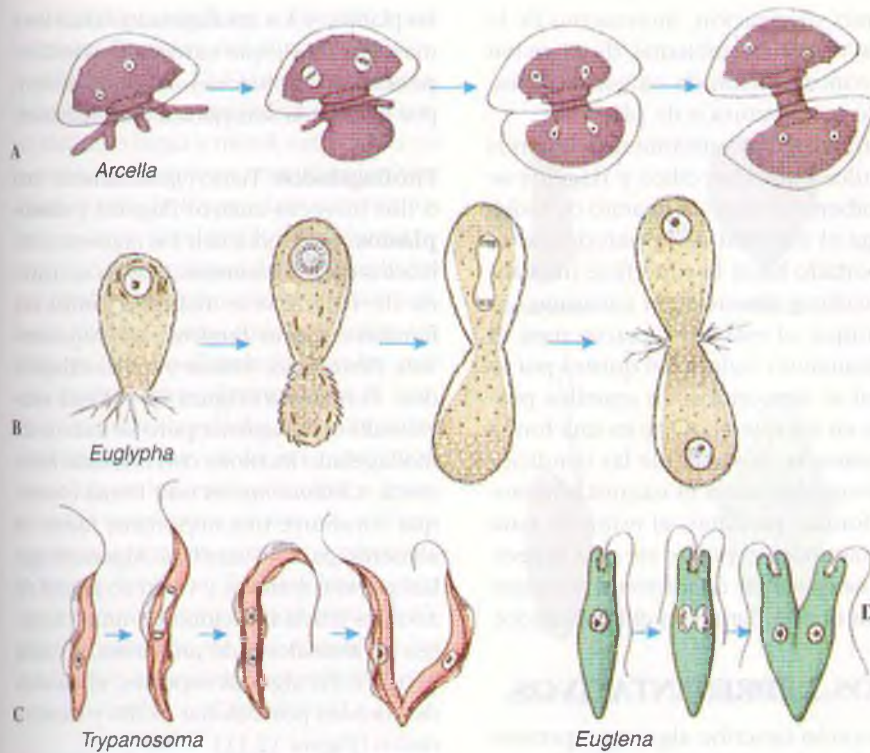


Figura 12-9

Fisión binaria en algunos sarcodinos y flagelados. **A**, Los dos núcleos de *Arcella* se dividen a la vez que parte del citoplasma sale fuera y secreta una nueva cubierta para la célula hija. **B**, La testa de otro sarcodino, *Euglypha*, está formada por placas secretadas. La secreción de estas placas para la célula hija comienza antes de que el citoplasma comience a salir por la abertura. El núcleo se divide a la vez que se está formando la nueva testa. **C**, *Trypanosoma* tiene un cinetoplasto (parte de la mitocondria) cerca del cinetosoma de su flagelo, junto al extremo posterior del estado que se representa aquí. Todas estas estructuras deben replicarse antes de la división de la célula. **D**, División de *Euglena*. Comparar **C** y **D** con la Figura 12-26, división de un cilióforo.

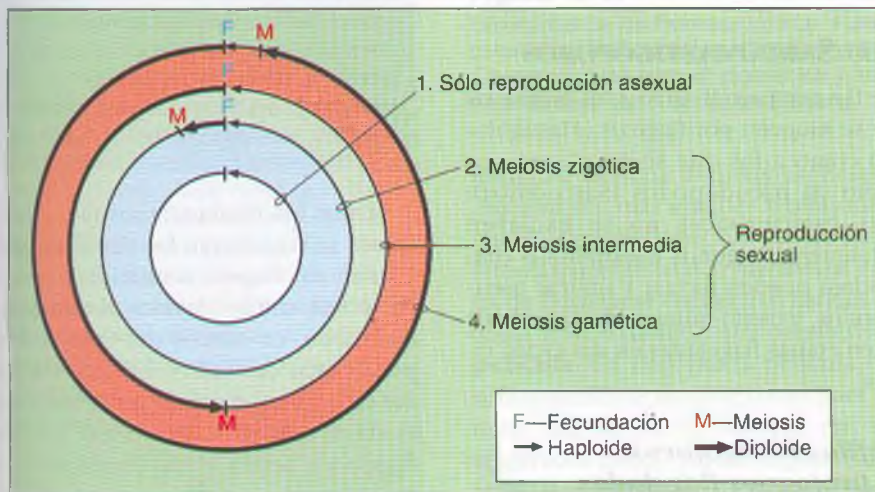


Figura 12-10

Ritmo de fecundación y meiosis (división reduccional) en varios protozoos. 1. Solamente reproducción asexual, todos los individuos, presumiblemente haploides. 2. Meiosis zigótica, en la que la división reduccional se produce inmediatamente después de la fecundación (formación del cigoto). 3. Meiosis intermedia, en la que individuos diploides, que se reproducen asexualmente, sufren meiosis para dar lugar a individuos haploides que se reproducen sexualmente. La fecundación restablece la condición diploide. 4. Meiosis gamética, en la que la meiosis se produce durante la formación de los gametos, y todas las células, excepto éstos, son diploides.

huso acromático puede formarse dentro del núcleo. No se han observado centriolos en la división nuclear de los ciliados; la membrana nuclear persiste en la mitosis micronuclear, con el huso acromático dentro del núcleo. El macronúcleo de los ciliados parece sencillamente alargarse, constreñirse y dividirse sin fenómeno mitótico reconocible alguno (**amitosis**).

Procesos sexuales

Aunque todos los protozoos se reproducen asexualmente y algunos parecen ser exclusivamente asexuales, la existencia de fenómenos sexuales está muy extendida entre los protozoos, lo que pone de manifiesto su valor selectivo como medio de recombinación genética. Los núcleos de los gametos, o pronúcleos, que se fusionan en la fecundación para restituir el número diploide de cromosomas, aparecen generalmente en células gaméticas especiales. Cuando los gametos son todos iguales se denominan **isogametos**, pero la mayor parte de las especies tienen dos tipos distintos o **anisogametos**.

Estamos acostumbrados a pensar en el ritmo de la meiosis tal y como ocurre en los metazoos, durante o justo antes de la formación de los gametos: **meiosis gamética** (Figura 12-10). De hecho, éste es el caso de algunos flagelados, los Heliozoos y los Cilióforos. Sin embargo, en otros flagelados y en los Esporozoos, las primeras divisiones tras la fecundación son meióticas (**meiosis zigótica**), y todos los individuos producidos asexualmente (por mitosis) en el ciclo vital hasta el siguiente cigoto son haploides. Se cree que la mayoría de los protozoos que no se reproducen sexualmente son haploides, pero esto es difícil de comprobar, ya que no hay meiosis. En algunos Granulorreticulosa (foraminíferos) se da una alternancia de generaciones haploides y diploides (**meiosis intermedia**), un fenómeno muy extendido entre las plantas.

La fecundación de un gameto por otro se conoce como **singamia**, pero algunos fenómenos sexuales en los protozoos no presentan este proceso. Un ejemplo es la **autogamia**, en la que los núcleos gaméticos proceden de una meiosis y se unen para formar un cigoto dentro del mismo organismo que los produjo; otro ejemplo es la **conjugación**, en la que se produ-

ce un intercambio de núcleos gaméticos entre una pareja de organismos (conjugantes). La conjugación se describirá más adelante, al tratar de los paramecios.

ENQUISTAMIENTO Y EXQUISTAMIENTO

Separados como están del medio externo únicamente por su delicada membrana celular, parece sorprendente que los protozoos tengan tanto éxito en hábitat sujetos a condiciones muchas veces extremas. Esto está directamente relacionado con su capacidad para formar quistes: formas durmientes caracterizadas por la posesión de cubiertas externas resistentes y por una paralización más o menos completa de la maquinaria metabólica. La formación de quistes es también importante para muchas formas parásitas, que deben sobrevivir en ambientes hostiles entre un hospedador y otro (Figura 12-1). Sin embargo, algunos parásitos no forman quistes, y aparentemente dependen de la transferencia directa entre hospedadores. Las fases reproductoras, como la fisión, la gemación y la singamia pueden tener lugar en el interior del quiste en ciertas especies. No se ha detectado enquistamiento en *Paramecium*, y es raro o no existe en las formas marinas.

Los quistes de ciertos protozoos del suelo y las aguas dulces tienen una resistencia sorprendente. Los del ciliado del suelo *Colpoda* pueden sobrevivir durante 7 días en aire líquido y durante 3 horas a 100 °C. Se ha demostrado la supervivencia de quistes de *Colpoda* en suelo seco hasta durante 38 años, y los de un pequeño flagelado (*Podo*) pueden resistir ¡hasta 49 años! Sin embargo, no todos los quistes tienen estas capacidades. Los de *Entamoeba histolytica* tolerarían la acidez gástrica, pero no la desecación, ni temperaturas superiores a los 50 °C, o la luz del sol.

Las condiciones que estimulan el enquistamiento no se han comprendido por completo, aunque en algunos casos la formación de quistes es cíclica y se produce en determinadas etapas del ciclo vital. En la mayoría de las formas de vida libre, los cambios ambientales adversos favorecen el enquistamiento. Estas condiciones pueden ser una deficiencia de

alimento, desecación, incremento de la presión osmótica ambiental, disminución de la concentración de oxígeno o cambios de temperatura o de pH.

Durante el enquistamiento, algunos orgánulos como los cilios y flagelos se reabsorben, mientras el aparato de Golgi segrega el material de la pared, que es transportado hacia la superficie mediante vesículas y liberado por extrusión.

Aunque el estímulo exacto para el exquistamiento (salida del quiste) por lo general se desconoce, en aquellos protozoos en los que el quiste es una forma de resistencia, la vuelta de las condiciones favorables inicia el exquistamiento. En la formas parásitas, el estímulo para el exquistamiento puede ser más específico y necesitar de condiciones semejantes a las que se darían en el hospedador.

TIPOS REPRESENTATIVOS

Esta sección describe algunos representantes de cada uno de los grandes grupos de protozoos, para proporcionar al estudiante una base de comparación entre los grupos y una idea de la diversidad de los protozoos. Formas como *Amoeba* y *Paramecium*, aunque de gran tamaño y fáciles de obtener, no son del todo representativas, ya que sus ciclos vitales son, de alguna forma, más simples que los de otros miembros de sus grupos respectivos.

FILO SARCOMASTIGÓFOROS

Este filo comprende tanto a los protozoos que se mueven por flagelos (Mastigóforos) como a los que se desplazan por medio de pseudópodos (Sarcodinos). Estas características no se excluyen mutuamente; algunos mastigóforos (flagelados) pueden formar y utilizar pseudópodos, y cierto número de sarcodinos tienen etapas flageladas en sus ciclos vitales.

Subfilo Mastigóforos: los protozoos flagelados

Aunque algunos flagelados pueden formar pseudópodos, su medio de locomoción primario son uno o más flagelos. Probablemente los protozoos más primitivos se encuentren en este subfilo. El grupo se divide en fitoflagelados (clase Fitomastigóforos), que normalmente tienen clorofila y son por tanto semejantes a

las plantas, y los zooflagelados (clase Zoo-mastigóforos), que carecen de clorofila, pueden ser holozoicos o saprozoicos y, por tanto, son semejantes a los animales.

Fitoflagelados. Tienen generalmente uno o dos (a veces cuatro) flagelos y **cloroplastos**, que contienen los pigmentos utilizados en la fotosíntesis. Son en su mayoría de vida libre e incluyen formas tan familiares como *Euglena*, *Chlamydomonas*, *Peranema*, *Volvox* y los dinoflagelados. *Peranema* (Figura 12-11) está relacionado con *Euglena*, pero se trata de un fitoflagelado incoloro con nutrición holozoica. *Chlamydomonas* es otra forma común, que constituye una importante fuente de alimento para las amebas. Algunos flagelados son coloniales y viven en grupos de zooides (cada individuo de una colonia, sea de animales o de protozoos, se llama zooide). En algunas especies, el número de zooides por colonia es fijo y característico (Figura 12-11).

Tradicionalmente, los zoólogos han considerado a los fitoflagelados como protozoos, pero los botánicos los denominan algas. Como los fitomastigóforos son solamente una clase dentro de un filo, pero como algas, comprenden entre 6 y 9 divisiones (taxón vegetal equivalente al filo). Una anomalía curiosa: los mismos organismos reciben tratamientos taxonómicos muy diferentes, según la asignatura que se estudie. Esperemos que futuras investigaciones filogenéticas contribuyan a aclarar estos problemas.

Entre los fitoflagelados más interesantes se encuentran los dinoflagelados. Tienen un flagelo longitudinal y otro ecuatorial, ambos alojados, al menos parcialmente, en surcos del cuerpo. Éste puede estar desnudo o cubierto por placas de celulosa o valvas, o por una membrana de celulosa. La mayoría de los dinoflagelados tienen cromatóforos pardos o amarillos, aunque algunos son incoloros. Muchas especies, tanto incoloras como pigmentadas, pueden ingerir sus presas a través de una región bucal situada entre las placas de la parte posterior del cuerpo. *Ceratium* (Figura 12-11), por ejemplo, tiene una gruesa cubierta con largas espinas por las que se extiende el cuerpo, pero puede capturar alimento con

pseudópodos posteriores e ingerirlo entre las placas flexibles del surco posterior. *Noctiluca* (Figura 12-11), un dinoflagelado incoloro, es un depredador voraz con un tentáculo largo y móvil, cerca de cuya base emerge su único y corto flagelo. *Noctiluca* es uno de los muchos organismos marinos que produce luz (bioluminiscencia). Varios grupos de fitoflagelados son productores primarios del plancton, tanto marino como dulceacuático; sin embargo, los dinoflagelados son los más importantes, particularmente en el mar. Hay unos dinoflagelados, denominados zooxantelas, que viven en asociación mutualista en los tejidos de ciertos invertebrados, como otros protozoos, anémonas de mar, corales corno y pétreos y moluscos bivalvos. La asociación con corales corno tiene importancia ecológica y económica, ya que solamente los corales con zooxantelas pueden formar arrecifes coralinos (Capítulo 14).

Los dinoflagelados pueden producir daños a otros organismos, como cuando constituyen una «marea roja». Aunque este nombre se aplicó originalmente a situaciones en las que los organismos se reproducían con tal profusión que el agua tomaba color rojo, actualmente se llama marea roja a cualquier caso de proliferación que produzca niveles detectables de sustancias tóxicas. El agua puede estar roja, marrón, amarilla o sin ningún color en absoluto. Las sustancias tóxicas no son, en apariencia, dañinas para el organismo que las produce, pero son extremadamente venenosas para los peces y otros organismos marinos. Hay varios tipos distintos de dinoflagelados y una especie de cianofíceas responsables de mareas rojas. Este fenómeno ha producido considerables pérdidas económicas para la industria pesquera, especialmente la marisquera. Existe otro flagelado que produce una toxina que se concentra en la cadena trófica, especialmente en grandes peces de los arrecifes coralinos. La enfermedad que provoca en el hombre tras la ingestión de estos peces se conoce como ciguatera.

***Euglena viridis*.** Flagelado (Figura 12-12) que se estudia muchas veces en cursos de introducción a la zoología. Su hábitat natural son arroyos y charcas con considerable vegetación. Estos organismos son ahusados y de unos 60 µm de

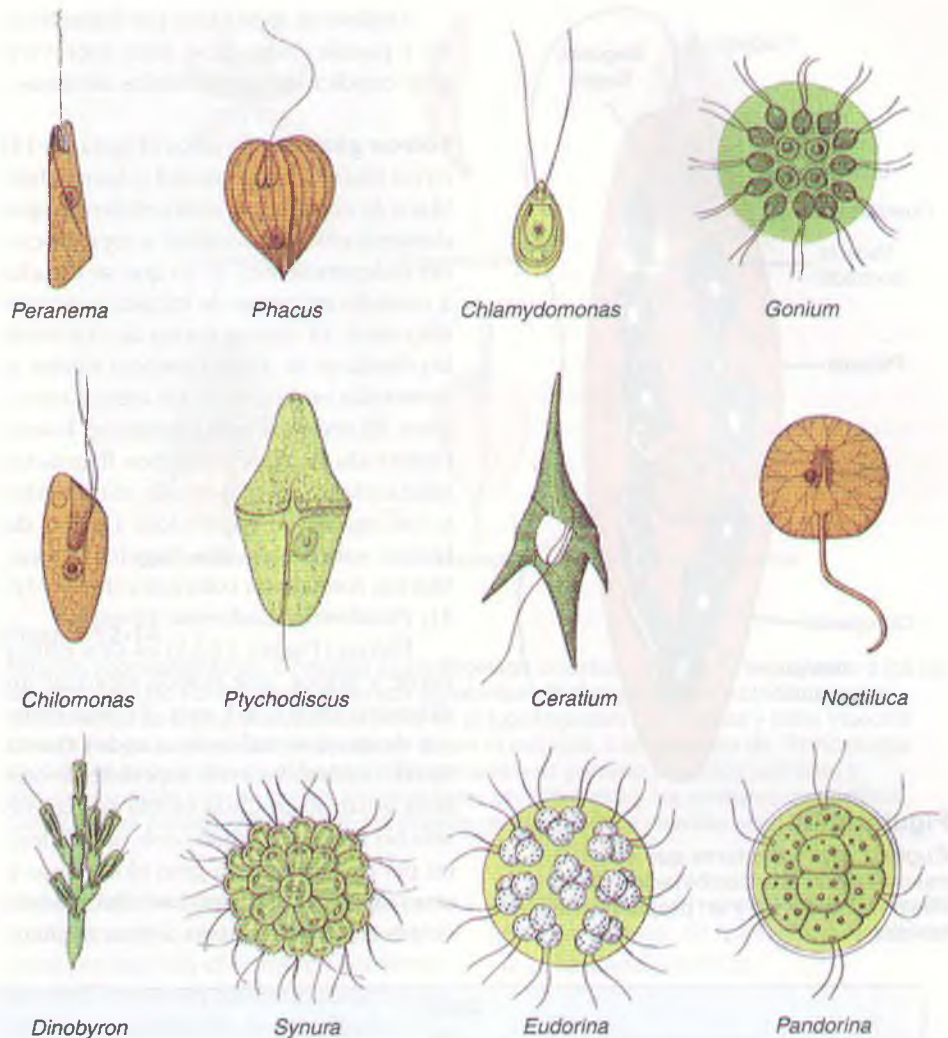


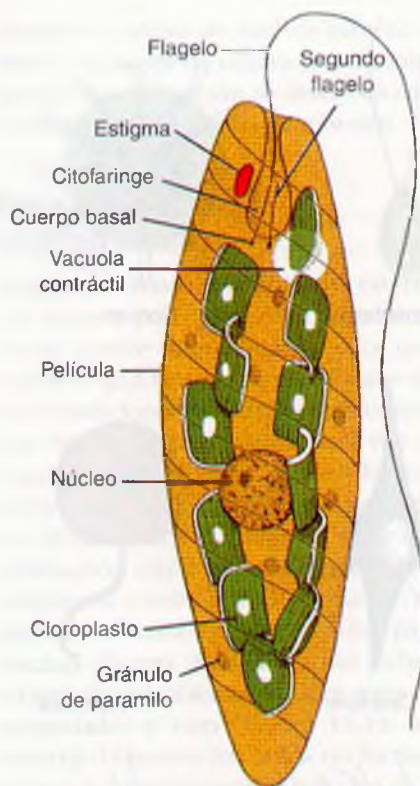
Figura 12-11

Diversidad de los fitomastigóforos. *Pandorina*, *Eudorina*, *Synura*, *Gonium* y *Dinobryon* son coloniales. *Ptychodiscus*, *Ceratium* y *Noctiluca* son dinoflagelados. *Noctiluca*, *Peranema* y *Chilomonas* no poseen pigmentos y no son fotosintéticos. *Phacus* tiene dos flagelos, uno de ellos muy corto, como en *Euglena*.

longitud, aunque algunas especies de *Euglena* son más grandes y otras menores (*E. oxyuris* tiene 500 µm de largo). Inmediatamente bajo la membrana externa de *Euglena* se encuentran bandas proteicas y microtúbulos, que constituyen la **película**. En *Euglena* la película es lo suficientemente flexible como para permitir que se doble, aunque en otros euglénidos puede ser más rígida. Un **flagelo** se extiende desde la **citofaringe**, en forma de botella y situada en el extremo anterior, mientras que un segundo flagelo, mucho más corto, no llega a salir de ésta. En la base de cada flagelo se encuentra un **cinetosoma** o **cuerpo basal**, y una **vacuola contráctil** vierte a la citofaringe. Una mancha ocular roja, o **estigma**, parece funcionar en la orien-

tación hacia la luz. En el interior del citoplasma se encuentran **cloroplastos** ovales que contienen clorofila y confieren al organismo su color verdoso. Los **cuerpos de paramilo** son masas, de distintas formas, de un material de reserva parecido al almidón.

La nutrición de *Euglena* es generalmente autótrofa (holofítica), pero si se mantiene al organismo en la oscuridad, hace uso de la alimentación saprozoica, absorbiendo nutrientes a través de su superficie corporal. Se pueden conseguir mutantes de *Euglena* que han perdido permanentemente su capacidad fotosintética. Aunque *Euglena* no ingiere alimento sólido, algunos euglénidos son fagotróficos. *Peranema* tiene un citostoma que se abre a lo largo de la citofaringe.

**Figura 12-12**

Euglena. Los caracteres que se muestran son una combinación de los observados *in vivo* y en preparaciones teñidas.

Euglena se reproduce por fisión binaria y puede enquistarse para sobrevivir ante condiciones ambientales adversas.

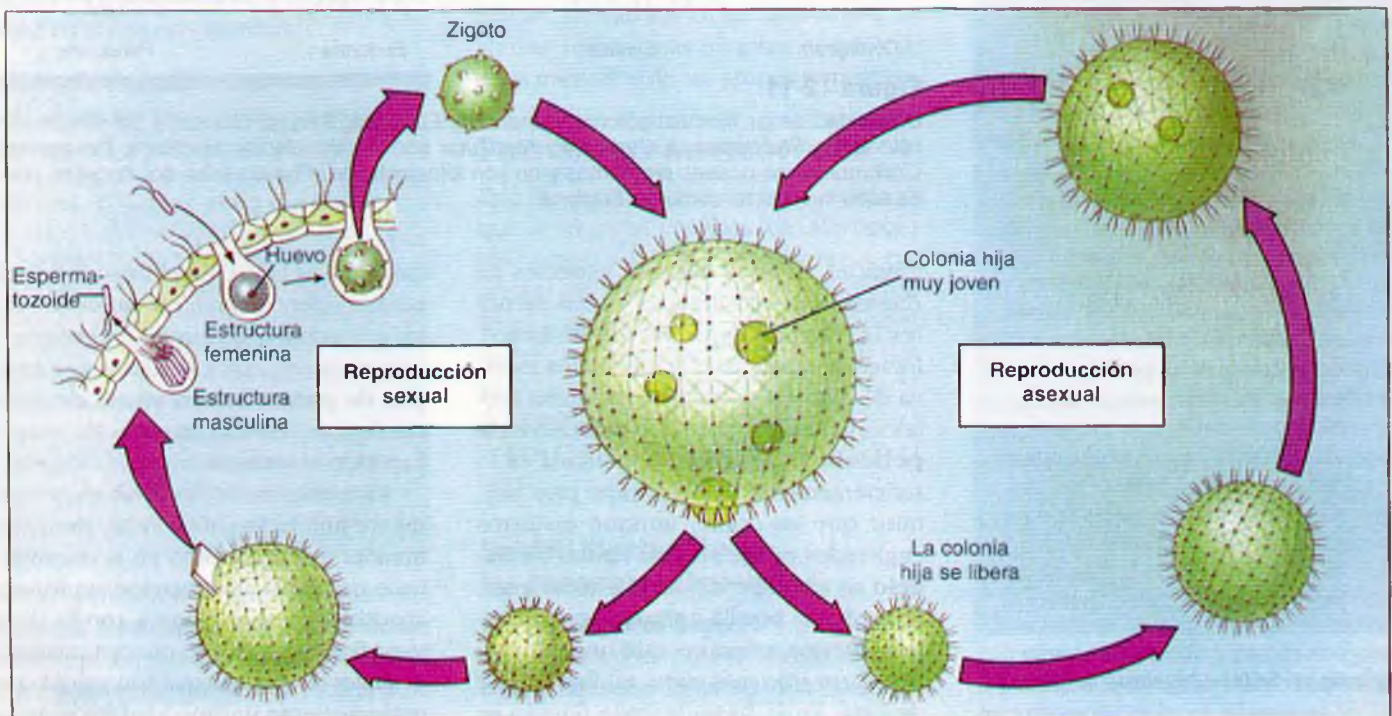
***Volvox globator*.** *Volvox* (Figura 12-13) es un fitoflagelado colonial (algunos biólogos lo consideran multicelular porque contiene células somáticas y reproductoras independientes, p. 5) que se estudia a menudo en cursos de iniciación o introductorios, ya que su forma de constituir la colonia es de alguna manera similar al desarrollo embrionario de ciertos metazoos. El orden al que pertenece *Volvox* (Volvocida) incluye a muchos flagelados dulciacuícolas, la mayoría de ellos verdes y con una pared de celulosa a través de la que sobresalen dos flagelos cortos. Muchas formas son coloniales (Figura 12-11, *Pandorina*, *Eudorina*, *Gonium*).

Volvox (Figura 12-13) es una esfera verde y hueca, que puede alcanzar un diámetro de 0,5 a 1 mm. Es una colonia de muchos miles de zooides (hasta 50 000) embutidos en la superficie de una bola gelatinosa. Cada célula se parece mucho a un euglenido, con un núcleo, un par de flagelos, un gran cloroplasto y una mancha ocular roja. Las células adyacentes están unidas unas a otras median-

tes bandas de citoplasma. En uno de los polos (generalmente hacia donde se mueve la colonia), los estigmas son ligeramente mayores. La acción coordinada de los flagelos hace que la colonia se mueva girando sobre sí misma.

En *Volvox* se produce una división de funciones hasta el extremo de que muchos de los zooides son células somáticas dedicadas a la nutrición y a la locomoción, mientras que unas pocas células germinales situadas en la mitad posterior son las encargadas de la reproducción. La reproducción puede ser sexual o asexual, y en ambos casos, solamente toman parte ciertos zooides de posición ecuatorial o posterior.

La polaridad original de los zooides en la colonia es tal que los flagelos están dirigidos hacia la cavidad interior. Para acabar con los flagelos dirigidos hacia fuera, de forma que sea posible la locomoción, la colonia completa debe desplegarse (como un dedo de guante) de dentro a fuera. Este proceso, llamado *inversión*, es *muy inusual*. De todos los restantes organismos vivos, solamente las esponjas (filo Poríferos) tienen un proceso de desarrollo comparable.

**Figura 12-13**

Ciclo vital de *Volvox*. La reproducción sexual tiene lugar en primavera y verano, cuando las células reproductoras especializadas, que son diploides, se dividen para formar colonias jóvenes que permanecen dentro de la colonia madre hasta que son suficientemente grandes para sobrevivir. La reproducción sexual tiene lugar fundamentalmente en otoño, cuando se desarrollan las células sexuales, haploides. Los huevos fecundados pueden enquistarse para pasar el invierno, desarrollándose hasta colonias maduras en primavera. En algunas especies, las colonias tienen sexos separados; en otras, tanto óvulos como espermatozooides se producen en la misma colonia.

La **reproducción asexual** en *Volvox* tiene lugar mediante divisiones mitóticas repetidas de una de las células germinales hasta formar una esfera hueca de células, con los extremos flagelados de éstas hacia el interior. Entonces la esfera se revuelve sobre sí misma de dentro a fuera hasta formar una colonia hija semejante a la colonia parental. En el interior de la colonia madre se forman varias esferas hijas antes de que aquélla se rompa y éstas queden libres en el exterior.

En la **reproducción sexual**, algunos de los zooides se diferencian en **macrogametos** y **microgametos** (Figura 12-13). Los macrogametos (óvulos) son de mayor tamaño, pero menos numerosos, y están cargados con sustancias alimenticias para la nutrición de la joven colonia. Los microgametos, mediante divisiones repetidas, forman haces o esferas de pequeños espermatozoides flagelados, que, tras madurar, abandonan la colonia madre y nadan hasta encontrar un óvulo maduro. Tras la fecundación, el cigoto segrega una cubierta dura y espinosa a su alrededor. Cuando quedan libres por rotura de la colonia parental, los cigotos permanecen quiescentes durante el invierno. En el interior de su cápsula, el cigoto sufre repetidas divisiones, dando lugar a una pequeña colonia que eclosiona en verano. Después pueden producirse varias generaciones asexuales durante el verano, antes de que tenga lugar de nuevo la reproducción sexual.

Zooflagelados. Son todos incoloros, carecen de cloroplastos y tienen nutrición saprozoica u holozoica. La mayoría son simbios.

Algunos de los protozoos parásitos más importantes son zooflagelados. Muchos de ellos pertenecen al género *Trypanosoma* (Figura 12-14) y viven en la sangre de peces, anfibios, reptiles, aves y mamíferos. Algunos no son patógenos, pero otros producen enfermedades graves en el hombre y los animales domésticos. *T. brucei gambiense* y *T. brucei rhodesiense* provocan la enfermedad del sueño en el hombre, mientras que *T. brucei brucei* causa una dolencia análoga en los animales domésticos. Todos ellos están transmitidos por la mosca tse-tse (*Glossina*). *T. brucei rhodesiense*, el más virulento de los tripanosomas de la enfermedad del sueño, y *T. b. brucei* tienen reservorios naturales (el anti-

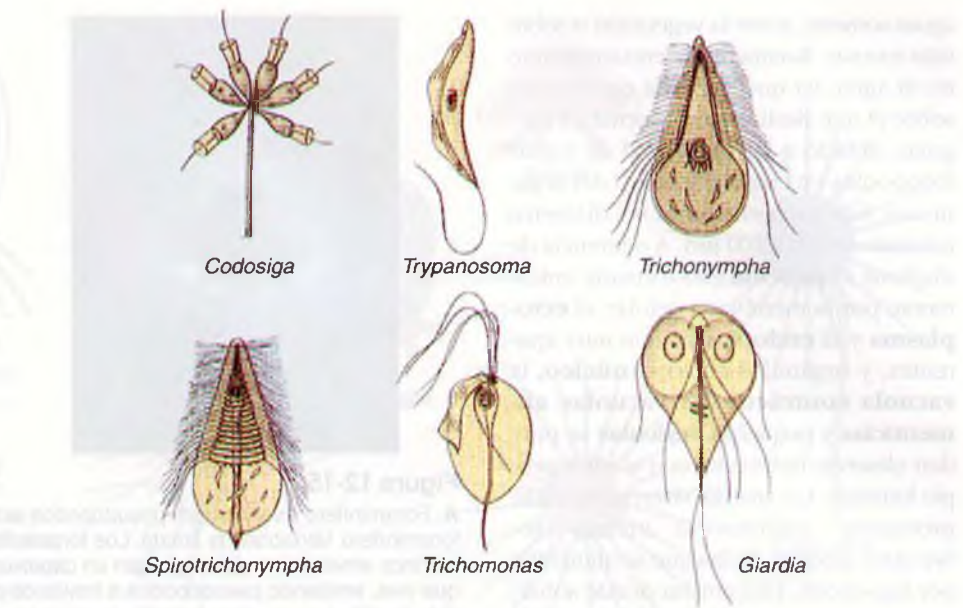


Figura 12-14

Algunos zoomastigóforos. *Codosiga* es un flagelado colonial con células semejantes a las de las esponjas (filo Poríferos). El resto son simbios. *Trichonympha*, *Spirotrichonympha* y *Trichomonas* se encuentran comúnmente en el tubo digestivo de termitas y otros insectos comedores de madera, donde ayudan a digerir la celulosa. Las especies de *Trichomonas* también se encuentran en el hombre. *Trypanosoma* es parásito de varios animales y algunas especies causan graves enfermedades en el hombre y los animales domésticos. *Giardia* es un parásito intestinal de los mamíferos que produce diarreas en el hombre.

lope y otros mamíferos salvajes) a los que, aparentemente, no afecta el parásito. *T. cruzi* produce en el hombre la enfermedad de Chagas, en América Central y del Sur, y es transmitido por la picadura de chinches reduvidas (Triatominae). Tres especies de *Leishmania* son patógenas para el hombre. Una de ellas produce una grave afección visceral, especialmente del hígado y del bazo, otra causa lesiones en las mucosas de nariz y garganta, y en los casos más leves, ciertas lesiones cutáneas. Todas ellas son transmitidas por moscas de la arena. La leishmaniasis visceral y la leishmaniasis cutánea son comunes en ciertas regiones de África y Asia, mientras que la forma mucocutánea se encuentra en América Central y del Sur.

Las diversas especies de *Trichomonas* (Figura 12-14) son simbios. *T. hominis* aparece en el ciego y el colon del hombre, y aparentemente es inocuo. *T. vaginalis* habita en el tracto urogenital de los seres humanos, se transmite por contacto sexual y puede producir vaginitis. Otras especies de *Trichomonas* están ampliamente distribuidas en todas las clases de vertebrados y en muchos invertebrados.

Giardia lamblia puede muchas veces no tener ningún efecto en el intestino

humano, pero en otros casos produce diarreas graves. Se transmite a través de la contaminación fecal.

Giardia lamblia se transmite generalmente a través de depósitos contaminados por aguas residuales. La misma especie, sin embargo, vive en una gran cantidad de mamíferos aparte del hombre. Los castores son una importante fuente de infección en las montañas del oeste de los Estados Unidos. Cuando uno ha recorrido muchos kilómetros en un día caluroso, puede ser muy tentador llenar la cantimplora en un estanque de aguas claras, que ha quedado embalsada por un dique de castores. Así se han producido muchos casos de infección*.

Subfilo Sarcodinos

Superclase Rizópodos

***Amoeba proteus*.** De las amebas, la especie más comúnmente estudiada es *Amoeba proteus*. Vive en arroyos tranquilos y estanques de aguas claras, a menudo en

* N. del T. En España la lamblisis (o giardiasis) es endémica en Galicia.

aguas someras, sobre la vegetación o sobre las rocas. Raramente se encuentra libre en el agua, ya que necesita un sustrato sobre el que deslizarse. Su forma es irregular, debido a su capacidad de emitir lobopodios en cualquier punto del organismo. Son incoloras, con un diámetro máximo de 250 a 600 μm . A diferencia de *Euglena*, la **película** está formada únicamente por la membrana celular; el **ectoplasma** y el **endoplasma** son muy aparentes, y orgánulos como el **núcleo**, la **vacuola contráctil**, las **vacuolas alimenticias** y pequeñas **vesículas** se pueden observar fácilmente con el microscopio lumínico. Las amebas viven sobre algas, protozoos, rotíferos o incluso sobre otras amebas, de las que se alimentan por fagocitosis. Una ameba puede sobrevivir durante muchos días sin alimentarse, pero disminuye de tamaño durante ese período. El tiempo que una vacuola alimenticia invierte en la digestión varía con el tipo de alimento, pero generalmente oscila entre 15 y 30 horas. Cuando la ameba alcanza su tamaño definitivo, se divide por fisión binaria con mitosis típica.

Otros Rizópodos. Existen muchas especies de amebas; por ejemplo, *Amoeba verrucosa* posee pseudópodos cortos; *Cbaos carolinense* (*Peromyxa carolinensis*) es varias veces mayor que *A. proteus*, y *A. radiosa* tiene muchos pseudópodos largos y delgados.

Hay muchas amebas entozoicas, la mayor parte de las cuales viven en el intestino del hombre o de otros animales. Dos géneros comunes son *Endamoeba* y *Entamoeba*. *Endamoeba blattae* es un endocomensal en el intestino de cucarachas, y otras especies emparentadas se encuentran en las termitas. *Entamoeba histolytica* es el rizópodo más importante parásito del hombre. Vive en el intestino grueso y puede invadir la pared intestinal mediante la secreción de enzimas que la atacan. Si esto ocurre, puede producirse una disentería amebiana grave, a veces fatal. Estos organismos pueden ser transportados por la sangre hasta el hígado u otros órganos, donde causan abscesos. Muchas personas infectadas muestran pocos o ningún síntoma, pero son portadores que transmiten quistes con sus heces. La infección se extiende a través del agua contaminada o de alimentos con quistes.



A



B

Figura 12-15

A. Foraminífero vivo, con sus pseudópodos extendidos fuera del caparazón. **B.** Caparazón del foraminífero *Vertebrealima striata*. Los foraminíferos (Clase Granuloreticulosea) son protozoos marinos ameboides, que segregan un caparazón calcáreo dividido en muchas cámaras en el que vive, emitiendo pseudópodos a través de poros para formar una capa exterior. En principio el animal tiene una sola cámara, y conforme crece, produce una sucesión de cámaras cada vez mayores, proceso que continúa durante toda su vida. Muchos foraminíferos son planctónicos, y cuando mueren, sus caparazones se incorporan al limo del fondo marino.

Otras especies de *Entamoeba* que se encuentran en el hombre son *E. coli*, del intestino, y *E. gingivalis* en la boca. Ninguna de estas especies causa daños.

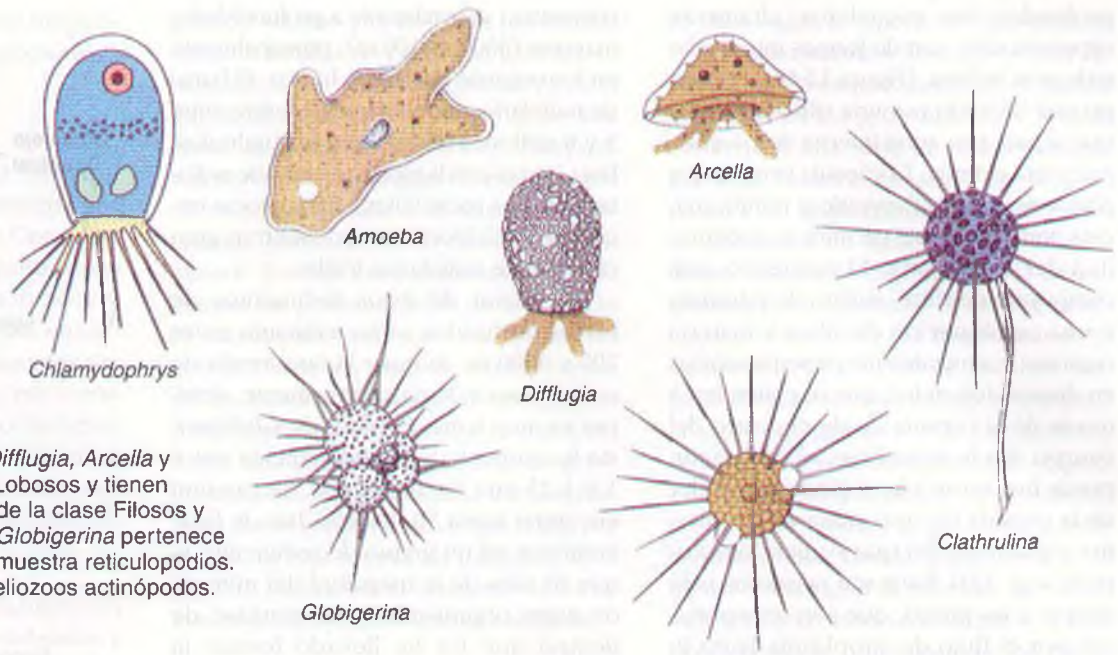
No todos los rizópodos están «desnudos» como las amebas. Algunos tienen su delicada membrana plasmática cubierta por una **teca** o testa protectora: *Arceia* y *Diffugia* (Figura 12-16) son sarcodinos comunes. Poseen una teca formada por la secreción de material silíceo o quitinoso, que puede estar reforzado por granos de arena. Se mueven por medio de pseudópodos que emiten a través de orificios en la cubierta.

Los **foraminíferos** (clase Granuloreticulosea) son un antiguo grupo de rizópodos tecados que se encuentran en todos los océanos, con unos pocos representantes en aguas dulces y salobres. La mayoría de los foraminíferos viven en el fondo del océano en números increíbles, en lo que constituye quizás la mayor biomasa de todos los grupos animales del planeta. Sus tecas o caparazones son de numerosos tipos (Figuras 12-15 y 12-16). La mayoría de sus caparazones son multicamerales y están constituidos por carbonato cálcico, aunque a veces utilizan sílice y otros materiales extraños. Emiten delgados pseudópodos a través de aberturas en el caparazón, que después se ramifican y anastomosan hasta formar una red protoplásmica (**reticulopodios**) en la que atrapan a sus presas. En esta red se digieren las presas capturadas, y los pro-

ductos de la digestión son transportados al interior por el flujo de protoplasma. Los ciclos vitales de los foraminíferos son complejos, ya que implican múltiples divisiones y alternancia de generaciones diploides y haploides (meiosis intermedia).

Algunos de los llamados «mohos del fango» (en inglés «slime molds») (clase Eumycetozoa), especialmente *Dictyostelium discoideum*, han sido objeto de un intenso estudio por su fascinante ciclo de desarrollo. En condiciones naturales, esta especie vive en detritos de bosques de todo el mundo. Se alimenta de bacterias y se reproduce por división binaria mientras la cantidad de alimento sea suficiente; sin embargo, cuando ésta disminuye, las amebas se atraen unas a otras, deslizándose en forma de corrientes que convergen hacia un punto central, hasta constituir un **pseudoplasmodio** (una gran masa de células individualizadas). En estas mismas condiciones, los individuos de algunas especies llegan realmente a fusionarse, formando así un único y gran individuo multinucleado (**plasmodio**)*. El pseudoplasmodio de *Dictyostelium* puede migrar cierta distancia hasta un lugar favorable, donde desarrolla un pedúnculo con

* *N. del T.* Se ha respetado aquí el término *plasmodio* tal como aparece en el original inglés; sin embargo, este término debería reservarse para organismos multinucleados, formados a partir de un único individuo por división repetida de su núcleo, pero no de su citoplasma. Cuando varias células se agregan y pierden sus límites individuales para constituir un único organismo con varios núcleos, el término correcto es *sincitio*.

**Figura 12-16**

Diversidad de los Sarcodinos. *Diffugia*, *Arcella* y *Amoeba* pertenecen a la clase Lobosos y tienen lobopodios. *Chlamydomorphys* es de la clase Filosos y tiene filopodios. El foraminífero *Globigerina* pertenece a la clase Granuloreticulosea y muestra reticulopodios. *Actinophrys* y *Clathrulina* son heliozoos actinópodos. Presentan axopodios.

un cuerpo fructífero en su extremo (Figura 12-17). Dentro del cuerpo fructífero se forman quistes de resistencia, que se dispersan ampliamente tras la ruptura de aquél. Existen estudios muy detallados sobre el desarrollo, la genética y la bioquímica de estos organismos.

Superclase Actinópodos. Los actinópodos están formados por la clase Heliozoos, mayoritariamente dulciacuícula, y las tres clases marinas Acantarios, Feodarios y Policistíneos. Los miembros de las clases marinas se conocen comúnmente como **radiolarios**. Todos ellos tienen axopodios, y excepto algunos heliozoos, también caparazones (Figura 12-18). Estos protozoos son organismos diminutos sumamente bellos.

Las características biológicas de los heliozoos dulciacuículas son, en cierto modo, mejor conocidas que las de otros actinópodos. Buenos ejemplos son *Actinosphaerium*, que con su milímetro de diámetro puede observarse a simple vista, y *Actinophrys* (Figura 12-16), de solamente 50 µm de diámetro; ambos carecen de caparazón. *Clathrulina* (Figura 12-16) segrega un caparazón reticulado.

Los protozoos más antiguos que se conocen se encuentran entre los radiolarios. Los radiolarios son casi todos pelágicos (viven en aguas libres). La mayoría son planctónicos y viven en aguas costeras, aunque otros son propios de aguas



A



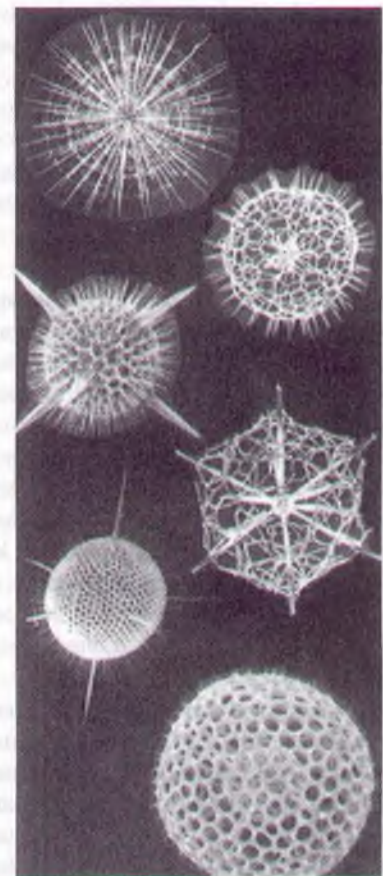
B



C

Figura 12-17

Cuerpos fructíferos de tres géneros de «mohos del fango». A, *Arcyria*. B, *Fuligo*. C, *Tubifera*.

**Figura 12-18**

Tipos de caparazones de radiolarios (clase Policistíneos). En su estudio de estas preciosas formas recogidas en la famosa expedición del *Challenger*, entre 1872 y 1876, Haeckel desarrolló los actuales conceptos de simetría.

profundas. Sus esqueletos, altamente especializados, son de formas intrincadas y de gran belleza. (Figura 12-18). El cuerpo está dividido por una cápsula central que separa una zona interna de citoplasma y otra externa. La cápsula central, que puede ser esférica, ovoide o ramificada, está perforada para permitir la continuidad del citoplasma. El esqueleto está compuesto de sílice, sulfato de estroncio o una combinación de sílice y materia orgánica, y generalmente presenta espinas en disposición radial, que se extienden a través de la cápsula desde el centro del cuerpo. En la superficie, el caparazón puede fusionarse a las espinas. Alrededor de la cápsula hay una masa de citoplasma espumoso, del que surgen los axopodios (p. 220). Estos son pegajosos para atrapar a las presas, que son transportadas por el flujo de citoplasma hasta la cápsula central para ser digeridas. En un lado del eje del axopodio, el ectoplasma se mueve hacia fuera, hacia el ápice, mientras que en el otro lado lo hace hacia dentro, hacia el caparazón.

Los radiolarios pueden tener uno o varios núcleos. Su ciclo vital no se conoce por completo, pero se han observado en ellos procesos de fisión binaria, gemación y esporulación.

Papel de los sarcodinos en la formación de sedimentos terrestres. Los foraminíferos y los radiolarios existen desde épocas precámbricas y han dejado excelentes registros fósiles: en muchos casos, sus caparazones duros han permanecido inalterados. Muchas de las especies extintas son muy semejantes a las actuales. Fueron especialmente abundantes durante los períodos Cretácico y Terciario. Algunos se encuentran entre los mayores protozoos que han existido nunca, con tamaños de hasta 100 mm de diámetro o más.

Durante incontables millones de años, los caparazones de foraminíferos muertos han ido cayendo al fondo de los océanos para formar un sustrato o barro característico, de sustancias calcáreas o silíceas. Gran parte de este barro oceánico está formado únicamente por caparazones del género *Globigerina*: aproximadamente un tercio del fondo marino está constituido por barro de *Globigerina*, especialmente abundante en el océano Atlántico.

Los radiolarios (Figura 12-18), con sus caparazones silíceos menos solubles, se

encuentran generalmente a profundidades mayores (4600 a 6100 m), principalmente en los océanos Pacífico e Índico. El barro de radiolarios probablemente cubre entre 5 y 8 millones de kilómetros cuadrados. Bajo ciertas condiciones, el barro de radiolarios forma rocas (sílex). En las rocas terciarias de California se encuentran gran cantidad de radiolarios fósiles.

El grosor de estos sedimentos de mares profundos se ha estimado entre 700 y 4000 m. Aunque la tasa media de sedimentación varía enormemente, siempre es muy lenta. El barro de *Globigerina* ha aumentado probablemente entre 1 y 1,25 mm en 1000 años. Se pueden encontrar hasta 50 000 conchas de foraminíferos en un gramo de sedimento, lo que da idea de la magnitud del número de estos organismos y la cantidad de tiempo que les ha llevado formar la alfombra sedimentaria del fondo marino.

Del mismo interés, pero de importancia práctica incluso mayor, son los depósitos de calizas y yesos que se formaron por la acumulación de estos organismos cuando el mar cubrió lo que es actualmente tierra. Más tarde, por un levantamiento del fondo marino y otros acontecimientos geológicos, estas rocas sedimentarias emergieron como tierra firme. Los depósitos calizos de muchas áreas de Inglaterra, como los blancos acantilados de Dover, se formaron de esta manera. Las pirámides de Egipto se construyeron con piedras extraídas de lechos calizos formados por una inmensa población de foraminíferos que floreció a principios del Terciario.

Como los fósiles de foraminíferos y radiolarios pueden extraerse mediante perforaciones geológicas, su identificación tiene una considerable importancia para los geólogos del petróleo en cuanto a la correlación de estratos rocosos.

FILO APICOMPLEJOS

Todos los apicomplejos son endoparásitos, con hospedadores en muchos filos animales distintos. La presencia de una cierta combinación de orgánulos, el **complejo apical**, distingue a este filo (Figura 12-19A). El complejo apical está presente solamente en determinados estados del desarrollo de estos organismos; por ejemplo, **merozoítos** y **esporozoítos** (Figura 12-20). alguna de sus estructuras, principal-

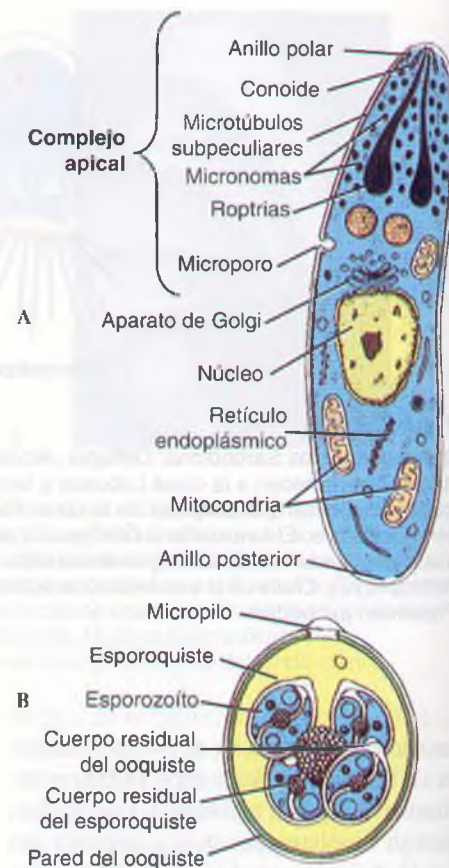


Figura 12-19

A, Esquema de un esporozoíto o merozoíto de un apicomplejo a microscopía electrónica, que muestra el complejo apical. El anillo polar, el conoide, los micronemas, las roptrias, los microtúbulos subpeculiares y el microporo (citostoma) se consideran como componentes del complejo apical. **B**, Ooquiste infectivo de *Eimeria*. El ooquiste es la forma de resistencia y ha sufrido división múltiple tras la formación del cigoto (esporogonia).

mente **roptrias** y **micronemas**, contribuyen aparentemente a la penetración en las células o tejidos del hospedador.

Los orgánulos locomotores son menos patentes en este grupo que en otros protozoos. En algunas etapas intracelulares aparecen pseudópodos, y los gametos de ciertas especies son flagelados. Delgadas fibrillas contráctiles pueden formar ondas de contracción a través de la superficie, para impulsar al organismo por el medio líquido.

El ciclo vital incluye generalmente reproducción sexual y asexual, y a veces aparece un hospedador intermediario invertebrado. En cierto punto de su ciclo vital, el organismo desarrolla una **espora (ooquiste)**, que es infectiva para el nuevo

hospedador y está revestida con frecuencia de una resistente cubierta protectora.

Clase Esporozoos

La clase más importante del filo Apicomplejos, los Esporozoos, contiene tres subclases: las Gregarinas, los Coccidios y los Piroplásmidos. Las gregarinas son parásitos comunes de invertebrados y vertebrados, pero son de escasa importancia económica. Los piroplásmidos tienen cierto interés veterinario: por ejemplo, *Babesia bigemina* produce la fiebre roja de Texas en el ganado. El hombre resulta infectado ocasionalmente por especies de *Babesia* que normalmente parasitan a otros animales.

Subclase Coccidios. Los coccidios son parásitos intracelulares de invertebrados y vertebrados, y el grupo incluye especies de gran importancia médica y veterinaria.

Eimeria. El nombre «coccidiosis» se aplica solamente a las enfermedades infecciosas producidas por *Eimeria* e *Isospora*. El hombre se infecta ocasionalmente por *Isospora*, pero la enfermedad está poco extendida. Sin embargo, una infección con *Isospora* puede ser muy grave en enfermos de sida. Algunas especies de *Eimeria* pueden producir enfermedades graves en ciertos animales domésticos. Los síntomas son generalmente diarrea o disentería graves.

Eimeria tenella es muchas veces fatal para el ganado joven, en el que produce patógenesis intestinales graves. Los organismos sufren esquizogonia (p. 222) en las células intestinales, produciendo finalmente gametos. Tras la fecundación, el cigoto forma un ooquiste que sale del hospedador con las heces (Figura 12-19B). La esporogonia tiene lugar en el ooquiste y fuera del hospedador, originándose ocho esporozoitos en cada ooquiste. La infección se produce cuando un nuevo hospedador ingiere accidentalmente un ooquiste esporulado y los esporozoitos quedan libres por la acción de las enzimas digestivas.

Toxoplasma gondii. Un ciclo vital semejante ocurre en *Toxoplasma gondii*, parásito de gatos, pero esta especie produce también etapas extraintestinales. Estos estadios extraintestinales pueden desarrollarse en una amplia variedad de animales además de los gatos, por ejemplo, roedores,

ganado vacuno y el hombre. Las formas extraintestinales no producen gametos ni ooquistes, pero pueden iniciar el ciclo intestinal si un gato se alimenta de una presa infestada. En el hombre, *Toxoplasma* tiene poco o ningún efecto, excepto en pacientes de sida o en mujeres embarazadas, particularmente en el primer trimestre. En este caso aumentan en gran manera las probabilidades de un defecto de nacimiento en el recién nacido: se cree que el 2 % de los casos de retraso mental en los Estados Unidos están producidos por toxoplasmosis congénita. La toxoplasmosis también es una complicación grave en personas con deficiencia inmunitaria, tanto por el consumo de drogas como por el sida. La ruta normal de infección en el hombre parece ser el consumo de carne infectada e insuficientemente cocinada.

Otra importante fuente de infección con *Toxoplasma* son los gatos domésticos. Los ooquistes aparecen en las heces del gato, por lo que una mujer embarazada no debería limpiar el cajón del animal. Si esto no pudiera evitarse, podría ser aceptable la limpieza diaria, ya que los ooquistes tardan tres días en esporular y resultar infectivos.

Plasmodium: el organismo de la malaria. El coccidio mejor conocido es *Plasmodium*, el organismo causante de la enfermedad infecciosa más importante del hombre: la **malaria** o **paludismo**. Se trata de una enfermedad muy grave, difícil de controlar y muy extendida, particularmente en países tropicales y subtropicales. Hay cuatro especies de *Plasmodium* que afectan al hombre. Aunque cada una de ellas produce su cuadro clínico particular, las cuatro tienen ciclos de desarrollo similares en sus hospedadores (Figura 12-20).

El parásito es transportado por mosquitos (*Anopheles*), que inyectan al hombre los esporozoitos con su saliva mientras pican. Los esporozoitos penetran en las células del hígado e inician la esquizogonia. Los productos de esta división pueden penetrar en otra célula hepática para repetir el ciclo esquizogónico, o, en el caso de *P. falciparum*, invadir los eritrocitos sanguíneos tras un único ciclo en el hígado. El período en el que los parásitos están en el hígado es el **período de incubación**, que se prolonga durante 6 a

15 días, según la especie de *Plasmodium*.

Los **merozoitos** liberados como resultado de la esquizogonia en el hígado penetran en los glóbulos rojos, donde comienzan una serie de ciclos esquizogónicos. Cuando invaden las células, pasan a ser **trofozoitos** ameboides, que se alimentan de hemoglobina. El producto final de la digestión de la hemoglobina por el parásito es un pigmento oscuro e insoluble, la **hemozoína**. La hemozoína se acumula en la célula hospedadora, se libera cuando se produce la siguiente generación de merozoitos y se acumula eventualmente en el hígado, el bazo y otros órganos. El trofozoito crece en el interior de la célula y sufre esquizogonia, dando lugar de 6 a 36 merozoitos según la especie, que vuelven a infectar nuevos eritrocitos. Cuando el hematíe que contiene los merozoitos se rompe, libera los productos metabólicos del parásito, que se habían acumulado en su interior. La liberación de estas sustancias extrañas en la circulación del paciente produce la fiebre y los escalofríos propios de la malaria.

Como la población de esquizontes en maduración en los eritrocitos está hasta cierto punto sincronizada, los episodios de escalofríos y fiebre tienen una periodicidad característica de cada una de las especies de *Plasmodium*. En *P. vivax* (terciaria benigna), los episodios se producen cada 48 horas; en *P. malariae* (cuartana), cada 72 horas; en *P. ovale*, cada 48 horas; en *P. falciparum* (terciaria maligna), aproximadamente cada 48 horas, aunque la sincronización está menos marcada en esta especie. Con las primeras tres especies, los pacientes generalmente se recuperan de la infección, pero la mortalidad puede ser muy alta en los casos no tratados de infección por *P. falciparum*. A veces se producen complicaciones graves, como **malaria** o **paludismo cerebral**. Desgraciadamente, *P. falciparum* es la especie más común, responsable del 50% de los casos de malaria en todo el mundo. Ciertos genes, como por ejemplo el gen de la hemoglobina en la anemia falciforme (pp. 148 y 700) confieren a sus portadores cierta resistencia a la malaria.

Tras varios ciclos de esquizogonia en los eritrocitos, la infección de nuevas células por algunos merozoitos produce **microgametocitos** y **macrogametocitos**, en vez de otra generación de mero-

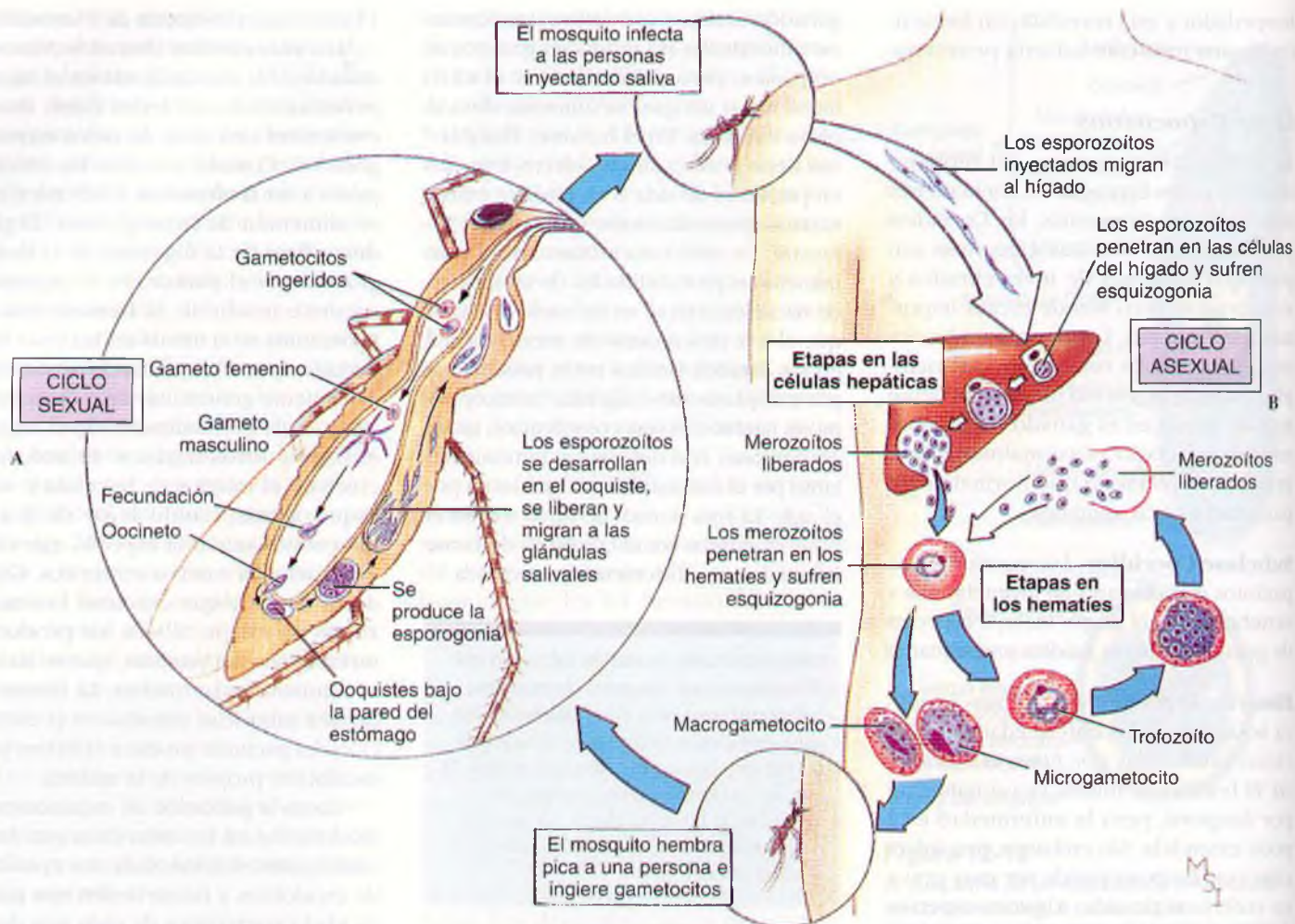


Figura 12-20

Ciclo vital de *Plasmodium vivax*, uno de los protozoos (clase Esporozoos) causantes del paludismo o malaria en el hombre. **A.** Ciclo sexual, que produce esporozoitos en el cuerpo del mosquito. La meiosis tiene lugar inmediatamente después de la formación del cigoto (meiosis zigótica). **B.** Los esporozoitos infectan a una persona y se reproducen asexualmente, primero en las células del hígado y después en los glóbulos rojos de la sangre. El paludismo es transmitido por el mosquito *Anopheles*, que succiona los gametocitos junto con la sangre humana, y después, al picar a otra persona, deposita esporozoitos en la nueva picadura.

zoitos. Cuando un mosquito ingiere los gametocitos al alimentarse de la sangre del paciente, maduran como **gametos**, y se produce la fecundación. El cigoto se convierte en un **oocineto** móvil, que penetra en la pared del estómago del mosquito y forma el **ooquiste**. En el interior del ooquiste tiene lugar la esporogonia, en la que se producen miles de **esporozoitos**. El ooquiste se rompe, y los esporozoitos migran a las glándulas salivales, para ser transferidos a otro ser humano por la picadura del insecto. El desarrollo en el interior del mosquito puede durar de 7 a 18 días, pero puede ser más largo si el tiempo es frío.

La eliminación de los mosquitos y de sus lugares de puesta mediante insecticidas, drenajes y otros métodos, han sido

eficaces en el control de la malaria en ciertas áreas. Sin embargo, las dificultades para llevar a cabo estas tareas en lugares remotos y la adquisición de resistencia a los insecticidas por los mosquitos y a los fármacos antimalaria por *Plasmodium* (especialmente *P. falciparum*) significan que la malaria continuará siendo una enfermedad grave para el hombre todavía durante muy largo tiempo.

Otras especies de *Plasmodium* parasitan aves, reptiles y mamíferos. Las de las aves se transmiten principalmente por el mosquito *Culex*.

FILO CILIÓFOROS

Los ciliados son un grupo grande e interesante, con una gran variedad de formas,

que viven en todos los tipos de aguas, dulces y marinas. Son los protozoos más complejos estructuralmente, y los más diversamente especializados. La mayoría son de vida libre, aunque hay algunos comensales y parásitos. Son generalmente solitarios y móviles, aunque algunos son sésiles y otros coloniales. Hay una gran diversidad de formas y tamaños. En general, son más grandes que el resto de los protozoos, pero van desde formas muy pequeñas (10 a 12 μm) hasta los 3 mm de longitud. Todos tienen cilios que batan de una forma rítmica y coordinada, aunque la disposición de los cilios puede variar y algunos carecen de ellos en su etapa adulta.

Los ciliados son siempre multinucleados, con al menos un **macronúcleo**

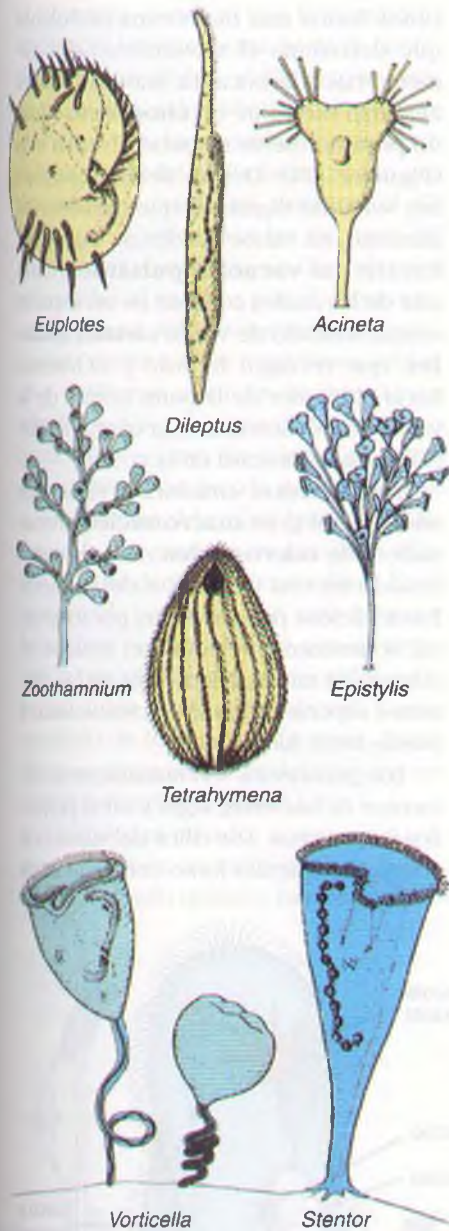


Figura 12-21

Algunos ciliados representativos. *Euplotes* tiene cirros erguidos que utiliza para desplazarse. Las fibrillas contráctiles del ectoplasma de *Stentor* y el pedúnculo de *Vorticella* permiten una extensión y una contracción muy grandes. Nótese el macronúcleo, largo y curvado, de *Euplotes* y *Vorticella*, y el arrosariado de *Stentor*.

y un **micronúcleo**. Apparently, el macronúcleo es responsable de las funciones metabólicas y del desarrollo, y de mantener los caracteres visibles, como el aparato pelicular. La forma del macronúcleo varía entre las distintas especies (Figuras 12-21 y 12-24). El micronúcleo participa en la reproducción sexual y da lugar a un macronúcleo tras el intercambio de material micronuclear entre indivi-

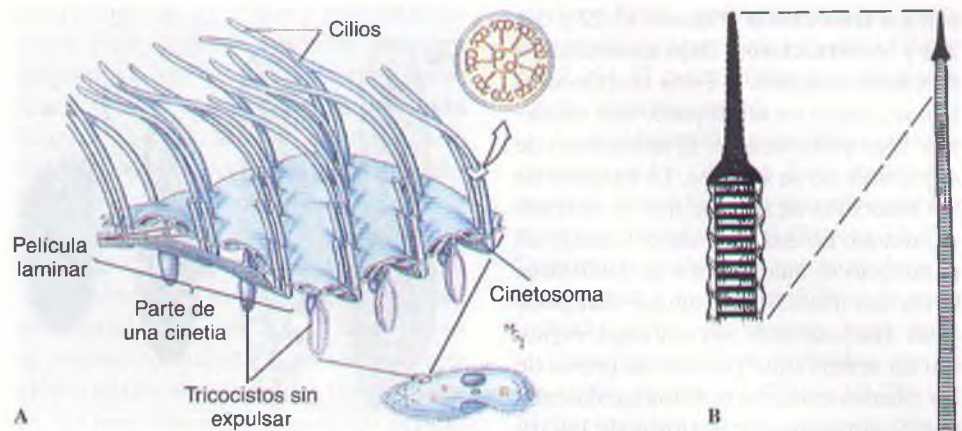


Figura 12-22

Infraciliación y estructuras asociadas en los ciliados. A, Estructura de la película y su relación con el sistema de infraciliación. B, Tricocisto disparado.

duos. Los micronúcleos se dividen mitóticamente, mientras que los macronúcleos lo hacen amitóticamente (p. 222).

La **película** de los ciliados puede consistir solamente en la membrana celular, o en algunas especies, constituir una armadura gruesa. Los cilios son cortos, y generalmente dispuestos en hileras longitudinales o diagonales. Pueden cubrir toda la superficie del organismo o estar restringidos a la región oral o a ciertas bandas. En algunas formas, los cilios están fusionados en hojas o láminas llamadas **membranas ondulantes**, o en **membranelas**, de menor tamaño, ambas utilizadas para introducir alimento en la **citofaringe**. En otras formas, pueden existir cilios fusionados formando penachos erectos denominados **cirros**, que se emplean para la locomoción en el caso de protozoos reptantes (Figura 12-21).

Un sistema de fibras, aparentemente estructural, además de los cinetosomas, constituye la **infraciliación**, inmediatamente bajo la película (Figura 12-22). Cada cilio finaliza bajo la película en su cinetosoma, de cada uno de los cuales surge una fibrilla cinetodesmal que pasa a lo largo y por debajo de las filas de cilios, reuniéndose con otras fibrillas de la misma fila. Los cilios, cinetosomas y otras fibrillas de cada fila constituyen una **cinetia** (Figura 12-22). Todos los ciliados parece que tienen un sistema de cinetias, incluso aquellos que carecen de cilios en alguna fase de su ciclo vital. Apparently, parece que la infraciliación no sirve para coordinar el batido ciliar, como se pensó en un principio. La coordinación del movimiento ciliar parece producirse por ondas de despolarización de la membrana celular, que se desplazan

hacia atrás, de forma similar a como lo hace un impulso nervioso.

La mayoría de los ciliados son holozoicos. Casi todos ellos poseen un citostoma (boca) que en algunas formas es una simple abertura, y en otras está conectada a una «garganta» o surco ciliado. En algunos, la boca está reforzada por salientes rígidos en forma de bastón, los triquitos, que sirven para ingerir presas muy grandes; en otros, como los paramecios, las corrientes de agua provocadas por los cilios llevan partículas de alimento de tipo microscópico hacia la boca. *Didinium* tiene una prolongación a modo de trompa para atrapar a los paramecios de los que se alimenta (Figura 12-8). Los succionadores paralizan a sus presas y digieren sus contenidos a través de tentáculos tubulares, mediante un mecanismo de alimentación complejo que parece combinar la fagocitosis con la acción de microtúbulos deslizantes en los tentáculos (Figura 12-8).

Algunos ciliados tienen unos curiosos cuerpos diminutos en su ectoplasma, entre las bases de los cilios. Un ejemplo

son los **tricocistos** (Figuras 12-22 y 12-24) y los **toxicistos**. Bajo estimulación mecánica o química, estos corpúsculos lanzan, como en un disparo, una estructura larga y filamentosa. El mecanismo de expulsión no se conoce. La función de los tricocistos se supone que es defensiva, aunque no está muy claro. Cuando un paramecio es atacado por un *Didinium*, lanza sus tricocistos, aunque con poco éxito. Los toxicistos, sin embargo, expulsan un veneno que paraliza las presas de los ciliados carnívoros. Estructuralmente, son completamente distintos de los tricocistos. Muchos dinoflagelados tienen estructuras semejantes a los tricocistos.

Entre los ciliados más llamativos y conocidos hay que citar a *Stentor* (G. heraldo de voz potente), con aspecto de trompeta y solitario, con un macronúcleo de forma arrosariada (Figura 12-21); *Vorticella* (L. dim. de *vortex*, remolino), con aspecto de campana y unido al sustrato por un pedúnculo contráctil (Figura 12-21); *Euplotes* (G. *eu*, verdadero + *ploter*, nadador) y *Stylonychia*, con cuerpo aplastado y grupos de cilios fusionados (cirros) que funcionan como patas.

Paramecium: un ciliado representativo

Los paramecios son abundantes en estanques y corrientes lentas con plantas acuáticas y materia orgánica en descomposición.

Forma y función. El paramecio se describe a menudo como con aspecto de zapatilla. *Paramecium caudatum* tiene una longitud de 150 a 300 μm y es algo redondeado por su extremo anterior, mientras que el posterior es más aguzado (Figura 12-23). El organismo tiene un aspecto asimétrico debido a que el **surco oral** marca una depresión que se dirige oblicuamente hacia atrás por su lado ventral.

La **película** es una membrana clara y elástica, que puede estar ornamentada por surcos o salientes en forma de papilas (Figura 12-22), y toda su superficie está cubierta de cilios dispuestos en hileras longitudinales. Directamente bajo la película se encuentra una porción de **ectoplasma** claro, que rodea a una gran masa de **endoplasma** granular (Figura 12-24). Embebidos en el ectoplasma e inmediatamente bajo la superficie se encuentran

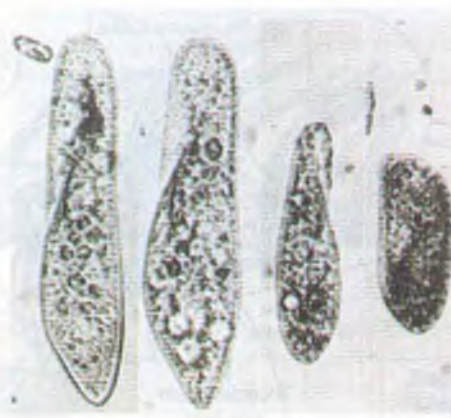


Figura 12-23

Comparación de cuatro especies comunes de *Paramecium*, fotografiadas al mismo aumento. De izquierda a derecha: *P. multimicronucleatum*, *P. caudatum*, *P. aurelia* y *P. bursaria*.

los **tricocistos**, que alternan con las bases de los cilios. La infraciliación puede verse únicamente con la ayuda de métodos de fijación y tinción especiales.

En el extremo del surco oral, el **citostoma** conduce hacia una **citofaringe** o **garganta**, de forma tubular. En el recorrido de ésta, una serie de cilios modifi-

cados forma una membrana ondulante que determina el movimiento del alimento hacia la boca. La materia fecal se descarga mediante un **citoprocto** situado posteriormente respecto al surco oral (Figura 12-24). Dentro del endoplasma hay vacuolas digestivas que contienen el alimento, en varios estados de digestión. Existen dos **vacuolas pulsátiles**, cada una de las cuales consiste en un espacio central rodeado de varios **canales radiales**, que recogen líquido y lo vierten hacia el interior de la parte central de la vacuola. La excreción y la osmorregulación se han descrito en la p. 221.

Paramecium caudatum tiene dos núcleos: un gran **macronúcleo** arriñonado y un **micronúcleo** más pequeño, situado en una depresión del primero. Estos núcleos pueden verse, por lo general, solamente en ejemplares teñidos. El número de micronúcleos varía en las diferentes especies. *P. multimicronucleatum* puede tener hasta siete.

Los paramecios son holozoicos, se alimentan de bacterias, algas y otros pequeños organismos. Los cilios del surco oral acarrearán partículas junto con agua hacia

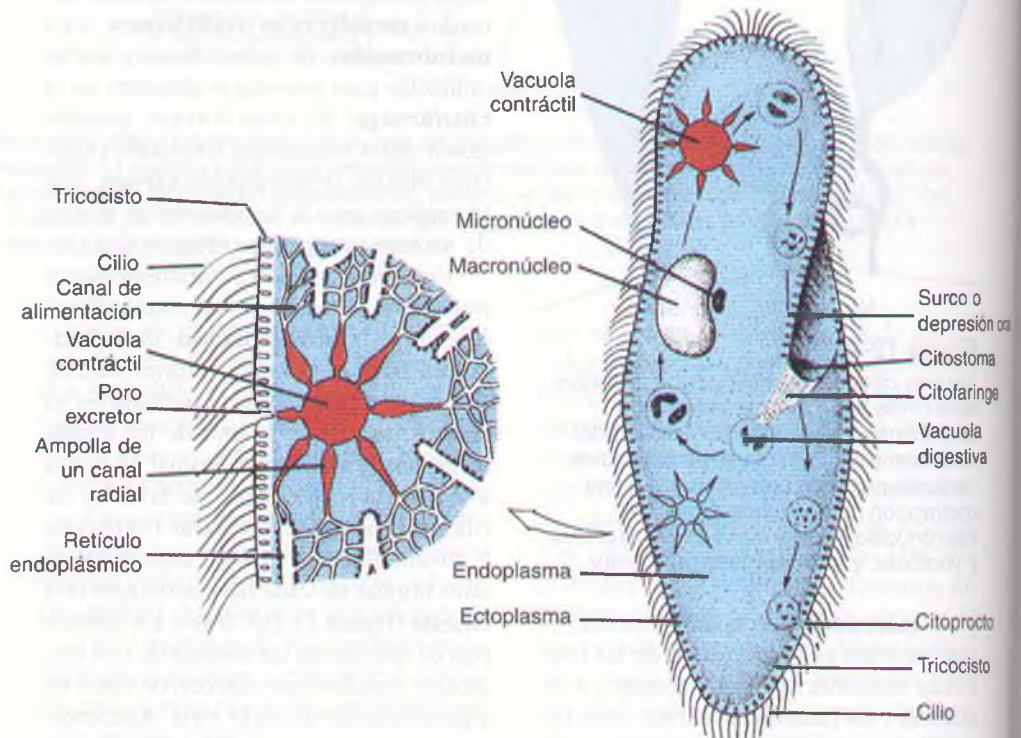


Figura 12-24

Izquierda, detalle de una vacuola contráctil (vesícula de expulsión de agua) de *Paramecium*. Apparently, el retículo endoplásmico recoge el agua y la vacúa en canales de desagüe que la vierten en la vesícula. La vesícula se contrae para expulsar su contenido al exterior, funcionando por tanto como un orgánulo osmorregulador. Derecha, *Paramecium*; se muestra la citofaringe, las vacuolas digestivas y el núcleo.

el citostoma, desde el que la membrana ondulante las transporta hasta la citofaringe. A partir de ésta, el alimento se recoge en vacuolas digestivas localizadas en el endoplasma. Las vacuolas digestivas circulan a través del endoplasma según una ruta definida (ciclosis), mientras el alimento es digerido por las enzimas del endoplasma. Las partes no digeridas son expulsadas al exterior por el citoprocto.

El cuerpo del paramecio es elástico, lo que permite a estos organismos doblarse y deslizarse a través de intersticios estrechos. Sus cilios pueden batir tanto hacia delante como hacia atrás, de forma que el protozoo puede nadar en cualquier dirección. Los cilios baten oblicuamente, lo que provoca un giro de la célula a lo largo de su eje longitudinal. En el surco oral, los cilios son más largos y baten más vigorosamente que el resto, por lo que el extremo anterior del cuerpo se dobla en sentido aboral. Como resultado de todos estos factores, *Paramecium* progresa hacia delante con un patrón helicoidal (Figura 12-25A).

Cuando un ciliado, como un paramecio, entra en contacto con una barrera o un estímulo químico molesto, invier-

te el batido de sus cilios y retrocede un poco, para después doblar el extremo anterior a la vez que pivota sobre el posterior. Esto se llama **reacción de huida** (Figura 12-25B). Puede continuar cambiando de dirección para mantenerse alejado del estímulo nocivo, y puede reaccionar de forma similar para mantenerse cerca de otro estímulo, esta vez atractivo. El paramecio puede también cambiar su velocidad de natación. ¿Cómo «sabe» el paramecio cuándo cambiar de dirección o alterar su velocidad? Curiosamente, las reacciones del organismo dependen de los efectos del estímulo sobre la diferencia de potencial eléctrico a través de su membrana. Los paramecios se hiperpolarizan ligeramente frente a sustancias o estímulos atractivos, y se despolarizan frente a los repelentes, que provocan la reacción de huida. La hiperpolarización incrementa la frecuencia de batido hacia delante, mientras que la despolarización produce la inversión del batido ciliar y la natación hacia atrás.

Las respuestas locomotoras, por las cuales un organismo se orienta más o menos continuamente con respecto a un estímulo, se llaman taxis o tactismos. El movimiento hacia el estímulo es una taxis positiva; si el movimiento es de separación, el tactismo es negativo. Ejemplos de ello son la termotaxis, respuestas al calor; las fototaxis, respuestas a la luz; las tigmotaxis, respuestas al contacto; las quimiotaxis, respuestas a las sustancias químicas; las reotaxis, respuestas a las corrientes de aire o de agua; las galvanotaxis, respuestas a la corriente eléctrica; y las geotaxis, respuestas a la fuerza de la gravedad. Algunos estímulos no producen una respuesta orientada, sino simplemente un cambio de movimiento: más velocidad, giros al azar más frecuentes, o retardo y cese del movimiento. Tales respuestas se conocen como cinesias. ¿La reacción de huida del paramecio, es una taxis o una cinesia?

Reproducción. Los paramecios se reproducen solamente por fisión binaria transversal respecto a las cinetias (filas de cilios), pero existen ciertas formas de fenómenos sexuales denominados conjugación y autogamia.

En la **fisión binaria**, el micronúcleo se divide mitóticamente en dos micro-

núcleos hijos, que se desplazan hasta extremos opuestos de la célula (Figura 12-26). El macronúcleo se alarga y se divide amitóticamente.

La **conjugación** tiene lugar periódicamente en los ciliados. Es la unión temporal de dos individuos que intercambian material cromosómico (Figura 12-27). Durante la unión, sus macronúcleos se desintegran y los micronúcleos de cada individuo sufren una meiosis, dando lugar a cuatro micronúcleos haploides, tres de los cuales degeneran (Figura 12-27A-D). El micronúcleo restante se divide entonces en dos pronúcleos haploides, uno de los cuales se intercambia con el otro conjugante. Los pronúcleos se fusionan para restablecer el número diploide de cromosomas, lo que va seguido de varios sucesos nucleares adicionales, detallados en la Figura 12-27. Tras este complicado proceso, los protistas pueden continuar reproduciéndose por fisión binaria sin necesidad de conjugación.

El resultado de la conjugación es similar a la formación del cigoto, puesto que cada exconjugante contiene material hereditario procedente de dos individuos. La ventaja de la reproducción sexual es que permite la recombinación génica, aumentando así la variabilidad genética de la población. Si bien los ciliados en cultivos clónicos pueden reproducirse indefinidamente sin conjugación, parece que la estirpe llega eventualmente a perder vigor. La conjugación puede restablecer la vitalidad de la estirpe. Los cambios estacionales, o el deterioro de las condiciones ambientales estimulan generalmente la reproducción sexual.

La **autogamia** es un proceso de autofecundación, semejante a la conjugación salvo que no existe intercambio de núcleos. Después de la desintegración del macronúcleo y las divisiones meióticas del micronúcleo, se originan dos pronúcleos haploides, que se unen para formar un sincarion homocigótico (Capítulo 8, p. 129) en lugar de heterocigótico como en el caso de los exconjugantes.

Ciliados simbiotes

Muchos ciliados simbiotes viven como comensales, pero algunos pueden ser peligrosos para sus hospedadores. *Balanidium coli* vive en el intestino grueso del hombre, cerdos, ratas y muchos otros mamíferos (Figura 12-28). Parece haber

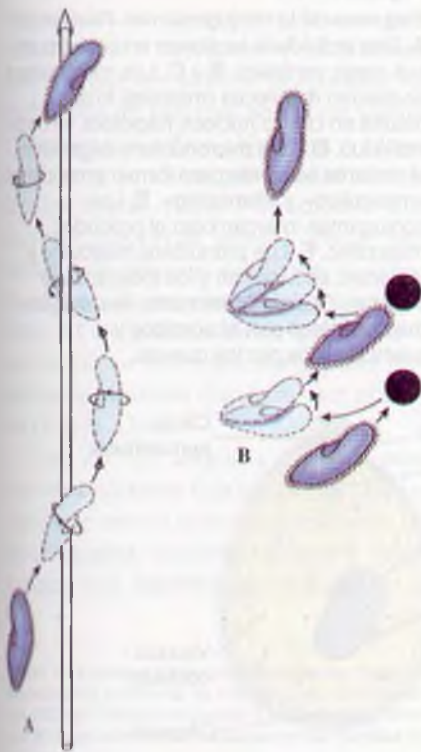
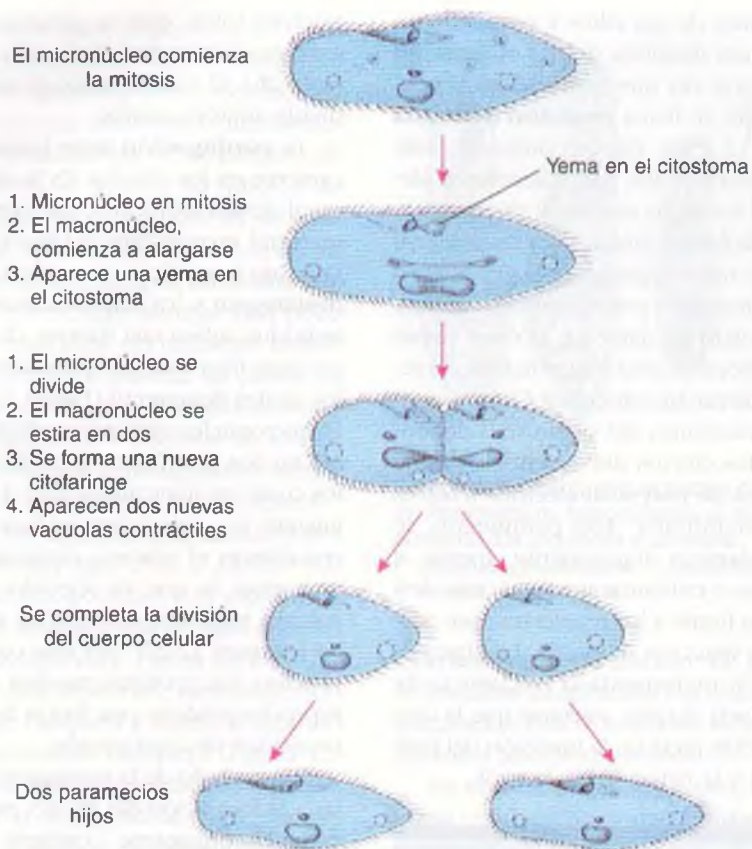
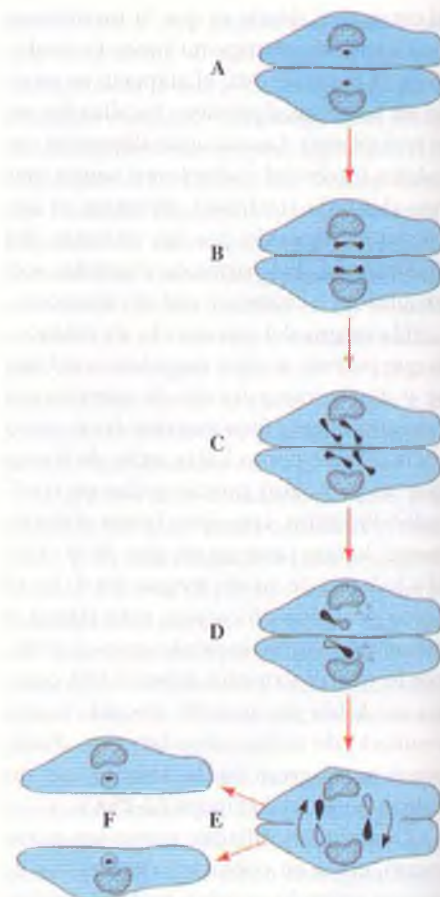


Figura 12-25

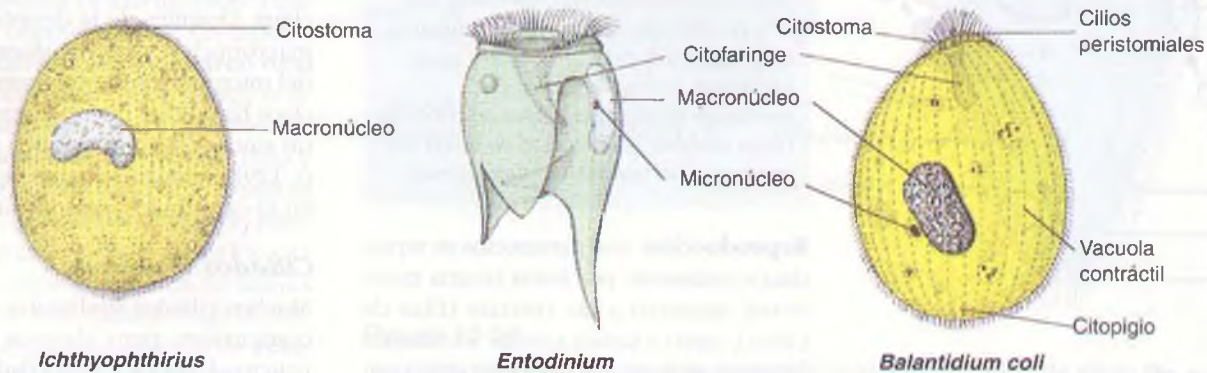
A. Patrón de natación espiral de *Paramecium*. B. Reacción de huida de *Paramecium*.

**Figura 12-26**

Fisión binaria de un cilióforo (*Paramecium*). La división se produce a través de filas de cilios.

**Figura 12-27**

Esquema de la conjugación en *Paramecium*. A, Dos individuos se ponen en contacto por sus caras ventrales. B y C, Los micronúcleos se dividen dos veces (meiosis), lo que resulta en cuatro núcleos haploides en cada individuo. D, Tres micronúcleos degeneran; el restante se divide para formar pronúcleos «masculino» y «femenino». E, Los conjugantes intercambian el pronúcleo masculino. F, Los pronúcleos masculino y femenino se fusionan y los individuos se separan. Subsecuentemente, los antiguos macronúcleos son absorbidos y reemplazados por los nuevos.

**Figura 12-28**

Algunos ciliados simbiotes. *Balantidium coli* es un parásito del hombre y otros mamíferos. *Ichthyophthirius* produce una enfermedad muy común en peces de agua dulce, tanto salvajes como de acuario. *Entodinium* se encuentra en el rumen del ganado ovino y bovino.

cepas específicas para cada hospedador, de forma que el parásito no se transmite con facilidad de una especie a otra. La transmisión se produce por contaminación fecal del alimento o del agua. Generalmente los organismos no son patógenos, pero en el hombre invaden a veces el epitelio intestinal, produciendo una disentería similar a la causada por *Entamoeba histolytica*. La enfermedad puede ser grave e incluso fatal. Las infecciones son comunes en ciertas regiones de Europa, Asia y África, pero son raras en los Estados Unidos.

Otras especies de ciliados viven en otros hospedadores. *Entonidium* (Figura 12-28) pertenece a un grupo de estructura muy compleja, que vive en el tracto digestivo de los rumiantes, donde puede ser muy abundante. *Nyctotherus* habita en el colon de sapos y ranas. En peces dulciacuícolas, tanto salvajes como de acuario, *Ichthyophthirius* produce una enfermedad conocida por muchos acuariófilos como «ick»*. Si no se trata, puede significar la pérdida de costosos ejemplares exóticos.

Suctores

Son ciliados en los que los jóvenes presentan cilios y son libres y nadadores, mientras que los adultos desarrollan un pedúnculo de fijación, se hacen sésiles y pierden sus cilios. No tienen citostoma, pero se alimentan mediante tentáculos largos, finos y tubulares. Los suctores capturan presas vivas, generalmente ciliados, mediante el extremo de uno de sus tentáculos y las paralizan. El citoplasma de la presa fluye entonces por el tentáculo captor, formando vacuolas digestivas en el suctor (Figura 12-8).

Uno de los mejores lugares para encontrar suctores dulciacuícolas son las algas que crecen sobre el caparazón de los galápagos. Géneros comunes sobre tortugas son *Anarma* (sin pedúnculo ni

teca) y *Squalorophrya* (con pedúnculo y teca). Otros representantes dulciacuícolas son *Podophrya* (Figura 12-8) y *Dendrosoma*. *Acinetopsis* y *Ephelota* son formas de agua salada.

Entre los suctores parásitos hay que incluir *Trichophrya*, parásito de las branquias de diversas truchas, que puede provocar grandes daños al pez; *Allantostoma*, que se presenta en el intestino de ciertos mamíferos; y *Sphaerophrya*, que vive sobre *Stentor*.

FILOGENIA Y RADIACIÓN ADAPTATIVA

FILOGENIA

Los protozoos representan una división filogenética muy temprana de los animales multicelulares (metazoos). El antecesor común de protozoos y metazoos fue casi con certeza unicelular, y la derivación evolutiva de las formas multicelulares ha tenido lugar más de una vez. Las esponjas, por ejemplo, podrían muy bien haberse originado independientemente del resto de los metazoos. Algunos protozoos, particularmente entre los flagelados coloniales y multicelulares (Figura 12-11) muestran diversos grados de agregación celular y cierta diferenciación que pudieran recordar los arquetipos de los primeros metazoos.

El mecanismo de coordinación ciliar y los tipos de cinesis que muestran los ciliados, dependientes del establecimiento de un potencial de membrana, polarización y despolarización, sugieren el antecedente entre los protozoos del mecanismo de la transmisión nerviosa, la coordinación y la comunicación célula-célula entre los metazoos.

Con la excepción de ciertos sarcodinos con teca, como los foraminíferos y radiolarios, los protozoos no han dejado registro fósil. Los mastigóforos pueden ser los más antiguos de los protozoos, y quizá hayan surgido de bacterias y espiroquetas, pero el grupo es probablemente polifilético. Muchos fitoflagelados están más estrechamente relacionados con las algas que con los zooflagelados. Algunos fitoflagelados incoloros tienen

parientes con clorofila, y ciertas formas autótrofas son facultativamente saprofíticas en la oscuridad. Por tanto, el origen común de los vegetales y los animales puede estar relacionado con el conjunto de los fitomastigóforos. El origen común de amebas y flagelados viene sugerido por los pseudópodos de algunos flagelados y los estados con flagelos de algunas amebas.

Los apicomplejos, que son parásitos especializados, probablemente derivan de antecesores flagelados: a menudo tienen estados vegetativos ameboides y gametos flagelados. La agregación y la formación de cuerpos fructíferos en los eumicetozoos sugieren cierta afinidad de éstos con los hongos, tal como indica su propio nombre, y algunos científicos los consideran como tales. El origen de los ciliados es bastante oscuro, pero la semejanza estructural básica de cilios y flagelos parece indicar que ciliados y flagelados comparten ascendencia.

RADIACIÓN ADAPTATIVA

En las páginas precedentes se ha descrito, en parte, el amplio espectro adaptativo de los protozoos. Los sarcodinos presentan formas tanto rastreras como deslizantes, formas desnudas o formas planctónicas, tales como los foraminíferos y los radiolarios, con complejos y llamativos caparazones. Hay muchas especies simbiotes de amebas. De modo similar, los flagelados muestran adaptaciones a una amplia variedad de hábitat, a lo que se añade la variabilidad de la capacidad fotosintética de muchas especies de fitomastigóforos. De hecho, los botánicos se refieren generalmente a estos organismos como «algas unicelulares», y las clasifican entre 6-9 divisiones (el equivalente botánico de los filos).

Dentro de un patrón unicelular, la división del trabajo y la especialización de los orgánulos alcanza un máximo en los ciliados, que resultan así los más complejos de los protozoos. Los apicomplejos, microsporidios y mixozoos han adoptado especializaciones para el parasitismo intracelular.

* N del T. La palabra *ick* es una típica voz del inglés de Norteamérica y procede de *ich*, apócope de *ichthyologist* (ictiólogo = experto en peces) y, por extensión, *ichthyophthiriasis*, enfermedad causada por las «ladillas de los peces».

CLASIFICACIÓN DE LOS FILOS DE PROTOZOOS

Los cuatro grupos principales reconocidos tradicionalmente son los flagelados, las amebas, los ciliados y los formadores de esporas. El sistema que aparece a continuación refleja una disposición de carácter mucho más filogenético, lo que incluye el reconocimiento de que las amebas y los flagelados están más relacionados entre sí que con otros grupos, y que los «formadores de esporas» son en realidad varios grupos sin relación alguna. Esta clasificación sigue los principios de la taxonomía evolutiva más que los del cladismo, ya que incluye varios grupos claramente parafiléticos (marcados con un asterisco) (Capítulo 11).

Reino Protista* (*G. protistos*, el primero de todos). Eucariontes unicelulares y sus descendientes inmediatos (por ejemplo, algas multicelulares).

Subreino Protozoos* (*G. protos*, primero, primario + *zoon*, animal). Protistas con rasgos animales.

Filo Sarcomastigóforos* (*G. sarkos*, carne + *mastix*, látigo + *phora*, llevar). Con flagelos, pseudópodos o ambos tipos de orgánulos locomotores; generalmente con un único tipo de núcleo; típicamente, sin formación de esporas; la sexualidad, cuando aparece, es esencialmente singamia.

Subfilo Mastigóforos* (*G. mastix*, látigo + *phora* llevar). Uno o más flagelos presentes en estado adulto; autótrofos, heterótrofos o ambas cosas; reproducción generalmente asexual, por fisión.

Clase Fitomastigóforos* (*G. phyton*, planta + *mastix*, látigo + *phora*, llevar). Flagelados semejantes a plantas, generalmente con cromoplastos (orgánulos portadores de pigmentos; los cromoplastos con clorofila son los cloroplastos). Ejemplos: *Chilomonas*, *Euglena*, *Volvox*, *Ceratium*, *Peranema*, *Noctiluca*.

Clase Zoomastigóforos. (*G. zoon*, animal + *mastix*, látigo + *phora*, llevar). Flagelados sin cromoplastos; de uno a muchos flagelos; formas ameboides con o sin flagelos en ciertos grupos; especies predominantemente simbióticas. Ejemplos: *Trichomonas*, *Trichonympha*, *Trypanosoma*, *Leishmania*, *Dientamoeba*.

Subfilo Opalinados (Neoformación: *opalina*, con aspecto opalino o de ópalo). Cuerpo cubierto con filas longitudinales de orgánulos con aspecto de cilios; parásitos; sin citostoma (boca celular); de dos a muchos núcleos de un solo tipo. Ejemplos: *Opalina*, *Protoopalina*.

Subfilo Sarcodinos (*G. sarkos*, carne + *ina*, perteneciente a). Típicamente con pseudópodos; algunos con flagelos en etapas del desarrollo; de vida libre o parásitos.

Superclase Rizópodos (*G. rhiza*, raíz, + *pous*, *podos*, pie). Locomoción por lobopodios, filopodios o reticulopodios, o bien por flujo citoplásmico sin producción de pseudópodos. Comprenden seis clases, de las que aquí sólo se citan algunas.

Clase Lobosos (*G. lobos*, lóbulo). Pseudópodos lobulados o más o menos filiformes, pero producidos desde un lóbulo mayor; generalmente uninucleados; sin cuerpos fructíferos. Ejemplos: *Amoeba*, *Entamoeba*, *Acanthamoeba*, *Naegleria*, *Chaos*, *Arcella*, *Diffugia*.

Clase Eumicetozos (*G. eu*, bueno, verdadero + *mykes*, hongo + *zoon*, animal). Fase trófica ameboide, fase flagelada presente o no; producen cuerpos fructíferos aéreos con una o hasta millares de esporas. Ejemplos: *Dyctiostelium*, *Physarum*.

Clase Filosos (*L. filum*, hilo). Pseudópodos hialinos y filiformes, a menudo ramificados y a veces reunidos; no se conocen esporas ni estados flagelados. Ejemplos: *Vampyrella*, *Euglypha*, *Gromia*.

Clase Granulorreticulosos (*L. granulum*, dim. de *granum*, grano + *reticulum*, dim. de *rete*, red). Reticulopodios delicados, finamente granulares o hialinos, o más raramente, pseudópodos agudos, granulares pero no confluyentes. Ejemplos: *Allogromia*, *Fusulina*, *Textularia*, *Elphidium*, *Globigerina*, otros foraminíferos.

Superclase Actinópodos (*G. aktis*, *aktinos*, radio + *pous*, *podos*, pie). Generalmente planctónicos y a menudo esféricos; pseudópodos en forma de axopodios, con estructuras microtubulares de soporte.

Clase Acantharios (*G. acantha*, espina o cuerno). Esqueleto de sulfato de estroncio compuesto de 20 ó más espinas radiales más o menos reunidas en el centro de la célula; marinos, generalmente planctónicos. Ejemplos: *Acanthometra*, *Litoptera*.

Clase Policistíneos (*G. polys*, muchos + *kystis*, vejiga). Esqueleto silíceo en la mayoría de las especies, generalmente de elementos macizos, que constan de una o más cámaras reticuladas con o sin espinas radiales, o de espículas; membrana capsular de placas poligonales gruesas, con muchos más de tres poros; marinos y planctónicos. Ejemplo: *Thalassicolla*.

Clase Feodarios (*G. phaios*, oscuro + *daria*, sufijo). Esqueleto mixto de sílice y materia orgánica, que consiste en espinas huecas y conchas; membrana capsular muy gruesa, con tres poros; marinos y planctónicos. Ejemplos: *Aulacantha*, *Challengeron*.

Clase Heliozoos (*G. helios*, sol + *zoon*, animal). Sin cápsula central; estructuras esqueléticas, si existen, silíceas u orgánicas; axopodios radiales en todas direcciones; la mayoría de las especies dulciacuícolas. Ejemplos: *Clathrulina*, *Actinophrys*, *Actinosphaerium*.

Filo Labirintomorfos (*G. Labyrinth*, laberinto + *morph*, forma + *a*, sufijo). Pequeño grupo que vive sobre algas; la mayoría marinos o de estuarios. Ejemplo: *Labyrinthula*.

Filo Apicomplejos (*L. apex*, extremo o cima + *complex*, complejo o retorcido + *a*, sufijo). Conjunto de orgánulos característico (complejo apical) asociado al extremo anterior y presente en algunos estados del desarrollo; cilios y flagelos ausentes excepto los microgametos flagelados de algunos grupos; quistes siempre presentes; todas las especies parásitas.

Clase Perkináidos. Pequeño grupo parásito de ostras.

Clase Esporozoos (*G. sporos*, semilla + *zoon*, animal). Típicamente con esporas u ooquistes, que tienen esporozoítos infectivos; flagelos sólo en los microgametos de ciertos grupos; generalmente sin pseudópodos, pero si existen, se usan para la alimentación, no para la locomoción; ciclos vitales de uno o dos hospedadores. Ejemplos: *Monocystis*, *Gregarina*, *Eimeria*, *Plasmodium*, *Toxoplasma*, *Babesia*, *Pneumocystis*. [Nota: la posición taxonómica de *Pneumocystis* no se conoce con certeza.]

Filo Mixozoos (G. *myxa*, fango, moco + *zoon*, animal). Parásitos de vertebrados inferiores, especialmente peces, e invertebrados. (Algunos autores consideran a este filo como multicelular.)

Filo Microsporidios (G. *micro*, pequeño + *sporas*, semilla). Parásitos de invertebrados, especialmente de artrópodos, y de vertebrados inferiores.

Filo Ascetoporos (G. *asketos*, forjado de modo minucioso + *sporas*, semilla). Pequeño grupo parásito de invertebrados y de algunos vertebrados.

Filo Cilióforos (L. *cilium*, pestaña + G. *phora*, llevar). Con cilios u orgánulos ciliares en al menos una de las fases del ciclo vital; dos tipos de núcleo, con raras excepciones; división binaria, transversal respecto a las líneas de cilios, pero también puede haber pluripartición y gemación; la reproducción sexual implica conjugación, autogamia y citogamia; nutrición heterótrofa; existen típicamente vacuolas contráctiles; las mayor parte de las especies de vida libre, pero hay muchas comensales y otras parásitas. (Es un grupo muy grande, actualmente dividido por la clasificación de la Sociedad de Protozoólogos en tres clases y numerosos órdenes y subórdenes. Las clases se distinguen por caracteres técnicos de los patrones de ciliación especialmente alrededor del citostoma, por el desarrollo del citostoma y otros rasgos.) Ejemplos: *Paramecium*, *Colpoda*, *Tetrahymena*, *Balantidium*, *Stentor*, *Blepharisma*, *Epidinium*, *Euplotes*, *Vorticella*, *Carchesium*, *Trichodina*, *Podophrya*, *Ephelota*.

Resumen

El conjunto de los protistas conocidos como protozoos es un grupo grande y heterogéneo, que hoy día se admite que está constituido por siete filos distintos. Los mayores y más importantes de estos filos son: los Sarcomastigóforos (flagelados y amebas), los Apicomplejos (coccidios, organismos causantes de la malaria y otros) y los Cilióforos (ciliados). En ellos se pone de manifiesto el gran potencial adaptativo de este modelo estructural básico de célula eucarionte única. Ocupan un vasto conjunto de nichos y hábitat, y muchas especies tienen orgánulos complejos y especializados.

Todos los protozoos tienen uno o varios núcleos, y éstos a menudo se presentan al microscopio lumínico con aspecto vesicular. Los macronúcleos de los ciliados son compactos. A veces existen en los núcleos endosomas. Muchos protozoos tienen orgánulos semejantes a los que se encuentran en las células de los metazoos.

El movimiento por pseudópodos o ameboide, que es un modo de locomoción y de

captura de alimento de los protozoos, tiene un papel vital y constituye en los metazoos un mecanismo de defensa. Este movimiento tiene lugar mediante microfilamentos que se deslizan unos sobre otros, y requiere un gasto energético procedente del ATP. El movimiento ciliar es igualmente importante, tanto en los protozoos como en los metazoos. Actualmente, el mecanismo más comúnmente aceptado para interpretar el movimiento ciliar es la hipótesis de los microtúbulos deslizantes.

Los protozoos pueden ser holofíticos (autótrofos), holozoicos (heterótrofos) o saprozoicos. El exceso de agua que entra en el cuerpo de los protozoos es expelido por medio de vacuolas pulsátiles (vesículas de expulsión de agua). La respiración y la eliminación de desechos tienen lugar a través de toda la superficie del cuerpo. Los protozoos se reproducen asexualmente por bipartición (fisión binaria), división múltiple (pluripartición) o gemación; los mecanismos de re-

producción sexual son también comunes. La formación de quistes, bajo el estímulo de condiciones ambientales adversas, es un importante mecanismo adaptativo de muchos protozoos.

La mayoría de los fitoflagelados son fotosintéticos, y muchos zooflagelados son parásitos importantes. Se mueven mediante el batido de uno o más flagelos. Los sarcodinos se mueven mediante pseudópodos; muchos son parte importante de comunidades planctónicas, y algunos son parásitos. Otros muchos tienen un caparazón o cubierta (teca). Todos los apicomplejos son parásitos, como *Plasmodium*, causante de la malaria. Los cilióforos se mueven por medio de cilios o de orgánulos ciliares. Son un grupo grande y diverso, y muchos de ellos tienen estructuras complicadas.

El antecesor común de los protozoos y los metazoos era unicelular, y la semejanza estructural de cilios y flagelos sugiere un origen común de los grupos con estos orgánulos.

Cuestionario

1. Explique por qué un protozoo puede ser muy complejo, aunque esté formado por una sola célula.
2. Cite ocho características de los protozoos.
3. Distinga entre los siguientes filos de protozoos: Sarcomastigóforos, Apicomplejos, Cilióforos.
4. Distinga entre núcleos vesiculares y compactos.
5. Explique la transición de endoplasma a ectoplasma en el movimiento ameboide. ¿Cuál es la hipótesis actual sobre el papel de la actina en el movimiento ameboide?
6. Distinga entre lobopodio, filopodio, reticulopodio y axopodio.
7. Compare la estructura del axonema de un cilio con la de un cinetosoma.
8. Exponga la hipótesis del deslizamiento de los microtúbulos.
9. Explique cómo se alimentan los protozoos, cómo digieren su comida, cómo osmorregulan y cómo respiran.
10. Distinga los siguientes conceptos: fisión binaria, gemación, fisión múltiple, y reproducción sexual y asexual.

11. Distinga la meiosis gamética de la meiosis zigótica y la meiosis intermedia.
12. ¿Qué valor tiene el enquistamiento para la supervivencia?
13. Compare los fitoflagelados con los zooflagelados y cite ejemplos.
14. Nombre tres tipos de sarcodinos y sus hábitat correspondientes.
15. Describa el ciclo vital general de los organismos productores de la malaria.
16. ¿Cuál es la importancia de *Toxoplasma* para la salud pública, y cómo resultan infestadas las personas?
17. Defina lo siguiente en los ciliados: macronúcleo, micronúcleo, película, membrana ondulante, cirro, infraciliación, tricocistos, conjugación.
18. Describa las etapas de la conjugación en los ciliados.
19. ¿Cuáles son los indicios de que los sarcodinos, los apicomplejos y los cilióforos pueden compartir un antecesor evolutivo con los fitomastigóforos?

Bibliografía

Ver también la Bibliografía general de la Parte III, p. 631.

- Allen, R. D. 1987. The microtubule as an intracellular engine. *Sci. Am.* **256**:42-49 (Feb.). *La acción de los microtúbulos es responsable del movimiento de los cromosomas durante la mitosis, y del movimiento pseudopodial de filopodios y reticulopodios.*
- Anderson, O.R. 1988. Comparative Protozoology: ecology, physiology, life history. New York, Springer-Verlag. *Buen tratamiento de los aspectos mencionados en el subtítulo.*
- Fenchel, T. 1987. Ecology of protozoa: the biology of free-living phagotrophic protists. Madison, Wisconsin, Science Tech Publishers.
- Harrison, G. 1978. Mosquitoes, malaria and man: a history of the hostilities since 1880. New York, E.P. Dutton. *Una historia fascinante y bien contada.*
- Lee, J. 1993. «On a piece of chalk»-updated. *J. Eukaryotic Microbiol.* **40**:395-410. *Excelente resumen del conocimiento actual sobre los foraminíferos.*
- Lee, J. J., S. H. Hutner, and E. C. Bovee (editors). 1985. An illustrated guide to the protozoa. Lawrence, Kansas, Society of Protozoologists. Allen Press. *Una guía completa, referencia esencial para los estudiantes de los protozoos.*
- Roberts, L. S., and J. J. Janovy, Jr. 1995. Foundations of parasitology, ed. 5. Dubuque, Iowa, William C. Brown Publishers. *Información amena y puesta al día sobre los protozoos parásitos.*
- Sleigh, M. A. 1989. Protozoa and other protists. London, Edward Arnold. *Versión extensa y puesta al día de The biology of protozoa, del mismo autor.*
- Stossel, T. P. 1994. The machinery of cell crawling. *Sci. Am.* **271**:54-63 (Sept.). *El movimiento ameboide—cómo se arrastran las células— es importante en todo el reino animal, además de en los protistas. Ahora sabemos un poco de su mecanismo.*

13

Mesozoos y parazoos

Filo Mesozoos

Filo Placozoos

Filo Poríferos: Esponjas



El advenimiento de la pluricelularidad

Las esponjas son los animales pluricelulares más simples. Como la célula es la unidad elemental de la vida, la evolución de organismos mayores que los protozoos unicelulares surgió como un agregado de tales unidades. La naturaleza ha experimentado con la producción de grandes organismos sin diferenciación celular (como, por ejemplo, ciertas algas marinas unicelulares de gran tamaño), pero tales casos son la excepción. Típicamente la naturaleza se ha obstinado en la arquitectura pluricelular en su progreso hacia una mayor organización. La pluricelularidad presenta múltiples ventajas frente a un simple incremento en la masa de una única célula. Como los intercambios tienen lugar a través de la superficie celular, dividir una masa en unidades más pequeñas incrementa la superficie útil para las actividades metabólicas. Es imposible mantener un

cociente superficie/masa en límites operativos simplemente aumentando el tamaño de un organismo unicelular. Por tanto, la pluricelularidad es un camino con grandes posibilidades adaptativas hacia el aumento del tamaño corporal.

Curiosamente, aunque las esponjas son pluricelulares, son filogenéticamente independientes de otros metazoos. Probablemente derivan de antecesores unicelulares, pero se desconoce de qué grupo y de qué forma. El cuerpo de una esponja es un conjunto de células embutidas en una matriz gelatinosa y soportado por un esqueleto de proteínas y diminutas espículas agudas. Debido a que las esponjas no se parecen ni se comportan como otros animales, resulta comprensible que los zoólogos no las aceptaran plenamente como animales hasta bien entrado el siglo XIX. ■

POSICIÓN EN EL REINO ANIMAL

Los animales pluricelulares, o metazoos, se dividen típicamente en tres grupos:

- 1) Mesozoos (un único filo),
- 2) Parazoos (filo Poríferos, las esponjas, y filo Placozoos) y
- 3) Eumetazoos (todos los restantes filos).

Si bien los mesozoos y los parazoos son animales pluricelulares, no encajan en el modelo general de organización de los otros filos. Así, las capas celulares que poseen no son homólogas a los blastodermos de los eumetazoos, ni el grupo manifiesta pautas de desarrollo embrionario que concuerden con las de otros metazoos. Los poríferos son considerados como aberrantes, esto es, muy desviados del modelo general. Esta es la explicación del nombre «parazoos», que significa «animales al lado de» (los otros).

APORTACIONES BIOLÓGICAS

1. Aunque estos grupos son los metazoos de organización más simple, manifiestan un mayor nivel de integración morfológica y fisiológica que el que se encuentra en las colonias de protozoos. Se puede decir

que los mesozoos y los parazoos pertenecen a un **nivel de organización celular**.

2. Los mesozoos, aunque están formados simplemente por una capa externa de células somáticas y una interna de células reproductoras, tienen, no obstante, un ciclo reproductor muy complejo, en cierto modo trasunto de los trematodos digenéticos (duelas). Los mesozoos son completamente parásitos.
3. Los placozoos están esencialmente constituidos por dos capas epiteliales que encierran una cavidad con fluidos y algunas células fibrosas.
4. Las esponjas (poríferos) son más complejas, con varios tipos de células diferenciadas para funciones diversas, algunas de las cuales están organizadas a modo de **tejidos incipientes** de un bajo nivel de integración.
5. Los modelos de desarrollo de estos tres filos son diferentes al de otros filos, y sus capas embrionarias no son homólogas a las capas germinales de los eumetazoos.
6. Las esponjas han desarrollado un sistema exclusivo de **corrientes de agua**, de las que dependen tanto para su alimentación como para la adquisición del oxígeno respiratorio.

y hueca. Las células individuales dentro de la colonia se fueron diferenciando hacia papeles funcionales específicos (células reproductoras, nerviosas, somáticas, etc.); de este modo se subordina la independencia celular a la prosperidad de la colonia en su conjunto. La forma de la colonia ancestral era al principio de simetría radiada, tal vez similar a las larvas plánulas de vida libre y nadadora de los cnidarios (medusas y otros, p. 255). Esta larva es de simetría radiada y no posee boca. Los cnidarios, con su simetría radiada, podrían haber surgido a partir de esta forma.

La simetría bilateral podría haber evolucionado más tarde cuando algunos de estos antecesores, semejantes a una plánula, se adaptasen al movimiento de reptación por el fondo de los océanos. Se podrían haber diferenciado las superficies dorsal y ventral, podría haber aparecido una boca ventral y se habría iniciado un camino hacia la cefalización (una concentración de neuronas y de estructuras sensoriales en el extremo anterior). Esto habría llevado hacia una simetría bilateral semejante a la de los platelmintos.

Algunos zoólogos prefieren la idea de que los metazoos han tenido un **origen polifilético** y sugieren que las esponjas, los cnidarios, los ctenóforos y el resto de los eumetazoos evolucionaron independientemente. Así, no hay un único esquema explicativo para todo.

Ahora tenemos la evidencia basada en las secuencias de pequeñas subunidades de RNA ribosómico y las semejanzas de complejas vías bioquímicas*. Esta evidencia generalmente apoya la hipótesis del flagelado colonial, esto es, que los metazoos representan un conjunto monofilético que incluye a los coanoflagelados (flagelados con «collar» como *Codosiga*, ver p. 227). Los hongos parecen ser el grupo hermano de los metazoos.

FILO MESOZOOS

El nombre de mesozoos (G. *mesos*, en medio de + *zoon*, animal) fue acuñado por un antiguo investigador (van Beneden, 1876), que consideró que el grupo era un «eslabón perdido» entre los protozoos y metazoos. Estos animales diminutos, ciliados y de aspecto vermiforme, representan un nivel de organización

*Wainright, P. O., et al. 1993. Science 260:340-342.

EL ORIGEN DE LOS METAZOOS

Para los zoólogos ha supuesto muchos problemas desenmarañar el origen de los animales pluricelulares (metazoos). La opinión más extendida es que proceden de organismos unicelulares, pero existe una gran discrepancia sobre de qué grupo de estos organismos y de qué modo lo hicieron. Son tres las hipótesis que predominan en la actualidad: 1) que los metazoos surgieron de un ciliado sincitial (multinucleado) en el que se desarrollaron con posterioridad límites celulares, 2) que surgieron de flagelados coloniales en los que las células gradualmente se fueron haciendo más especializadas e independientes, y 3) que el origen de los metazoos fue polifilético, es decir, que derivaron de más de un grupo de organismos unicelulares.

Los seguidores de la **teoría sincitial ciliada** creen que los metazoos surgieron de un antecesor compartido con ciliados unicelulares, que en un principio eran multinucleados (tenían más de un núcleo).

El antecesor común de los metazoos adquirió núcleos múltiples dentro de una única membrana celular, y luego se compartimentó y consiguió la condición pluricelular. Está aceptado que la forma corporal del antecesor se parecía a la de los modernos ciliados y por ello tendían hacia una simetría bilateral. Por tanto, los primeros metazoos podrían haber sido bilaterales y similares a los platelmintos primitivos actuales. Existen varias objeciones a esta hipótesis. En ella se ignora la embriogenia de los platelmintos, en la que no existe nada semejante al proceso de la celularización; no explica la presencia de espermatozoides flagelados en los metazoos y, tal vez más importante, deduce que la simetría radiada de los cnidarios ha derivado de una simetría bilateral primaria, de lo cual no hay evidencias.

La **teoría colonial flagelada**, propuesta por primera vez en 1874 por Haeckel, es el esquema clásico, que, con varias revisiones, todavía tiene muchos seguidores. Según esta teoría, los metazoos derivaron de un antecesor organizado como una colonia de células flageladas, esférica

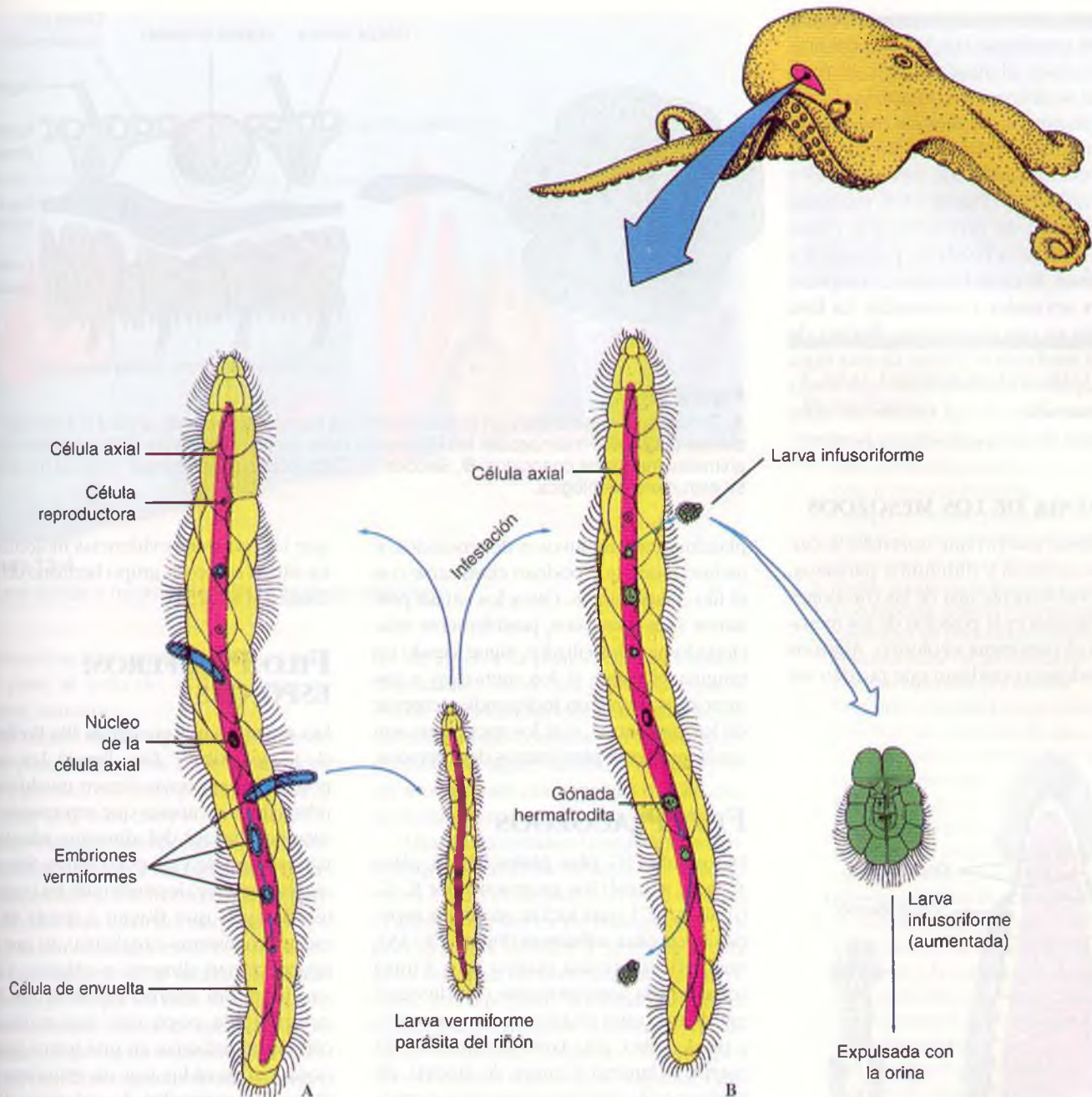


Figura 13-1

Las dos modalidades de reproducción en los mesozoos. **A**, El desarrollo asexual de las larvas vermiformes, a partir de células reproductoras de la célula axial de los adultos. **B**, En condiciones de infestación masiva de los sacos renales del hospedador, las células reproductoras se desarrollan para dar gónadas, que mediante gametos producirán larvas infusoriformes de dispersión, que a través de la orina del hospedador saldrán al exterior.

extremadamente simple. Todos los mesozoos viven como parásitos de invertebrados marinos, y la mayoría de ellos no sobrepasan los 0,5 a 7 mm de largo. Casi todos tienen sólo de 20 a 30 células dispuestas fundamentalmente en dos capas. Estas capas no son homólogas a las capas germinales de los metazoos superiores.

Hay dos clases de mesozoos, los Rombozoos y los Ortonéctidos, pero se

diferencian tanto entre sí que muchos autores consideran que deberían situarse en filos distintos.

Los rombozoos (*G. rhombos*, punta aguda + *zoon*, animal) viven en los riñones de cefalópodos bentónicos (pulpos, sepias y calamares, que se deslizan sobre los fondos marinos). Los adultos, llamados **vermiformes** (o nematógenos), son largos y delgados (Figura 13-1). En su

interior las células reproductoras dan origen a larvas vermiformes que crecen y después se reproducen. Cuando la población llega a amontonarse, las células reproductoras de algunos adultos se desarrollan como estructuras de tipo gonadal que producen gametos masculinos y femeninos. Los cigotos se desarrollan para dar larvas infusoriformes ciliadas y diminutas (0,04 mm) (Figura 13-1B), com-

pletamente distintas de los progenitores. Estas son expulsadas con la orina del hospedador hacia el agua del mar. El resto del ciclo se desconoce, ya que las larvas infusoriformes no infestan inmediatamente a un nuevo hospedador.

Los ortonectidos (*G. orthos*, recto + *nektos*, nadador) (Figura 13-2) parasitan gran variedad de invertebrados, como ofiuras, moluscos bivalvos, poliquetos y nemertinos. El ciclo biológico comprende fases sexuadas y asexuadas. La fase asexual es con pletamente distinta de la de los rombozoos. Consta de una masa de protoplasma multinucleado que forma un **plasmodio**, el cual finalmente dará origen por división a machos y hembras.

FILOGENIA DE LOS MESOZOOS

Hay todavía mucho que aprender sobre estos misteriosos y diminutos parásitos, pero probablemente una de las cuestiones más intrigantes es la posición de los mesozoos en el panorama evolutivo. Algunos investigadores consideran que pueden ser

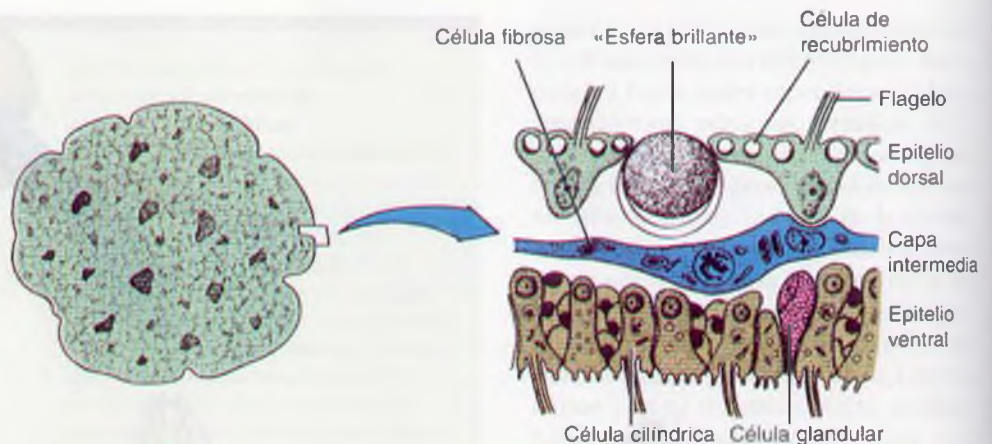


Figura 13-3

A. *Trichoplax adhaerens* es un animal marino de aspecto laminar de unos 2 ó 3 mm de diámetro. El único miembro del filo Placozoos tiene las características más primitivas de los animales metazoos conocidos. **B.** Sección de *Trichoplax adhaerens* que pone de manifiesto su estructura histológica.

platelmintos primitivos o degenerados, e incluso creen que podrían clasificarse con el filo Platelmintos. Otros los sitúan próximos a los protozoos, posiblemente relacionados con los ciliados. Sigue siendo un enigma el saber si los metazoos y los mesozoos derivaron independientemente de los protozoos, o si los mesozoos son verdaderamente platelmintos degenerados.

FILO PLACOZOOS

Este nombre (*G. plax*, *plakos*, tableta, placa + *zoon*, animal) fue propuesto por K. G. Grell en 1971 para incluir una única especie, *Trichoplax adhaerens* (Figura 13-3A), una delicada forma marina (2 a 3 mm) considerada anteriormente por diversos estudiosos, unas veces como un mesozoo y otras como una larva de cnidario. El cuerpo es laminar y carece de simetría, de órganos y de sistemas muscular y nervioso. Comprende un epitelio dorsal de células de revestimiento y esferas brillantes, y un epitelio ventral grueso con células monociliadas (células cilíndricas) y células glandulares no ciliadas; entre ambos epitelios existe un espacio que contiene un fluido y células fibrosas (Figura 13-3B). Este organismo se desliza sobre su alimento, segrega en él enzimas digestivas y entonces absorbe los productos digeridos. Grell considera a *Trichoplax* un diblástico (p. 112), con un epitelio dorsal que representa un ectodermo, y un epitelio ventral que representa un endodermo debido a su función alimenticia. La posición filogenética de los placozoos es dudosa, aun-

que las recientes evidencias moleculares los sitúan como un grupo hermano del filo Cnidarios (p. 255).

FILO PORÍFEROS: ESPONJAS

Las esponjas pertenecen al filo Poríferos (*L. poros*, poro + *fero*, llevar). Los cuerpos de las esponjas tienen muchísimos poros finos y canales que representan un sistema filtrador del alimento, adecuado para su tipo de vida poco activa. Son animales sésiles y dependen de las corrientes de agua que fluyen a través de su exclusivo sistema canalicular, ya que les proporcionan alimento y oxígeno, y llevan fuera del cuerpo los desechos. Sus cuerpos son poco más que masas de células englobadas en una matriz gelatinosa y sostenidas por un esqueleto de diminutas **espículas** de carbonato cálcico, o de sílice y de colágeno (p. 188). Carecen de órganos o de verdaderos tejidos, e incluso sus células muestran un cierto grado de independencia. Como son animales sésiles con movimientos corporales sin importancia, no han desarrollado un sistema nervioso ni órganos sensoriales y únicamente poseen elementos contráctiles muy simples.

Así pues, aunque las esponjas son pluricelulares, manifiestan pocas características de otros filos de metazoos. Parece como si hubieran quedado al margen de la línea evolutiva que condujo desde los protozoos a los otros metazoos: una rama terminal sin salida. Por esta razón,

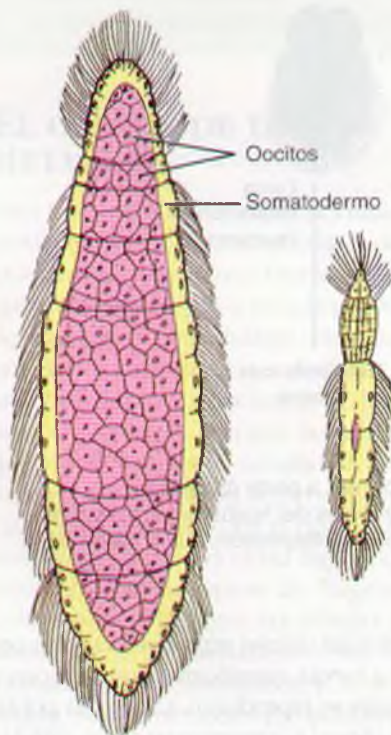


Figura 13-2

A. Hembra y **B.** Macho de ortonectido (*Rhopalura*). Este mesozoo parasita a turbelarios, moluscos, anélidos y ofiuras. Su estructura comprende una única capa de células ciliadas epiteliales, que rodean una masa interna de células sexuales.

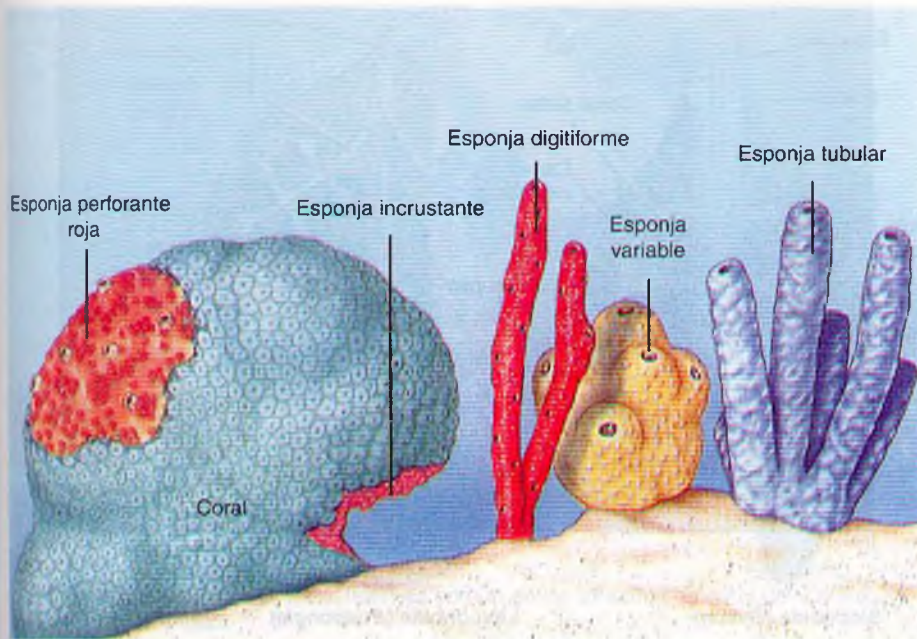


Figura 13-4

Algunas formas y modos de crecimiento de las esponjas.

a menudo se han denominado parazoos (*G. para*, al lado de, o a lo largo de + *zoon*, animal).

El tamaño de las esponjas varía desde unos pocos milímetros al de las grandes esponjas masivas que pueden llegar a alcanzar 2 o más metros de diámetro. Muchas especies de esponjas tienen colores brillantes debido a los pigmentos de las células dermales. Son frecuentes las esponjas de color rojo, amarillo, naranja, verde y púrpura; sin embargo, estos colores desaparecen rápidamente al sacarlas del agua. Algunas, incluidas las más simples y primitivas, tienen simetría radiada, pero muchas son de forma totalmente irregular. Algunas se alzan erguidas desde el fondo, otras son ramificadas o lobuladas y otras bajas e incluso incrustantes (Figura 13-4). Ciertas esponjas perforan conchas o rocas.

La mayoría de las más de 5000 especies de esponjas son marinas, aunque unas 150 especies viven en aguas dulces. Las esponjas marinas abundan en todos los mares y en todas las profundidades; también hay unas pocas esponjas de aguas salobres. Si bien las larvas nadan libremente, los adultos son siempre fijos, casi siempre sobre rocas, conchas, corales u otros objetos sumergidos. Algunas formas bentónicas incluso crecen en arenas o fondos fangosos. Su modo de crecimiento depende a menudo del tipo de sustrato, la dirección y la velocidad de las corrientes

de agua, y la posibilidad de espacio disponible, con lo cual la misma especie puede presentar aspectos marcadamente diferentes bajo condiciones ambientales distintas. En aguas calmadas pueden crecer mucho y ser más erguidas que las que se desarrollan en aguas muy movidas.

Muchos animales (cangrejos, nudibranchios, ácaros, briozoos y peces) viven como comensales o parásitos en el interior o exterior de las esponjas. Los más grandes tienden a albergar a una gran variedad de invertebrados comensales. Por otra parte, las esponjas crecen sobre muchos otros animales vivos, como moluscos, cirrípedos, braquiópodos, corales o hidroideos. Algunos cangrejos colocan trozos de esponja sobre su caparazón para ocultarse y protegerse, puesto que la mayoría de los depredadores parecen encontrar en las esponjas sabores desagradables. No obstante, se sabe que algunos peces de arrecife ramonean sobre esponjas de aguas someras.

Las esponjas son un grupo antiguo, con abundantes restos fósiles registrados desde el Cámbrico, e incluso, según suponen algunos autores, desde antes del Precámbrico. Los poríferos actuales se han distribuido tradicionalmente en tres clases: Calcáreas (con espículas calcáreas), Hexactinélidas (con espículas silíceas de seis puntas), y Demosponjas (con esqueleto de

Con certeza, una razón del éxito de las esponjas como grupo es la de tener pocos enemigos. Debido al elaborado entramado esquelético de las esponjas y al olor a menudo nocivo, la mayor parte de los posibles depredadores encuentran al probar una esponja algo tan placentero como comer un bocado de astillas de cristal embebidas en un cartilago que huele a demonios.

CARACTERÍSTICAS DEL FILO PORÍFEROS

1. Pluricelulares; cuerpo formado por una agregación laxa de células de origen mesenquimatoso.
2. Cuerpo perforado por poros (ostiolos), con canales y cámaras que sirven para el paso del agua.
3. Todos acuáticos; la mayoría marinos.
4. Con simetría radiada o sin simetría.
5. Epidermis de pinacocitos aplanados; la mayor parte de las cavidades internas tapizadas por células flageladas con collar (coanocitos) que provocan las corrientes de agua; una matriz proteica gelatinosa denominada mesohilo (mesoglea) contiene amebocitos de varios tipos y elementos esqueléticos.
6. Esqueleto de espículas cristalizadas, calcáreas, o silíceas con colágeno diversamente modificado (espongina).
7. No tienen verdaderos órganos ni tejidos; la digestión es intracelular; la excreción y la osmoregulación son por simple difusión.
8. Aparentemente, las reacciones a los estímulos son locales e independientes; probablemente carecen de sistema nervioso.
9. Todos los adultos son sésiles y viven fijos al sustrato.
10. La reproducción asexual es por gemación o por gémulas, y la reproducción sexual mediante óvulos y espermatozoides; las larvas ciliadas son nadadoras libres.

espículas silíceas, o de **espongina** —un colágeno especializado—, o ambos). Se estableció una cuarta clase, Esclerosponjas, para albergar esponjas con esqueleto calcáreo masivo y espículas de sílice. Algunos zoólogos (Wood, 1990) creen que la clase Esclerosponjas es innecesaria, pero por el momento la mantendremos presente.

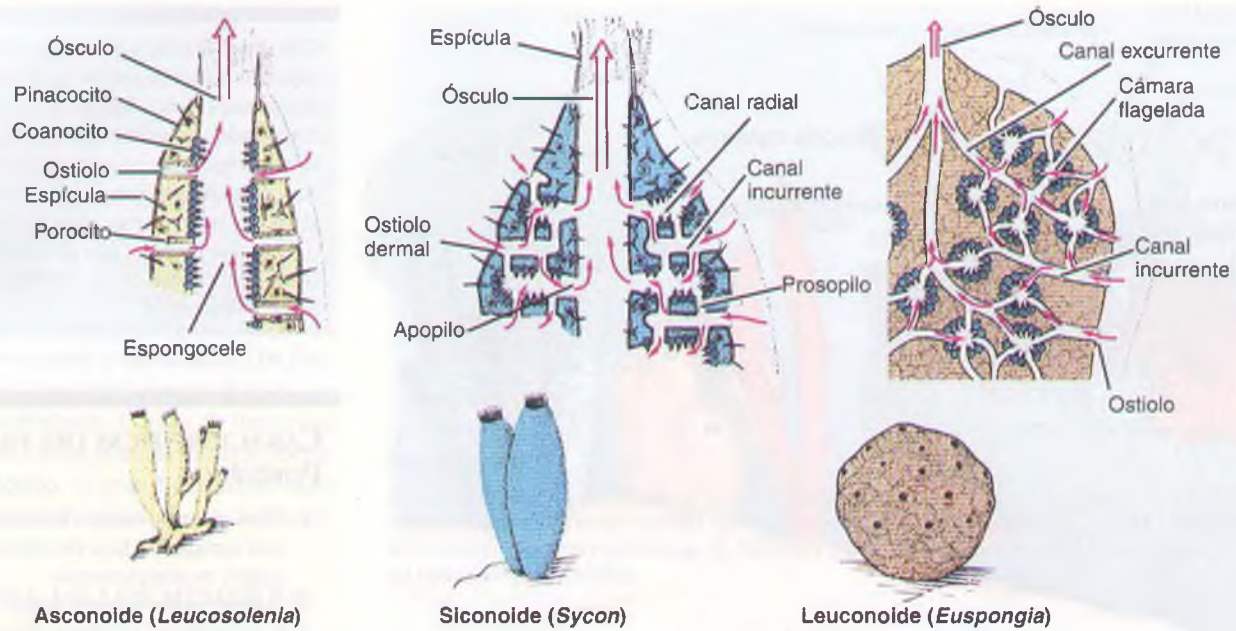


Figura 13-5

Tres tipos de estructuras de las esponjas. El grado de complejidad que se desarrolla desde un simple asconoide hasta un leuconoide complicado se manifiesta principalmente en el esqueleto y en la red de canales, y va acompañado del plegamiento y ramificación de la capa de células con collar. Se considera al tipo leuconoide como el principal plan estructural de las esponjas, ya que les permite un tamaño mayor y una circulación más eficaz del agua.

FORMA Y FUNCIÓN

La única abertura del cuerpo de estos animales tan extraños son los poros denominados **ostiolos**, generalmente muchos y finos, para la entrada del agua y unos pocos de mayor tamaño, denominados **ósculos**, para su salida. Estos orificios están conectados por un sistema de canales, algunos de los cuales están tapizados por células peculiares flageladas denominadas **coanocitos**, cuyos flagelos mantienen una corriente del agua circundante a través de los canales. El agua entra en los canales a través de una multitud de finos poros incurrentes (**ostiolos dermales**) y sale por uno o más ósculos de mayor tamaño. Los coanocitos no sólo mantienen la corriente de agua, sino que también atrapan partículas de alimento transportadas por el agua. Las células que tapizan los orificios y pasos de entrada tienen una organización muy laxa. El cierre de los canales es impedido por un sistema esquelético que, según las especies, puede estar formado por un sistema de espículas aciculares calcáreas, silíceas, o por una red de fibras orgánicas de esponjina, o por una combinación de ambas.

Los animales sésiles realizan pocos movimientos y, por tanto, no requieren ni un sistema nervioso, ni un sistema senso-

rial o locomotor. Las esponjas aparentemente han vivido como animales sésiles desde su más primitiva aparición y jamás han debido alcanzar un sistema nervioso especializado o estructuras sensoriales, únicamente presentan un sistema de elementos contráctiles de lo más simple.

Tipos de sistemas canaliculares

La mayor parte de las esponjas se pueden incluir dentro de tres tipos de sistemas canaliculares: asconoide, siconoide o leuconoide (Figura 13-5)

Asconoides: espongocelos flagelados.

Las esponjas asconoides tienen el tipo más simple de organización. Son pequeñas y de aspecto tubular. El agua ingresa a través de los poros dermales microscópicos hacia el interior de una amplia cavidad llamada **espongocelo**, que está tapizada por coanocitos. Los coanocitos flagelados empujan el agua hacia el interior a través de los poros y la expulsan a través de un único ósculo grande (Figura 13-5). *Leucosolenia* (*G. leukos*, blando + *solen*, tubo) es un tipo de esponja asconoide. Sus individuos, de cuerpo estrecho y tubular, crecen en grupos fijados por un estolón común, o tallo, sobre objetos en aguas someras. *Clathrina* (*L. Clathri*, celosía) es

una esponja asconoide con tubos entrelazados de color amarillo brillante (Figura 13-6). Las esponjas asconoides se encuentran solamente en la clase Calcáreas.

Siconoides: canales flagelados.

Las esponjas siconoides se parecen algo a una versión ampliada de las esponjas asconoides, a partir de las cuales se pueden considerar derivadas. Tienen un cuerpo tubular y un único ósculo, pero la pared del cuerpo, que es más gruesa y más compleja que la de las asconoides, comprende un sistema de **canales radiales** tapizados por coanocitos, que vierten hacia el espongocelo (Figura 13-5). El espongocelo en las siconoides está tapizado por células de tipo epitelial, pero no por células flageladas como en las asconoides. El agua penetra a través de un gran número de ostiolos dermales en los **canales incurrentes** y, a través de ellos, pasa por unos orificios finos llamados **prosopilos** hacia el sistema de canales radiales (Figura 13-7). Allí, el alimento es ingerido por los coanocitos, cuyos flagelos empujan el agua a través de poros internos (**apopilos**) hacia el espongocelo. De allí el agua sale a través del ósculo. Las esponjas siconoides generalmente no forman colonias demasiado ramificadas, como ocurre con las asco-



Figura 13-6

Clathrina canariensis (clase Calcáreas) es común en los arrecifes de coral del Caribe, en cuevas y bajo cornisas.

noides. Durante el desarrollo, las esponjas siconoides pasan por un estado asconoide; los canales flagelados se forman por evaginación de la pared del cuerpo. Ésta es una prueba de que las esponjas siconoides han derivado de un tronco ancestral de tipo asconoide. Las siconoides se encuentran tanto en la clase de las Calcáreas como en la de las Hexactinélidas. *Sycon* (G. *sykon*, higo) es uno de los ejemplos más comúnmente estudiados del tipo de esponja siconoide (Figura 13-5).

Leuconoides: cámaras flageladas. La organización leuconoide es la más compleja y la mejor adaptada para incrementar el tamaño de la esponja. La mayor parte de las formas leuconoides forman grandes masas con numerosos ósculos (Figura 13-8). Grupos de cámaras flageladas reciben agua de los canales incurrentes y la descargan en canales excurrentes, que eventualmente conducen hacia el ósculo (Figura 13-5). La mayoría de las esponjas son de tipo leuconoide, y éste se presenta en la mayoría de las calcáreas y en todas las clases restantes.

Estos tres tipos de sistema canalicular—asconoide, siconoide y leuconoide—muestran un incremento en la complejidad y eficacia del sistema de bombeo del agua, pero sin implicar una secuencia evolutiva o de desarrollo. En las esponjas se ha desarrollado el grado de cons-

trucción leuconoide muchas veces de forma independiente. La posesión del sistema leuconoide presenta un claro valor adaptativo, ya que incrementa la proporción de la superficie flagelada en comparación con el volumen y, por tanto, proporciona mayor número de células flageladas que conseguirán atender una mayor demanda de alimento. También posibilita un tamaño corporal mucho mayor que en los grados asconoide y siconoide.

Tipos de células

Las células de las esponjas se disponen en una unión laxa dentro de una matriz gelatinosa llamada **mesohilo** (mesoglea, mesénquima) (Figuras 13-7 y 13-9). El mesohilo es el «tejido conjuntivo» de las esponjas; en él se encuentran varios tipos de células ameboides, fibrillas y elementos esqueléticos. En las esponjas hay diversos tipos celulares.

Pinacocitos. Lo más próximo a un verdadero tejido en las esponjas se encuentra en la disposición de los **pinacocitos** del **pinacodermo** (Figura 13-9). Éstas son células de tipo epitelial, planas y finas, que cubren las superficies externas y ciertas superficies internas. Algunas tienen forma de T y sus cuerpos celulares se extienden dentro del mesohilo. Los pinacocitos son algo contráctiles, y pueden ayudar a regular el área superficial de la esponja. Algunos pinacocitos se modifican como **miocitos** contráctiles, que generalmente se disponen en círculos en torno a los ósculos o a los poros, en donde pueden intervenir en la regulación de la entrada de la corriente de agua.

Coanocitos. Las células de aspecto ovoide con un extremo hundido en la mesoglea y el otro haciendo saliente en la superficie del canal o cámara son los coanocitos que tapizan las cámaras y canales

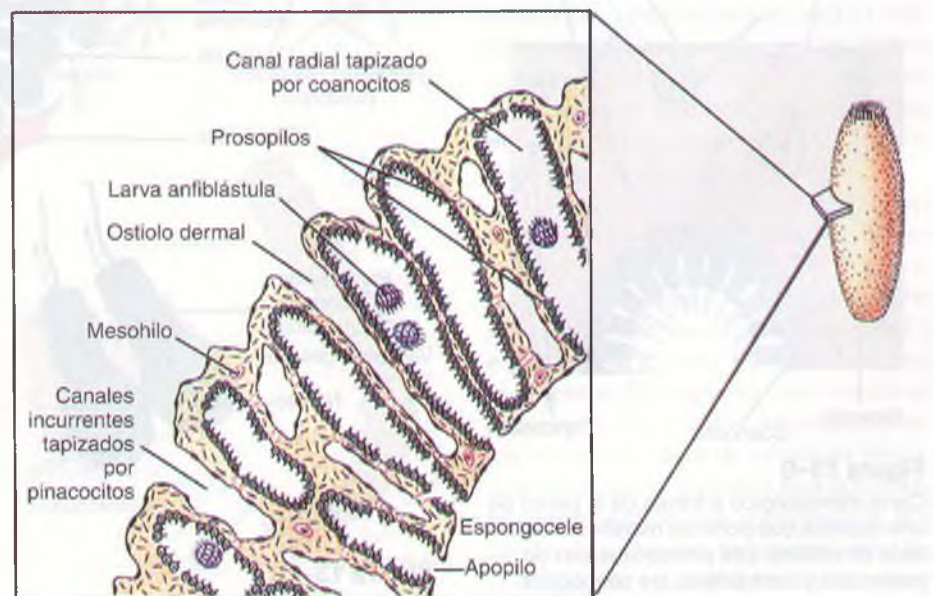


Figura 13-7

Sección transversal de la pared del cuerpo de una esponja *Sycon*, que muestra el sistema de canales.

**Figura 13-8**

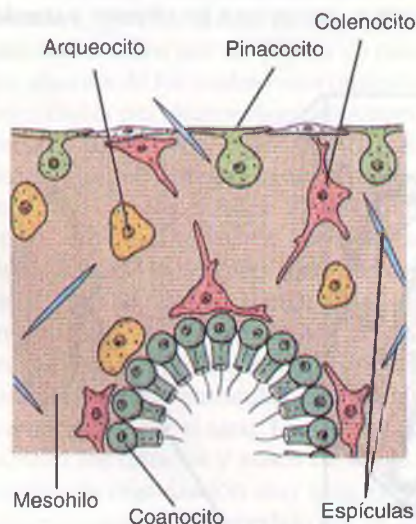
Esta demosponja naranja, *Mycale laevis*, crece a menudo bajo colonias planas del coral *Montastrea annularis*. Se pueden ver los grandes ósculos de la esponja en los bordes de las placas. A diferencia de otras esponjas, *Mycale* no perfora el esqueleto del coral, sino que, en realidad, puede protegerlo de la invasión de especies más destructivas. Se pueden observar también, sobresaliendo por encima de la colonia de coral, las radiolas rosadas de un gusano «árbol de Navidad», *Spirobranchus giganteus* (filo Anélidos, clase Poliquetos). A la derecha del citado gusano aparece una esponja rojiza no identificada.

flagelados. El extremo que sobresale lleva un flagelo rodeado por un collar (Figuras 13-9 y 13-10). El microscopio electrónico ha mostrado que el collar está formado por microvellosidades adyacentes, conectadas entre sí por delicadas microfibrillas, de manera que forma un mecanismo de filtración fino para recoger y seleccionar las

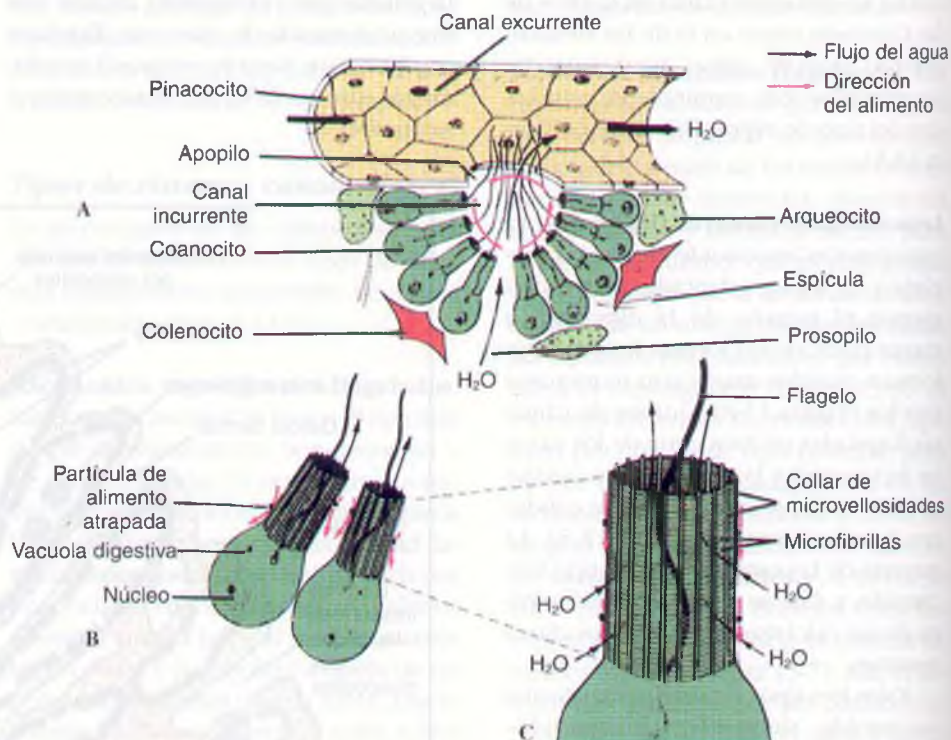
partículas de alimento que haya en el agua (Figura 13-10B). El batido del flagelo impulsa el agua a través del collar, que funciona como una especie de colador y la impulsa hacia la abertura del ápice del

collar. Las partículas demasiado grandes para pasar por el collar quedan atrapadas por el moco segregado y se deslizan hacia el collar desde su ápice hasta la base, donde son fagocitadas por el cuerpo celular del coanocito. Las partículas más grandes han sido ya rechazadas por el pequeño tamaño de los poros dermales y de los prosopilos. El alimento captado por estas células pasa a los arqueocitos vecinos para su digestión.

Arqueocitos. Son células ameboides que se mueven a través del mesohilo (Figura 13-9) y llevan a cabo un cierto número de funciones. Pueden fagocitar partículas en el pinacodermo y recibirlas de los coanocitos para su digestión. Aparentemente pueden diferenciarse en cualquiera de los otros tipos celulares más especializados de la esponja. Algunos, denominados **esclerocitos**, segregan las espículas. Otros, llamados **espongocitos**, producen las fibras de espongina del esqueleto, y los **colenocitos** segregan fibrillas de colágeno (p. 188). Los **lofo-citos** producen grandes cantidades de colágeno pero se diferencian de los colenocitos por su morfología.

**Figura 13-9**

Corte microscópico a través de la pared de una esponja que pone de manifiesto cuatro tipos de células. Los pinacocitos son de protección y contráctiles; los coanocitos crean corrientes de agua y engloban partículas alimenticias; los arqueocitos tienen diferentes funciones; los colenocitos secretan colágeno.

**Figura 13-10**

La captura del alimento por las células de la esponja. **A**, Sección longitudinal de los canales que muestra la estructura celular y la dirección de la corriente de agua. **B**, Dos coanocitos. **C**, Estructura del collar. Las flechas finas indican el movimiento de las partículas alimenticias.

Tipos de esqueletos

El esqueleto sostiene a la esponja, evitando el cierre de los canales y de las cámaras. En la matriz intercelular de todas las esponjas se encuentran fibras de colágeno, que es la principal proteína estructural del reino animal. Además, varias demosponjas segregan una forma de colágeno que tradicionalmente se llama espongina. Hay varios tipos de esponjina que difieren entre sí por su composición química y por su forma (fibras, espículas, filamentos, espículas rodeadas de esponjina, etc.) y que se presentan en varias demosponjas. Las demosponjas también producen espículas silíceas, como las de las esclerosponjas. Las espículas silíceas y el esqueleto de colágeno orgánico de las esclerosponjas se limita a una delgada capa de tejido vivo situado por encima del esqueleto masivo de carbonato cálcico. Las esponjas calcáreas segregan espículas compuestas principalmente por carbonato cálcico cristalizado que tienen uno, tres, o cuatro radios (Figura 13-11). Las esponjas vítreas tienen espículas silíceas con seis radios dispuestos en tres planos que se cortan en

ángulos rectos entre sí. Hay muchas variaciones en la forma de las espículas, y estas variaciones estructurales tienen importancia taxonómica.

Fisiología de las esponjas

Todas las actividades vitales de la esponja dependen de la corriente de agua que fluye a través del cuerpo. Una esponja bombea una cantidad muy considerable de agua. *Leuconia* (G. *leukos*, blanco), por ejemplo, es una pequeña esponja leuconóide de unos 10 cm de altura y 1 cm de diámetro. Se estima que el agua que penetra a través de unos 81 000 canales incurrentes lo hace a una velocidad de 0.1 cm/seg. Sin embargo, *Leuconia* tiene más de dos millones de cámaras flageladas cuyo diámetro en conjunto es mucho mayor que el de los canales; por tanto, en las cámaras el agua circula más lentamente, a una velocidad de 0.0001 cm/seg, lo que permite ampliamente la captura del alimento por los coanocitos. Todo el agua que sale a través del ósculo único lo hace a una velocidad de 8.5 cm/seg; una fuerza del chorro capaz

de arrastrar los productos de desecho a cierta distancia fuera de la esponja. Se ha comprobado que algunas esponjas grandes pueden llegar a filtrar 1500 litros de agua directamente.

Las esponjas se alimentan de partículas suspendidas en el agua que es bombeada a través de su sistema de canales. Las partículas de detritos, los organismos planctónicos y las bacterias con un tamaño comprendido entre 50 μm (diámetro medio de los ostiolos) y 0.1 μm (anchura de los espacios comprendidos entre las microvellosidades del collar de los coanocitos) son consumidas de forma no selectiva. Los pinacocitos pueden fagocitar partículas en la superficie, pero muchas de las partículas de mayor tamaño son consumidas en los canales por los arqueocitos que se mueven cerca de la cubierta de los canales. Las partículas más pequeñas, constituidas en un 80% por partículas de carbono orgánico, son fagocitadas por los coanocitos. Las esponjas también pueden absorber nutrientes disueltos en el agua que atraviesa sus canales. Los coanocitos capturan moléculas proteicas por pinocitosis (p. 56).

La digestión es totalmente **intracelular** (se produce en el interior de las células) y los datos actuales indican que los arqueocitos se encargan de esta función. Los coanocitos transfieren las partículas de alimento a los arqueocitos para su digestión.

No existen órganos excretores ni respiratorios; aparentemente, ambas funciones las llevan a cabo en las células individualizadas por medio de procesos de difusión. Se han encontrado vacuolas pulsátiles en los arqueocitos y coanocitos de las esponjas de agua dulce.

Las únicas actividades y respuestas visibles en las esponjas, aparte de la propulsión del agua, son las ligeras alteraciones en la forma, y la apertura y cierre de los poros de los canales incurrentes y excurrentes; y estos movimientos son muy lentos. La respuesta más común es el cierre de los ósculos. Aparentemente, los estímulos pasan de célula en célula, aunque algunos zoólogos han apuntado la posibilidad de una coordinación por medio de sustancias transportadas en las corrientes de agua, y otros han intentando, si bien no lo han logrado de un modo completo, demostrar la presencia de células nerviosas.

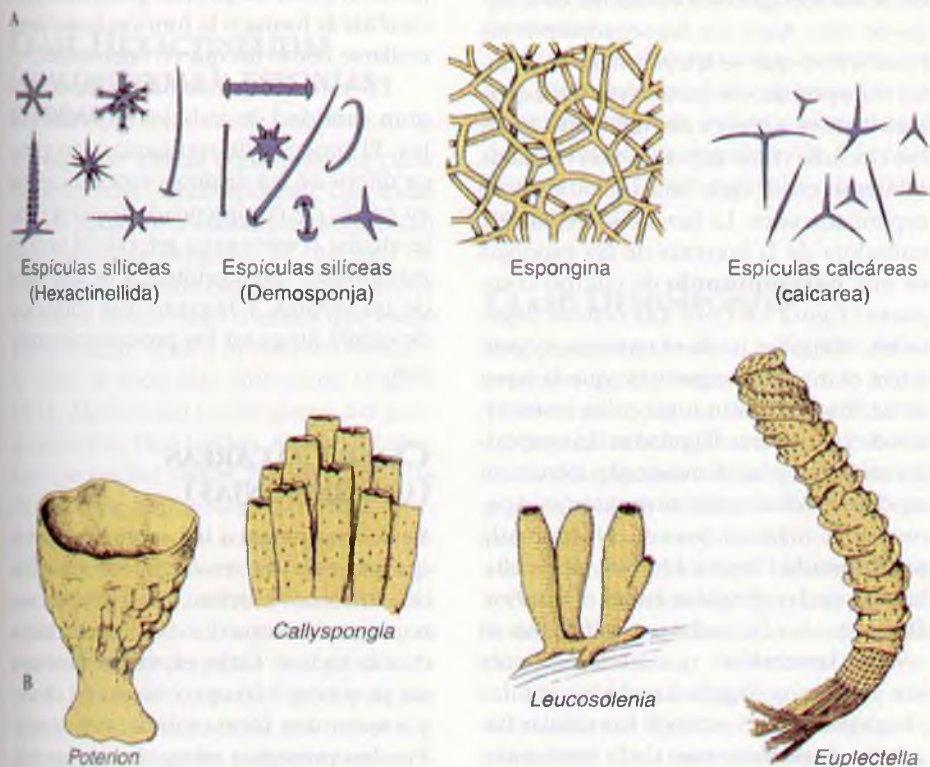


Figura 13-11

A. Tipos de espículas en las esponjas. Hay una increíble diversidad, complejidad y belleza de formas entre los muchos tipos de espículas. B. Algunas formas del cuerpo en las esponjas.

Reproducción

Las esponjas se reproducen tanto asexual como sexualmente. La **reproducción asexual** se presenta con formación de yemas y por fragmentación seguida de regeneración. Las **yemas externas**, después de haber alcanzado un cierto tamaño, pueden desprenderse del cuerpo que las originó y flotar hasta formar una nueva esponja, o bien pueden permanecer unidas para formar colonias. Las **yemas internas** o **gémulas** (Figura 13-12) se forman en esponjas de agua dulce y en algunas esponjas marinas. En ellas los arqueocitos se reúnen en masas en el mesohilo y quedan rodeadas por una cubierta sólida de espongina con espículas silíceas. Cuando el individuo progenitor muere, las gémulas sobreviven y permanecen en estado de vida latente; de esta manera se conserva la vida de la especie durante períodos de heladas o de desecación intensa. Luego, las células del interior de las gémulas salen a través de una abertura, el **micropilo**, y desarrollan nuevas esponjas. Así pues, la gemación en las esponjas de agua dulce (espongílicos) es una adaptación a los cambios estacionales. Las gémulas son también un medio de colonización de nuevos hábitat, puesto que pueden ser difundidas por medio de corrientes o transportadas por otros animales. ¿Qué es lo que impide que las yemas en lugar de proliferar durante la estación adversa queden en estado de vida latente? Algunas especies segregan una sustancia que

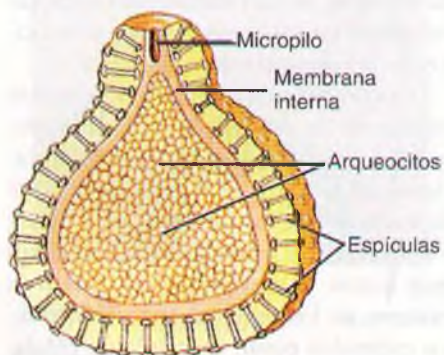


Figura 13-12

Sección de una gémula de una esponja de agua dulce (Spongillidae). Las gémulas son un mecanismo de supervivencia ante las duras condiciones invernales. Con la vuelta del buen tiempo, los arqueocitos salen por el micropilo para formar una nueva esponja.

inhibe la germinación precoz de las yemas y éstas no germinan mientras permanecen protegidas en el cuerpo del progenitor. Otras especies pasan por un período de maduración cuando las temperaturas son bajas (como en el invierno) antes de germinar. Parece que en las esponjas marinas las yemas son también una adaptación para soportar el frío del invierno; ésta es la única forma en la que *Haliciona loosanoffi* sobrevive durante la época más fría del año en la zona norte de su área de distribución.

En la **reproducción sexual** la mayoría de las esponjas son **monoicas** (tienen gametos masculinos y femeninos en el mismo individuo). Los espermatozoides se producen a partir de la transformación de coanocitos. En las esponjas calcáreas, y al menos en algunas demosponjas, los oocitos también se desarrollan a partir de los coanocitos; en otras demosponjas los oocitos aparentemente derivan de los arqueocitos. La mayor parte de las esponjas son vivíparas, es decir, después de la fecundación retienen el cigoto en su interior, le alimentan y luego liberan una larva ciliada. En estas esponjas, un individuo deja los espermatozoides en el agua y éstos son recogidos en el sistema de canales de otro. Aquí son fagocitados por los coanocitos, que se transforman en células transportadoras para llevar los espermatozoides a través del mesohilo hasta los oocitos. Otras esponjas son ovíparas y liberan en el agua tanto óvulos como espermatozoides. La larva de vida libre y nadadora de la mayoría de las esponjas es una **parenquímula** de cuerpo compacto (Figura 13-13A). Las células flageladas, dirigidas hacia el exterior, migran hacia el interior después de que la larva se ha fijado y darán lugar a los coanocitos de las cámaras flageladas. Las esponjas calcáreas y las demosponjas tienen un modelo de desarrollo muy extraño. Aparece una blástula hueca, denominada **anfíblástula** (Figura 13-13B), con células flageladas dirigidas hacia el interior. Después, la blástula se vuelve *hacia afuera* (**inversión**), quedando entonces los extremos flagelados de las células ¡dirigidas hacia el exterior! Las células flageladas (**micrómeros**) de la larva están en un extremo y las células no flageladas, más grandes (**macrómeros**), en el otro. En contraste con otros embriones de metazoos, los micrómeros se invaginan

y quedan recubiertos por los macrómeros. Los micrómeros flagelados dan lugar a los coanocitos, arqueocitos y colenocitos de la nueva esponja, y las células no flageladas originan el pinacodermo y los esclerocitos.

Regeneración y embriogénesis somática

Las esponjas tienen una enorme capacidad para reparar sus heridas y restaurar partes perdidas, un proceso denominado **regeneración**, que no implica una reorganización de todo el animal, sino únicamente de la parte dañada.

Por otro lado, si se corta una esponja en pequeños fragmentos, o si las células de una esponja se separan por completo y se las deja que lleguen a formar pequeños grupos o agregados, se pueden formar nuevas esponjas a partir de estos fragmentos o agregados celulares. Este proceso se ha denominado **embriogénesis somática**, que implica una reorganización completa de las estructuras y funciones de las células o de los fragmentos de tejido que participan en ella. Aisladas de la influencia de las células adyacentes, pueden crear su propio potencial para cambiar la forma o la función hasta desarrollarse como un nuevo organismo.

En este campo se ha realizado una gran cantidad de trabajos experimentales. El proceso de reorganización parece diferir en las distintas esponjas según su grado de complejidad. Todavía existe alguna controversia referida al tipo de mecanismo que conduce a la adhesión de las células, y la parte que cada tipo de célula juega en los procesos formativos.

CLASE CALCÁREAS (CALCIESPONJAS)

Se denomina así a las esponjas con esqueleto calcáreo, es decir, con espículas de carbonato cálcico. Las espículas son rectas (monaxonas), o bien tienen tres o cuatro radios. Estas esponjas tienden a ser pequeñas —10 cm o menos de altura— y a tener una forma tubular o de vasija. Pueden presentar estructura asconoide, siconoide o leuconoide. Aunque muchas son de colores apagados, hay algunas de color amarillo brillante, rojo, verde o violáceo. *Leucosolenia* y *Sycon* (llamadas a

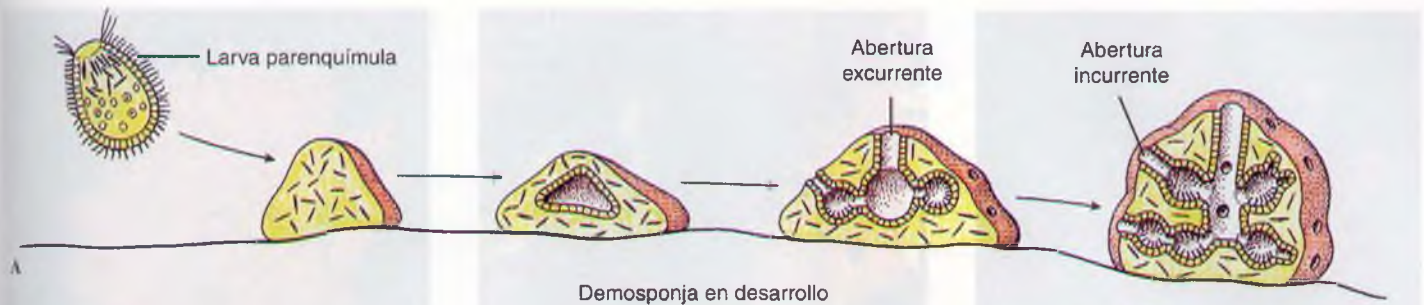


Figura 13-13

A. Desarrollo de las demosponjas. B, Desarrollo de la esponja siconoide *Sycon*.

menudo *Scypha* y *Grantia* por compañías comerciales) son formas de aguas marinas someras de uso común en el laboratorio. *Leucosolenia* es una pequeña esponja asconoide que crece dando colonias ramificadas, generalmente partiendo de una malla de tubos estoloniales horizontales (Figura 13-6). *Sycon* es una esponja solitaria que puede vivir aislada o formando racimos por gemación. El animal siconoide típico tiene forma de vasija y una longitud entre 1 y 3 cm, con una corona de espículas rectas alrededor del ósculo que impiden la entrada de pequeños animales en su interior.

CLASE HEXACTINÉLIDAS (HALOSPONJAS): ESPONJAS VÍTREAS

Las esponjas vítreas constituyen la clase Hexactinélidas (o hialosponjas). Casi todas son de aguas profundas y se recolectan sólo mediante dragado. La mayoría de ellas tienen simetría radiada, con cuerpos en forma de embudo o vasija que están generalmente fijados al sustrato mediante tallos de espículas radiculares (Figura 13-11, *Euplectella*) (neologismo del griego *eupлектos*, bien tejido). Alcanzan tamaños que oscilan desde 7,5 cm hasta más de 1,3 m de largo. Su característica distintiva es el esqueleto constituido por espículas silíceas de seis radios, que generalmente están unidas entre sí formando una estructura reticular de aspecto vítreo, y la **red trabecular** de tejido vivo producida por la fusión de los pseudópodos de los arqueocitos. Dentro de la red trabecular hay cámaras alargadas y digitiformes, tapizadas por coanocitos y abiertas al espongocele. El ósculo es particularmente grande y puede estar cubierto por una especie de placa cribosa de sílice. No hay pina-

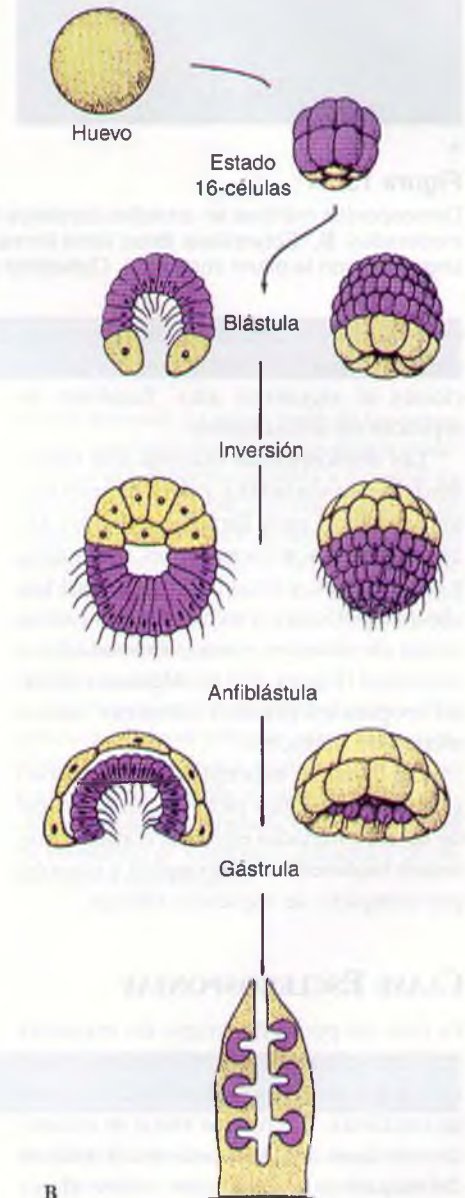
codermo ni mesohilo gelatinoso, y tanto la superficie externa como el espongocele están tapizados por la red trabecular. El esqueleto es rígido, y los elementos musculares (miocitos) parecen faltar. La disposición general de las cámaras de las esponjas vítreas corresponde tanto al tipo siconoide como al leuconoide. Su estructura está adaptada a las corrientes constantes y lentas de los fondos marinos; por eso los canales y los poros de la pared de la esponja son relativamente grandes y sencillos, y permiten un paso fácil de la corriente de agua. No obstante, y debido a su hábitat de aguas profundas, se conoce poco acerca de su fisiología.

El entramado reticular de espículas que presentan muchas esponjas vítreas es de una exquisita belleza, tal es el caso de *Euplectella* o regadera de Filipinas (Figura 13-11), un ejemplo clásico de hexactinélida.

CLASE DEMOSPONJAS

Esta clase comprende más del 95% de las especies de esponjas conocidas, incluyendo casi todas las de mayor tamaño. Las espículas son silíceas, pero no hexarradiadas, y pueden estar unidas entre sí por espongina o bien faltar por completo. Todos los representantes de esta clase tienen estructura leuconoide, y todos son marinos excepto una familia, la de los Espongílicos, que son esponjas de agua dulce.

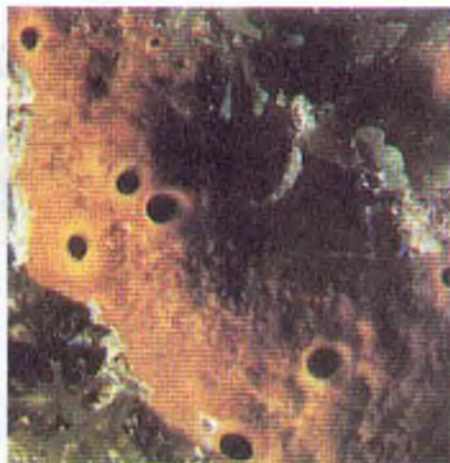
Las esponjas dulciacuícolas están ampliamente distribuidas en lagunas y corrientes de aguas bien oxigenadas, donde se incrustan en tallos de plantas y en viejas piezas de madera sumergida. Pueden parecerse a un fragmento de espuma, estar excavadas por poros, y



tener un color verdoso o parduzco. Son géneros comunes *Spongilla* (L. *Spongia*, del G. *spongos*, esponja) y *Myenia*. Las esponjas de agua dulce son muy comunes en pleno verano, aunque algunas se encuentran más fácilmente en el otoño. Se mueren y desintegran al final del



A



B



C

Figura 13-14

Demosponjas marinas en arrecifes coralinos del Caribe. **A**, *Pseudoceratina crassa*, una esponja coloreada que crece a profundidades moderadas. **B**, *Ectyoplasia ferox*, tiene forma irregular y sus ósculos forman pequeños conos semejantes a volcanes. **C**, *Monanchora unguifera*, con la ofiura comensal, *Ophiothrix svensoni* (filo Equinodermos, clase Ofiuroideos).

otoño, dejando gémulas (anteriormente descritas) para producir nuevas poblaciones el siguiente año. También se reproducen sexualmente.

Las demosponjas marinas son extremadamente variadas y pueden tener formas y colores muy llamativos (Figura 13-14). Algunas son incrustantes, otras altas y digitiformes, y otras bajas y extendidas; algunas perforan conchas y otras tienen forma de abanico, vasija, almohadilla o esferoidal (Figura 13-14). Algunas esponjas tropicales pueden alcanzar varios metros de diámetro.

Las llamadas esponjas de baño (*Spongia*, *Hippospongia*) pertenecen al grupo de las denominadas esponjas córneas, que tienen esqueletos de espongina y carecen por completo de espículas silíceas.

CLASE ESCLEROSPONJAS

Es éste un pequeño grupo de esponjas que segregan un esqueleto calcáreo macizo y son a menudo denominadas esponjas coralinas. Los tejidos vivos se extienden de 1 mm a 3 cm o más en el interior del esqueleto y sólo 1 mm sobre él. Su organización es leuconoide, como en las demosponjas, y en tres de sus cuatro órdenes tienen espículas silíceas y fibras de espongina. Las esclerosponjas viven en hábitat crípticos (lugares completamente oscuros o resguardados) sobre los arrecifes de coral, como grietas, cuevas, bajo superficies inclinadas y en aguas profundas. Aparentemente estas espon-

jas son vestigios de grupos antiguos con una historia geológica que se extiende desde el Cámbrico. Cuando surgieron en el Mesozoico los corales modernos y su simbiosis con algas unicelulares (p. 274), alcanzaron un gran éxito y llegaron a dominar en los arrecifes. No obstante, como los corales dependen fisiológicamente de las algas que crecen en sus tejidos, deben tener una iluminación adecuada. Así, las esclerosponjas y otros

organismos han sido capaces de explorar los hábitat escondidos desocupados.

FILOGENIA Y RADIACIÓN ADAPTATIVA

Filogenia

Las esponjas se originaron antes del Cámbrico. Los arrecifes primitivos del Paleozoico fueron ocupados por dos grupos

CLASIFICACIÓN DEL FILO PORÍFEROS

Clase Calcáreas (L. *calcis*, calcio) (**Calciesponjas**). Tienen espículas de carbonato cálcico que a menudo forman una corona alrededor del ósculo (principal orificio de salida del agua); las espículas son aciculares, o con tres o cuatro radios; están representados los tres tipos de sistemas canaliculares (asconoide, siconoide y leuconoide); todas marinas. Ejemplos: *Sycon*, *Leucosolenia*.

Clase Hexactinélidas (G. *hex*, seis + *aktis*, rayo + L. *-ellus* sufijo diminutivo) (**Hialosponjas**). Tienen espículas silíceas con seis radios que se disponen en ángulos rectos entre sí desde un punto central; las espículas a menudo se unen para formar un retículo; el cuerpo generalmente es cilíndrico o con forma de embudo; las cámaras flageladas tienen una disposición siconoide simple o leuconoide; principalmente viven en aguas profundas; todas marinas.

Ejemplos: regadera de filipinas (*Euplectella*), *Hyalonema*.

Clase Demosponjas (G. *demós*, gente + *spongos*, esponja). Tienen espículas silíceas que no son de seis radios, o espongina, o ambos. Sistemas de canales del tipo leuconoide; una familia es de agua dulce; todas las demás son marinas. Ejemplos: *Thenea*, *Cliona*, *Spongilla*, *Myenia*, y todas las esponjas de baño.

Clase Esclerosponjas (G. *skleros*, duro + *spongos*, esponja). Segregan un esqueleto basal macizo de carbonato cálcico, con tejidos vivos que se extienden dentro del esqueleto de 1 mm a 3 cm o más y por encima del esqueleto menos de 1 mm.; tienen espículas silíceas semejantes a las de las demosponjas (a veces faltan), y fibras de espongina; organización leuconoide; viven en cuevas, grietas, galerías y aguas profundas en los arrecifes de coral. Ejemplos: *Astrasciera*, *Calcifibrospongia*, *Ceratoporella*, *Merlia*.

de organismos con aspecto de esponjas calcáreas. El Devónico vio el rápido desarrollo de muchas esponjas vitreas. La posibilidad de que las esponjas procedan de coanoflagelados (protozoos que llevan collares y flagelos) ha conseguido mantenerse por un tiempo. No obstante, muchos zoólogos ponen reparos a esta hipótesis debido a que las esponjas no adquieren collares hasta una fase tardía de su desarrollo embrionario. Las células externas de las larvas son flageladas pero sin collar, y no se convierten en células con collar hasta que no se hacen internas. Ciertos corales y equinodermos también presentan células con collar, por lo que no son exclusivas de las esponjas.

Sin embargo, estas objeciones son contrarrestadas por la evidencia basada en las secuencias de RNA ribosómico. Estas pruebas apoyan la hipótesis de un antecesor común para los coanoflagelados y los metazoos. También sugieren que las esponjas y los eumetazoos son grupos hermanos, habiendo divergido los poríferos antes de que se originaran los radiados y los placozoos, aunque compartiendo un antecesor común.

Radiación adaptativa

Los poríferos han sido un grupo de gran éxito evolutivo, que se ha ramificado en

varios miles de especies y una gran diversidad de hábitat marinos y de agua dulce. Su diversificación se basa fundamentalmente en su sistema de corrientes de agua, único en el reino animal, y sus diversos grados de complejidad. La proliferación de cámaras flageladas en las esponjas leuconoides fue más favorable para un incremento del tamaño corporal que el sistema de las esponjas siconoides y asconoides, ya que las facilidades para la alimentación e intercambio de gases aumentaron enormemente.

Resumen

Los miembros del filo Mesozoos son animales de organización muy simple que parasitan los sacos renales de los moluscos cefalópodos (clase Rombozoos) y otros diversos grupos de invertebrados (clase Ortonéctidos). Tienen solamente dos estratos de células, pero éstas no son homólogas de las capas germinales de los metazoos superiores. Tienen un ciclo vital complicado que aún no se conoce por completo. Se ignora si su sencilla organización es primitiva o si derivada de un grupo más avanzado.

El filo Placozoos tiene solamente un único representante, un pequeño organismo marino laminar. También tienen sólo dos capas de células, pero algunos autores consideran que estas capas son homólogas del ectodermo y endodermo de los metazoos superiores. Los

animales más próximos a los placozoos parecen ser los cnidarios.

Las esponjas (filo Poríferos) son un grupo marino numeroso con algunos representantes de agua dulce. Tienen varias células especializadas, pero no están organizadas en tejidos u órganos. Dependen del batido flagelar de sus coanocitos para la circulación del agua a través de sus cuerpos, que es fundamental para conseguir el alimento y para el intercambio de gases respiratorios. Están sostenidas por esqueletos secretados de colágeno fibrilar, colágeno en forma de grandes fibras o filamentos (espongina), espículas silíceas o calcáreas, o una combinación de espículas y espongina en la mayoría de las especies.

Las esponjas se reproducen asexualmente por gemación, fragmentación y gémulas

(yemas internas). La mayor parte de las esponjas son monoicas aunque no producen simultáneamente espermatozoides y oocitos. La embriogenia es inusual, con una migración de células flageladas desde la superficie hacia el interior (parenquímula) o la producción de una anfilástula con inversión y crecimiento de los macrómeros por encima de los micrómeros. Las esponjas tienen una gran capacidad de regeneración.

Las esponjas son un antiguo grupo, filogenéticamente remoto de otros metazoos, pero ciertas evidencias sugieren que son un grupo hermano de los eumetazoos. Su radiación adaptativa está basada en la elaboración de un sistema de circulación del agua y de alimentación por filtración.

Cuestionario

1. Describa brevemente y compare la hipótesis ciliada sincitial, la hipótesis colonial flagelada, y el origen polifilético de los metazoos. ¿Cuál de las hipótesis parece más compatible con los datos disponibles?
2. Describa el modelo corporal de los mesozoos y los placozoos.
3. Cite ocho características de las esponjas.
4. Describa brevemente los tipos de organización asconoide, siconoide y leuconoide de las esponjas.
5. ¿Qué tipo de organización corporal es más eficaz y posibilita un mayor tamaño?
6. Defina lo siguiente: ostiolo, ósculo, espongocelo, apopilos, prosopilos.
7. Defina lo siguiente: pinacocitos, coanocitos, arqueocitos, esclerocitos, espongocitos, colenocitos.
8. ¿Qué material se encuentra en el esqueleto de todas las esponjas?
9. Describa los esqueletos de cada una de las clases de esponjas.
10. Describa cómo se alimentan, respiran y excretan las esponjas. ¿Qué es una gémula?
12. Describa cómo se producen los gametos y el proceso de fecundación en la mayoría de las esponjas.
13. Compare la embriogénesis de la mayoría de las demosponjas con las de las calcáreas.
14. ¿Cuál es la mayor clase de esponjas y cuál es su tipo de organización?
15. ¿Cuál es el posible antecesor de las esponjas? Justifique la respuesta.

Bibliografía

Ver también la Bibliografía general de la Parte III, p. 631.

- Bergquist, P. R. 1978. Sponges. Berkeley, University of California Press. *Excelente monografía sobre la estructura, clasificación, evolución y biología general de las esponjas.*
- Grell, K. G. 1982. Placozoa. In S. P. Parker (ed.). *Synopsis and classification of living organisms*, vol. 1. New York, McGraw-Hill Book Co. *Resumen de las características de los placozoos.*

- Hartman, W. D. 1982. Porifera. In S. P. Parker (ed.). *Synopsis and classification of living organisms*, vol. 1. New York, McGraw-Hill Book Company. *Revisión de la clasificación de las esponjas.*
- Simpson, T. L. 1984. The cell biology of sponges. New York, Springer-Verlag. *Una revisión y síntesis que apunta muchos problemas aún sin resolver.*
- Wainright, P. O., G. Hinkle, M. L. Sogin, S. K. Stickel. 1993. Monophyletic origins of the Metazoa: an evolutionary link with

- Fungi. *Science* **260**:340-342. *Informa sobre la evidencia molecular de que el grupo hermano de los metazoos son los hongos y que los animales pluricelulares son monofiléticos.*
- Wood, R. 1990. Reef-building sponges. *Am. Sci.* **78**:224-235. *El autor presenta pruebas que demuestran que las esclerosponjas conocidas pertenecen a las clases Calcáreas o Demosponjas, y que no es necesaria una clase Esclerosponjas separada.*

14

Los animales radiados

Filo Cnidarios

Filo Ctenóforos



Una diminuta arma mágica

Aunque los miembros del filo Cnidarios tienen una organización más elevada que las esponjas, todavía son animales relativamente simples. La mayoría son sésiles; aquellos que no se fijan al sustrato, como las medusas, sólo pueden nadar débilmente. Ninguno puede perseguir a sus presas. Por ello, podríamos tener la falsa impresión de que los cnidarios están en este mundo para proporcionar comida fácil a otros animales. Lo cierto es, sin embargo, que muchos cnidarios son eficaces depredadores, capaces de matar y llevar presas mucho más organizadas, más rápidas y más inteligentes. Esto es posible porque poseen tentáculos cargados de diminutas y sofisticadas armas denominadas nematocistos. Como el nematocisto es secretado dentro de la célula que lo contiene, está dotado de energía potencial para su descarga. Es como si una factoría fabricara un cañón que saliera de la

cadena de montaje listo y cargado con un proyectil en la recámara. Al igual que un cañón cargado, un nematocisto completo necesita solamente un pequeño estímulo para dispararse. Pero en vez de una bala, el nematocisto dispara un diminuto filamento. Con una velocidad de 2 metros por segundo y una aceleración de 40 000 veces la de la gravedad, penetra instantáneamente en la presa y le inyecta una toxina paralizante. Si un pequeño animal es lo suficientemente desafortunado como para rozar uno de sus tentáculos, se encuentra repentinamente acribillado por cientos, o quizá miles, de nematocistos y rápidamente inmovilizado. Algunos filamentos de nematocistos pueden penetrar en la piel humana, produciendo desde una leve comezón hasta un gran dolor, e incluso la muerte, según la especie. Una diminuta, pero también temible, arma mágica. ■

POSICIÓN EN EL REINO ANIMAL

Los filos Cnidarios y Ctenóforos forman los animales radiados, caracterizados por su **simetría radial primaria o birradial**, que creemos ancestral para todos los eumetazoos. La simetría radial, en la que las partes del cuerpo se disponen concéntricamente alrededor de un eje oral-aboral, es muy apropiada para los animales sésiles o sedentarios y para los que flotan libres, ya que acceden a su entorno (o éste accede a ellos) igualmente por todos los lados. La simetría birradial es básicamente un tipo de simetría radial en la que sólo dos planos dividen al animal en dos imágenes «especulares» a lo largo del eje oral-aboral, debido a la presencia de alguna parte del cuerpo que es única o par. Los demás eumetazoos tienen una simetría bilateral primaria; esto es, son bilaterales o han derivado de un antecesor bilateral.

Generalmente, ninguno de los dos filos ha progresado más allá del **nivel de organización tisular**, aunque se encuentran algunos órganos. En general, los ctenóforos tienen una estructura más compleja que los cnidarios.

APORTACIONES BIOLÓGICAS

1. Ambos filos han desarrollado dos **capas germinales** bien definidas,

ectodermo y endodermo; en algunos se presenta una tercera, o capa mesodérmica, que deriva embriológicamente del ectodermo. El modelo corporal es sacciforme y la pared del cuerpo se compone de dos capas diferentes, epidermis y gastrodermis, derivadas del ectodermo y del endodermo respectivamente. La matriz gelatinosa o mesoglea, situada entre ambas capas, puede carecer de estructura, contener unas pocas células y fibras, o puede estar compuesta en gran parte por tejido conjuntivo mesodérmico y fibras musculares.

2. Una cavidad del cuerpo, la **cavidad gastrovascular**, está tapizada por la gastrodermis con una única abertura, la boca, que también sirve de ano.
3. En la cavidad gastrovascular tiene lugar la **digestión extracelular**, y en las células gastrodérmicas la intracelular. La digestión extracelular permite la ingestión de partículas de alimento más grandes.
4. La mayoría de los radiados tienen **tentáculos**, o expansiones extensibles alrededor del extremo oral, que ayudan a capturar alimento.
5. Los radiados son los animales más simples que poseen verdaderas **células nerviosas** (protoneuronas), aunque los nervios se disponen como un plexo, sin un sistema nervioso central.
6. Los radiados son los animales más simples con órganos sensoriales, que

incluyen estatocistos bien desarrollados (órganos del equilibrio) y ocelos (órganos fotosensoriales).

7. La locomoción en las formas libres se logra por **contracciones musculares** (cnidarios) o mediante **peines ciliados (paletas natatorias)** (ctenóforos). No obstante, ambos grupos todavía están mejor adaptados para la flotación, o para ser llevados por las corrientes, que para una natación vigorosa.
8. El **polimorfismo*** en los cnidarios ha ampliado sus posibilidades ecológicas. En muchas especies la presencia de los estados póliipo (sésil y fijo) y medusa (nadadora libre), permite la ocupación por la misma especie de un hábitat bentónico (de fondo) y de un hábitat pelágico (de mar abierto). El polimorfismo también amplía las posibilidades de la complejidad estructural.
9. Estos filos tienen caracteres exclusivos, como los **nematocistos** (orgánulos urticantes) en los cnidarios, y los **coloblastos** (orgánulos adhesivos) y **paletas natatorias** en los ctenóforos.

* Debe advertirse que el polimorfismo aquí se refiere a más de una forma estructural de individuos dentro de una especie, en contraste con el uso de la palabra en genética (p. 172), que se refiere a las diferentes formas alélicas de un gen en una población.

FILO CNIDARIOS

Este filo (*G. knide*, ortiga + *L. aria* [sufijo pl.], como o relacionado con) es un interesante grupo con más de 9000 especies. Toma su nombre de las células llamadas **cnidocitos**, que contienen orgánulos urticantes (**nematocistos**) característicos de este filo. Los nematocistos son *producidos y utilizados* exclusivamente por los cnidarios. Otro nombre del filo, Celenterados (*G. koilos*, concavidad + *enteron*, intestino), es usado con menos frecuencia que el anterior; actualmente se emplea a veces para referirse a ambos filos de radiados, ya que su significado es aplicable a ambos.

Los cnidarios se consideran generalmente próximos a la base del tronco de la línea de los metazoos. Son un grupo antiguo con el registro fósil más largo de los metazoos, pues se remonta a más de

700 millones de años. Aunque su organización tiene una simplicidad estructural y funcional no encontrada en otros metazoos, constituyen una parte significativa de la biomasa en algunos lugares. Están ampliamente distribuidos en los hábitat marinos, y hay unos pocos de agua dulce. Aunque la mayoría son sésiles, o a lo más, con movimientos o natación lentos, son eficaces depredadores de organismos más veloces y complejos que ellos. El filo incluye alguna de las criaturas más extrañas y más adorables de la naturaleza: los hidroides ramificados con aspecto de planta; las anémonas semejantes a flores; las medusas; y los arquitectos del suelo del océano, los corales córneos (látigos de mar, albanicos de mar, y otros) y los corales pétreos, cuyas construcciones calcáreas de miles de años han producido grandes arrecifes e islas de coral (p. 273).

Los cnidarios se encuentran con mayor abundancia en hábitat marinos poco profundos, especialmente en lugares con temperaturas cálidas y regiones tropicales. No hay especies terrestres. Los hidroides coloniales se encuentran generalmente adheridos a conchas de moluscos, rocas, muelles y otros animales en aguas costeras poco profundas, aunque algunas especies se encuentran a grandes profundidades. Las medusas flotantes y nadadoras se hallan en mares abiertos y lagos, con frecuencia lejos de la costa. Las colonias flotantes, como la carabela portuguesa y *Veella* (*L. velum*, velo; + *ellus*, sufijo dim.), tienen flotadores o velas, gracias a los cuales son arrastradas por el viento.

Algunos ctenóforos, moluscos y platelmintos comen hidroides portadores de nematocistos, y usan estas estructuras urticantes para su propia defensa. Hay algu-



Figura 14-1

A, Un cangrejo ermitaño con sus cnidarios comensales. La concha está cubierta por pólipos del hidrozoo *Hydractinia milleri*. El cangrejo consigue cierta protección frente a los depredadores, y los cnidarios un desplazamiento gratuito y porciones de alimento de la comida de su hospedador. B, Parte de la colonia de una *Hydractinia*, con los tres tipos de zooides y el estolón (hidrorriza) a partir del cual crece.

nos otros animales que se alimentan de cnidarios, pero éstos raramente sirven de alimento al hombre.

A veces los cnidarios viven en simbiosis con otros animales, a menudo como comensales sobre la concha u otras superficies de su hospedador. Ciertos hidroides (Figura 14-1) y anémonas de mar viven comúnmente sobre las conchas de caracoles habitadas por cangrejos ermitaños, a los que proporcionan cierta protección frente a los depredadores. En los tejidos de los cnidarios, especialmente en algunas hidras de agua dulce y en corales formadores de arrecifes, suelen vivir algas en simbiosis. La presencia de las algas en estos corales limitan su presencia a aguas relativamente poco profundas y claras, donde hay suficiente luz para los requerimientos fotosintéticos del alga. Este tipo de corales son un componente esencial de los arrecifes de coral, y los arrecifes son hábitat extremadamente importantes en las aguas tropicales. Más adelante en este capítulo se tratarán los arrecifes de coral.

Aunque muchos cnidarios tienen escasa importancia económica, los arrecifes de coral son una destacada excepción. Los peces y otros animales asociados con los arrecifes suministran cantidades sustanciales de alimento para el hombre, y los arrecifes tienen un valor económico por la atracción turística. El coral noble se utiliza en joyería y para adornos, y las rocas coralinas sirven para realizar construcciones.

Las medusas planctónicas pueden tener cierta importancia como alimento para peces con valor comercial; aunque también ocurre a la inversa, los alevines de los peces pueden ser presas de los cnidarios.

Se reconocen cuatro clases de Cnidarios: Hidrozoos (la clase más varia-

ble, que incluye hidroides, corales de fuego, la carabela o fragata portuguesa, y otros), Escifozoos (las «verdaderas» medusas), Cubozoos (cubomedusas), y Antozoos (la clase mayor, incluye anémonas, corales pétreos, corales blandos, y otros).

CARACTERÍSTICAS DEL FILO CNIDARIOS

1. Completamente acuáticos, algunos de agua dulce pero la mayoría marinos.
2. **Simetría radial** o birradial alrededor de un eje longitudinal con extremos **oral** y **aboral**; sin cabeza definida.
3. Dos tipos básicos de individuos: **pólipos** y **medusas**.
4. Exoesqueleto o endoesqueleto de componentes quitinosos, calcáreos o proteicos.
5. Cuerpo con dos capas, epidermis y gastrodermis, con mesoglea (**diblasticos**); en algunos, mesoglea con células y tejido conjuntivo (ectomesodermo) (**triblasticos**).
6. **Cavidad gastrovascular** (a menudo ramificada o dividida por septos) con una abertura única que sirve como boca y ano; tentáculos extensibles que por lo general rodean la boca o región oral.
7. Organulos celulares urticantes denominados **nematocistos**, tanto en la epidermis como en la gastrodermis o en ambos; los nematocistos abundan en los tentáculos, donde pueden formar baterías o anillos.
8. **Plexo nervioso** con sinapsis simétricas y asimétricas; con algunos órganos sensoriales; conducción difusa.
9. Sistema muscular (del tipo **epiteliomuscular**)* formado por una capa externa de fibras longitudinales en la base de la epidermis y una interna de fibras circulares en la base de la gastrodermis; en los cnidarios superiores hay modificaciones de este modelo, como la presencia de haces de fibras independientes en la mesoglea.
10. Reproducción asexual por gemación (en los pólipos) o reproducción sexual por gametos (en todas las medusas y algunos pólipos); las formas sexuales son monoicas o dioicas; **larva plánula**; segmentación holoblástica indeterminada.
11. Sin sistemas excretor ni respiratorio.
12. Sin cavidad celomática.

* N. del T. Los términos «epiteliomuscular» y «mioepitelial» son equivalentes, y se utilizan indistintamente a lo largo del libro.

FORMA Y FUNCIÓN

Dimorfismo y polimorfismo en cnidarios

Uno de los más interesantes, y a veces más complicados, aspectos de este filo es el dimorfismo y el frecuente polimorfismo que manifiestan muchos de sus miembros. Todas las formas de cnidarios se ajustan a uno o dos tipos morfológicos: el **pólipo**, o forma hidroide, que está adaptado a una vida sésil o sedentaria, y la **medusa**, o forma medusa, que está adaptada para la flotación o una vida nadadora libre (Figura 14-2).

La mayoría de los pólipos tienen cuerpos tubulares, con una boca rodeada por tentáculos en uno de sus extremos. Generalmente, el extremo aboral está fijado al sustrato por un disco u otro medio. Los pólipos pueden vivir solitarios o en colonias. Las colonias de algunas especies incluyen individuos diferentes, cada uno especializado para una determinada función, como alimentación, reproducción o defensa (Figura 14-1).

Las medusas generalmente son nadadoras libres, y tienen cuerpos con forma de campana o paraguas y simetría tetrámera (las partes del cuerpo dispuestas en cuartos). La boca suele estar en el centro del lado cóncavo y los tentáculos se extienden desde el borde de la umbrela.

Las anémonas y los corales (clase Antozoos) son pólipos, por tanto, no son dimórficos. Las verdaderas medusas (clase Escifozoos) tienen una forma medusoide conspicua, pero muchas tienen un estado larvario polipoide. No obstante, los hidroides coloniales de la clase Hidrozooos tienen a veces ciclos vitales formados por la forma pólipo o hidroide (hidrante) y por la forma medusa, nadadora libre —algo así como la relación entre el Dr. Jekyll y Mr. Hyde—. Una especie que posea el pólipo sésil y la medusa flotante en su ciclo vital puede adquirir ventajas en las posibilidades de alimentación y distribución en ambos tipos de ambiente, el pelágico (mar abierto) y el bentónico (fondo). Muchos hidrozooos son también polimórficos, con varios tipos diferentes de pólipos en la colonia.

Superficialmente, el pólipo y la medusa son muy diferentes. Pero en realidad cada uno de ellos ha conservado el modelo corporal en forma de saco, que

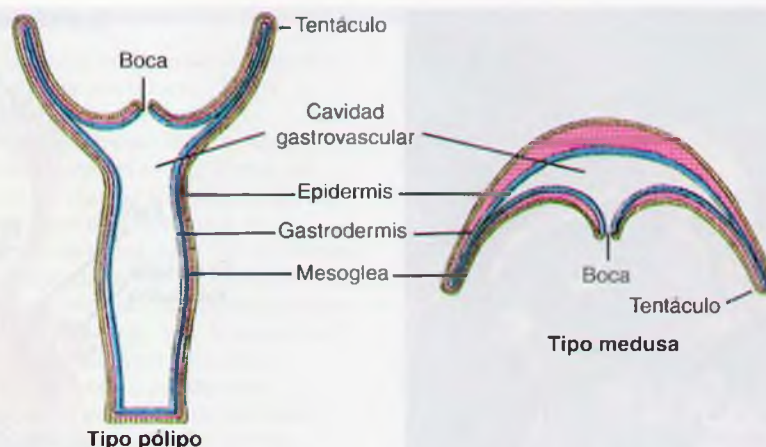


Figura 14-2

Comparación entre los individuos de tipo pólipo y medusa.

es básico en el filo (Figura 14-2). La medusa es esencialmente un pólipo no fijado, con la porción tubular ensanchada y aplanada en forma de campana.

Tanto el pólipo como la medusa poseen las tres capas de la pared del cuerpo típica de los cnidarios, aunque en la medusa la capa gelatinosa de mesoglea es mucho más gruesa, dándole más volumen y proporcionándole más flotabilidad.

Nematocistos: los orgánulos urticantes

Una de las estructuras más características de todo el grupo de los cnidarios son los orgánulos urticantes denominados **nematocistos** (Figura 14-3). Hasta ahora se han descrito unos 20 tipos diferentes de nematocistos (Figura 14-4), que son importantes en las determinaciones taxonómicas. El nematocisto es una diminuta cápsula compuesta por un material semejante a la quitina y que contiene una «hebra» tubular enrollada, o filamento, que es una continuación del extremo estrechado de la cápsula. Este último está recubierto por una pequeña tapa u **opérculo**. El interior del filamento no descargado puede llevar minúsculas púas o espinas.

El nematocisto está encerrado en la célula que lo ha generado, el **cnidocito** (que es denominada, durante su desarrollo, **cnidoblasto**). Excepto en los antozoos, los cnidocitos están provistos de un **cnidocilo** en forma de gatillo, que es un cilio modificado. Los cnidocitos de los antozoos tienen un mecanorreceptor ciliado algo diferente. En algunas anémonas,

y quizá en otros cnidarios, pequeñas moléculas orgánicas de la presa «sintonizan» los mecanorreceptores, sensibilizándolos en la frecuencia de vibración producida por la natación de la presa. La estimulación táctil produce la descarga del nematocisto. Los cnidocitos se producen en invaginaciones de las células ectodérmicas y, en algunas formas, en las células gastrodérmicas; son especialmente abundantes en los tentáculos. Cuando un nematocisto se descarga, su cnidocito es absorbido y reemplazado por otro nuevo. No todos los nematocistos tienen púas o inyectan veneno. Algunos, por ejemplo, no penetran en la presa sino que se retraen rápidamente como un resorte después de la descarga, apresando y sujetando una parte de la presa capturada en el filamento enrollado (Figura 14-4). Los nematocistos adhesivos generalmente no se descargan para la captura de alimento.

El mecanismo de descarga del nematocisto es destacable. Las evidencias actuales indican que la descarga se debe a una combinación de fuerzas tensionales generadas durante la formación del nematocisto, y a la asombrosa presión osmótica que hay en el interior del nematocisto: 140 atmósferas. Cuando se estimula su descarga, la alta presión osmótica interna hace que el agua se precipite dentro de la cápsula. El opérculo se abre, y el rápido incremento de la *presión hidrostática* dentro de la cápsula empuja con gran fuerza al filamento y éste se evagina hacia el exterior. En el extremo evertido del filamento, las púas sobresalen hacia fuera como diminutas varillas con forma de espadas. Esta diminuta pero

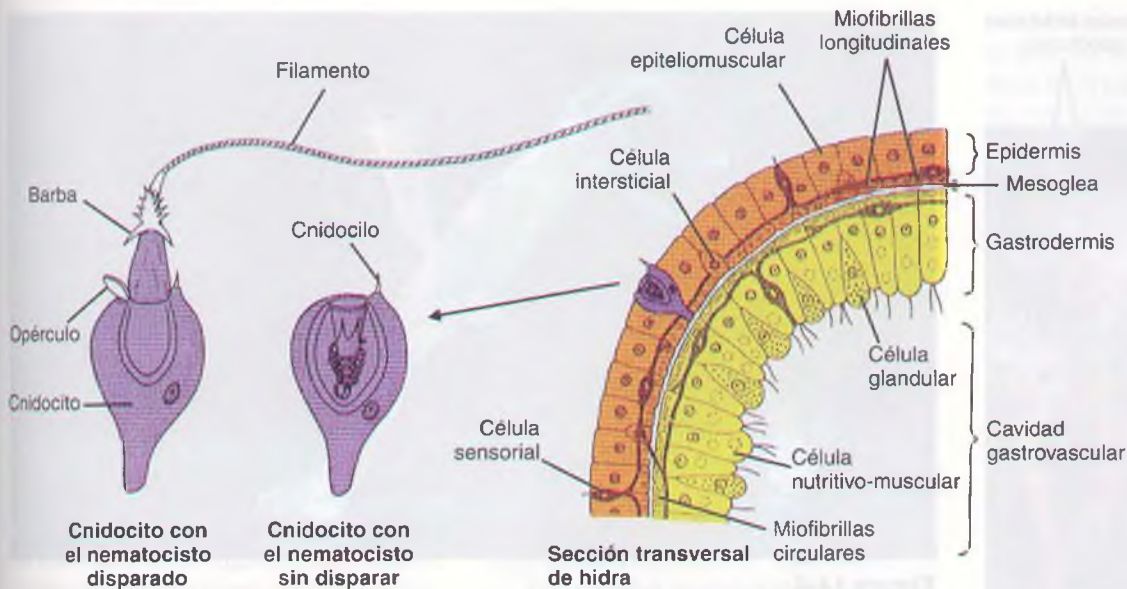


Figura 14-3

A la izquierda, estructura de una célula urticante. A la derecha, una parte de la pared del cuerpo de una hidra. Los cnidocitos que contienen nematocistos se originan de células intersticiales de la epidermis.

terrible arma inyecta veneno cuando penetra en la presa.

Obsérvese de nuevo la diferencia entre presión osmótica e hidrostática (p. 53). El nematocisto no necesita realmente alcanzar 140 atmósferas de presión hidrostática en su interior, ya que tal presión indudablemente le haría explotar. Como el agua se precipita en su interior durante la descarga, la presión osmótica baja rápidamente mientras la presión hidrostática aumenta.

Los nematocistos de la mayoría de los cnidarios no son perjudiciales para el hombre y en el peor de los casos pueden ser una molestia. No obstante, las picaduras de la carabela portuguesa (Figura 14-5) y de ciertas medusas son muy dolorosas y, en algunos casos, peligrosas.

Plexo nervioso

El plexo nervioso de los cnidarios es uno de los mejores ejemplos de sistema nervioso difuso en el reino animal. Este plexo de células nerviosas se encuentra

en la base de la epidermis y de la gastrodermis, formando dos redes nerviosas interconectadas. Las prolongaciones nerviosas (axones) terminan en sinapsis con otras células nerviosas o en uniones con células sensoriales u órganos efectores (nematocistos o células epitelio-musculares). Los impulsos nerviosos son transmitidos de una célula a otra mediante la liberación de un neurotransmisor desde pequeñas vesículas de un lado de la sinapsis o unión (p. 725). La transmisión unidireccional entre las células nerviosas en animales superiores está asegurada ya que las vesículas se localizan sólo en un lado de la sinapsis. No obstante, los plexos nerviosos de los cnidarios son peculiares porque muchas de las sinapsis tienen vesículas neurotransmisoras en ambos lados, permitiendo la transmisión a través de la sinapsis en ambas direcciones. Otra peculiaridad de los nervios de los cnidarios es la ausencia de material envolvente (mielina) en los axones.

No hay concentraciones de grupos de células nerviosas que sugieran un «sistema nervioso central». De cualquier modo, los nervios aparecen agrupados en los «anillos nerviosos» de las medusas de hidrozoo y en los órganos sensoriales marginales de las medusas de escifo-

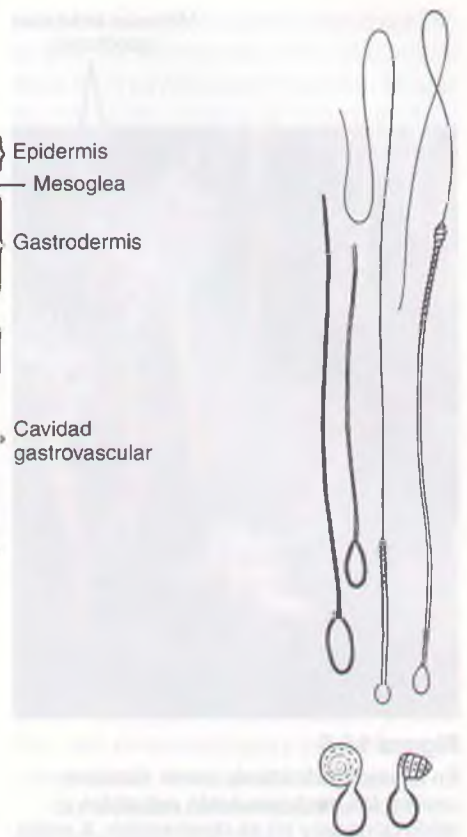


Figura 14-4

Dos tipos de nematocistos descargados. En la parte inferior hay dos esquemas de un tipo que no penetra en la presa, sino que se retrae como un resorte, sujetando una pequeña porción de la presa cuando lo hace.

Téngase en cuenta que, para los animales con simetría radial, la presencia de un sistema nervioso central con un cerebro tiene un escaso valor adaptativo. El ambiente que le rodea es el mismo por todas partes, y no existe control sobre la dirección de aproximación a la presa.

zoos. En algunos cnidarios los plexos nerviosos forman dos sistemas o más: en los escifozoos hay un sistema de conducción rápida para coordinar los movimientos de natación y uno más lento para coordinar los movimientos de los tentáculos.

Las células nerviosas del plexo efectúan sinapsis con células sensoriales delgadas que reciben estímulos externos, y uniones con células epitelio-musculares y nematocistos. Las fibras contráctiles de las células epitelio-musculares, junto con la combinación célula nerviosa del plexo-célula sensorial se alude a menudo como **sistema neuromuscular**, un

**Figura 14-5**

En algunos hidroides, como *Tubularia crocea*, las medusas están reducidas a tejido gonadal y no se desprenden. A estas medusas reducidas se las conoce como gonóforos.

importante suceso en la evolución del sistema nervioso. El plexo nervioso se originó tempranamente en la evolución de los metazoos, y filogenéticamente nunca se ha perdido por completo. Los anélidos lo tienen en sus sistemas digestivos. En el aparato digestivo del hombre está representado por los plexos nerviosos de su musculatura. Los rítmicos movimientos peristálticos del estómago y del intestino están coordinados por esta réplica del plexo nervioso de los cnidarios.

CLASE HIDROZOOS

La mayoría de los hidrozooos son marinos y coloniales, y el ciclo de vida típico incluye el estado pólipo asexual, y el estado medusa sexual. Algunos, no obstante, como la hidra de agua dulce, carecen de la forma medusa. Algunos hidroides marinos no tienen medusas libres (Figura 14-5), mientras que ciertos hidrozooos sólo tienen el estado medusa y carecen del pólipo.

La hidra, aunque no es un hidrozoo típico, se ha convertido en el favorito como modelo para la introducción al filo Cnidarios, por su tamaño y fácil adquisi-

**Figura 14-6**

Hidra con una yema en desarrollo y un ovario.

ción. Combinando su estudio con el de un hidroide colonial representativo como *Obelia* (G. *obelias*, pastel redondo) se obtiene una excelente idea de la clase Hidrozooos.

Hydra: un hidrozoo de agua dulce

La hidra común de agua dulce (Figura 14-6) es un pólipo solitario y uno de los pocos cnidarios encontrados en agua dulce. Su hábitat normal es la parte inferior de las hojas acuáticas y espadañas que ocupan charcas y arroyos de agua limpia y fresca. La familia de la hidra se encuentra en todo el mundo, con 16 especies en América del Norte.

Modelo corporal. El cuerpo de la hidra puede extenderse hasta lograr una longitud de 25 a 30 mm, o contraerse hasta quedar como una pequeña masa gelatinosa. Tiene el aspecto de un tubo cilíndrico con el extremo aboral alargado, formando un delgado tallo, que termina en un **disco basal** o **discopodio** para la fijación. Este disco basal está provisto de células glandulares que permiten a la hidra adherirse al sustrato, y también secretar una burbuja de gas para flotar. En el centro del disco puede haber un poro excretor. La boca, localizada en una elevación cónica denominada **hipostoma**, está rodeada por 6-10 tentáculos huecos que, al igual que el cuerpo, se pueden extender cuando el animal está ham-

briento.

La boca se abre en la **cavidad gastrovascular** (también llamada celéntero) que comunica con las cavidades de los tentáculos. En algunos individuos pueden sobresalir **yemas** a los lados, cada una de ellas con boca y tentáculos semejantes a los del progenitor. Los testículos y los ovarios, cuando existen, se muestran como expansiones redondeadas sobre la superficie del cuerpo (Figura 14-6).

Pared del cuerpo. La pared del cuerpo que rodea a la cavidad gastrovascular consta de una **epidermis** externa (ectodérmica) y de una **gastrodermis** interna (endodérmica) con una **mesoglea** entre ambas.

Epidermis. La capa epidérmica contiene células epiteliomusculares, intersticiales, glandulares, cnidocitos, y células nerviosas y sensoriales.

Las **células epiteliomusculares** forman la mayor parte de la epidermis y sirven como cubierta y para la contracción muscular (Figura 14-7). Las bases de la mayoría de estas células se extienden paralelas a los tentáculos o al eje del cuerpo y contienen miofibrillas, de modo que forman una capa de musculatura longitudinal próxima a la mesoglea. La contracción de estas fibras acorta el cuerpo o los tentáculos.

Las **células intersticiales** son células indiferenciadas que se encuentran

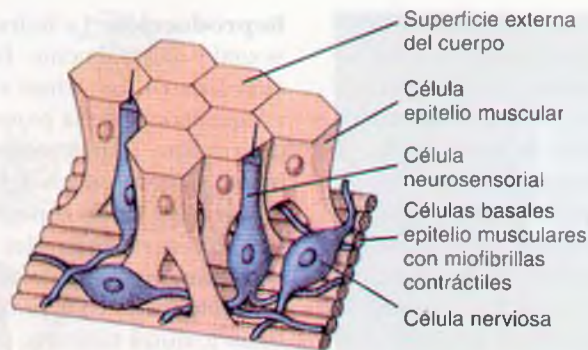


Figura 14-7

Células epiteliomusculares y nerviosas en hidra.

entre las bases de las células epitelio-musculares. La diferenciación de las células intersticiales da lugar a cnidoblastos, células sexuales, yemas, células nerviosas y otros tipos, pero generalmente no dan lugar a células epiteliomusculares (que se reproducen por sí mismas).

Las **células glandulares** son células altas que se encuentran alrededor del disco basal y de la boca, y secretan una sustancia adhesiva para la fijación y a veces una burbuja de gas para la flotación.

Hace 230 años, Abraham Trembley se sorprendió al descubrir que las secciones aisladas del tallo de la hidra podían regenerarse y formar cada una de ellas un animal completo. Desde entonces se han publicado unas 2000 investigaciones sobre la hidra, convirtiéndose este organismo en un modelo clásico para el estudio de la diferenciación morfológica. Los mecanismos que regulan la morfogénesis tienen gran importancia práctica, y la simplicidad de la hidra se presta para estas investigaciones. Se han descubierto las sustancias que controlan el desarrollo (morfogénesis), así como las que determinan qué extremo del pedúnculo cortado desarrollará la boca y los tentáculos. Estas sustancias pueden presentarse en las células en concentraciones extremadamente bajas (10^{-10} M).

Los **cnidocitos** que contienen los nematocistos se extienden por toda la epidermis. La hidra tiene tres tipos funcionales de nematocistos: los que penetran en la presa e inyectan el veneno (penetrantes, Figura 14-3); los que envuelven y enredan a la presa (envol-

ventes); y los que secretan una sustancia adhesiva utilizada en la locomoción y fijación (glutinantes).

Las **células sensoriales** están dispersas entre las demás células de la epidermis, especialmente cerca de la boca y de los tentáculos y en el disco basal. El extremo libre de cada célula sensorial lleva un flagelo, que es el receptor sensorial para los estímulos químicos y mecánicos. El otro extremo se ramifica en finas prolongaciones que forman sinapsis con las células nerviosas.

Las **células nerviosas** de la epidermis son generalmente multipolares (tienen muchas prolongaciones), aunque en los cnidarios más organizados pueden ser bipolares (con dos prolongaciones). Sus prolongaciones (axones) forman sinapsis con las células sensoriales y otras células nerviosas, y uniones con las células epiteliomusculares y cnidocitos. Hay sinapsis unidireccionales (morfológicamente asimétricas) y bidireccionales con otras células nerviosas.

Gastrodermis. Esta es una capa de células que tapiza la cavidad gastrovascular, se compone principalmente de grandes células epiteliales columnares ciliadas, con bases planas irregulares. Las células de la gastrodermis incluyen células nutritivomusculares, intersticiales y glandulares.

Las **células nutritivomusculares** son, por lo general, células columnares altas con bases que se extienden lateralmente y que contienen miofibrillas. Estas son perpendiculares al eje del cuerpo o de los tentáculos, y forman una capa de musculatura circular. No obstante, esta capa muscular es muy débil en la hidra y la extensión longitudinal del cuerpo y de los

tentáculos se lleva a cabo principalmente por un incremento del volumen de agua en la cavidad gastrovascular. El agua es conducida a través de la boca mediante el batido de los cilios de las células nutritivomusculares. De este modo, el agua de la cavidad gastrovascular actúa como un **esqueleto hidrostático**. Así, los dos cilios del extremo libre de cada célula también sirven para la circulación del alimento y de los fluidos en la cavidad digestiva. A menudo, las células contienen un gran número de vacuolas digestivas. Las células en la hidra verde (*Chlorohydra*) (*G. chloros*, verde + *hydra*, monstruo mítico con nueve cabezas que matara Hércules) llevan algas verdes (zoo-clorelas) que dan a las hidras su coloración. Posiblemente sea éste un caso de mutualismo, ya que las algas utilizan el dióxido de carbono de la respiración de la hidra para formar los compuestos orgánicos útiles para el hospedador. A cambio, ellas reciben refugio y probablemente cubren otras necesidades fisiológicas.

Las **células intersticiales** están esparcidas entre las bases de las células nutritivas. Se transforman en otros tipos celulares cuando es necesario.

Las **células glandulares** del hipostoma y de la columna secretan enzimas digestivas. Las glándulas mucosas que rodean la boca ayudan a la digestión.

En la gastrodermis no hay nematocistos porque esta capa carece de cnidocitos.

Mesoglea. Está situada entre la epidermis y la gastrodermis y unida a ambas capas. Tiene una consistencia gelatinosa y tanto las células epidérmicas como las gastrodérmicas envían prolongaciones dentro de ella. La mesoglea es una capa continua que se extiende por el cuerpo y los tentáculos, más gruesa en la parte del pedúnculo y más fina en los tentáculos. Esta disposición permite a la región pedia poder resistir una gran tensión mecánica y proporcionar a los tentáculos una mayor flexibilidad. La mesoglea ayuda a sostener el cuerpo, y actúa como un tipo de esqueleto elástico.

Locomoción. A diferencia de los pólipos coloniales, que están fijos permanentemente, la hidra puede moverse libremente por deslizamiento de su disco basal, ayudada por las secreciones mucosas. Utilizando un movimiento de «gusano medi-

**Figura 14-8**

Una hidra captura una pulga de agua despreviada con los nematocistos de sus tentáculos. Esta hidra ya tiene en su interior otra pulga de agua ingerida previamente.

dor», puede desplazarse curvándose y apoyando sus tentáculos sobre el sustrato. Incluso puede plegarse sobre sí misma y, formando una burbuja de gas en su disco basal, flotar hacia la superficie.

Alimentación y digestión. Las hidras se alimentan de pequeños crustáceos y anélidos, y esperan a sus presas con los tentáculos extendidos (Figura 14-8). Las presas que rozan sus tentáculos pueden encontrarse arponeadas por baterías de nematocistos que las paralizan, aunque

sean mayores que la hidra. Los tentáculos se mueven hacia la boca, que se ensancha lentamente. La boca, bien lubricada con las secreciones mucosas, se desliza sobre la presa, la rodea y engulle por completo.

El activador que realmente causa la apertura de la boca es la forma reducida del glutatión, que se encuentra, en alguna medida, en todas las células vivientes. El glutatión es liberado por la presa a través de las heridas producidas por los nematocistos, pero la hidra sólo devora aquellos animales que liberan suficiente sustancia como para activar su respuesta alimentaria. Esto explica cómo la hidra distingue entre *Daphnia*, que le gusta, y algunas otras formas que rechaza. Si ponemos glutatión en agua que contenga hidras, cada una de ellas realizará los movimientos de alimentación aunque no haya presas.

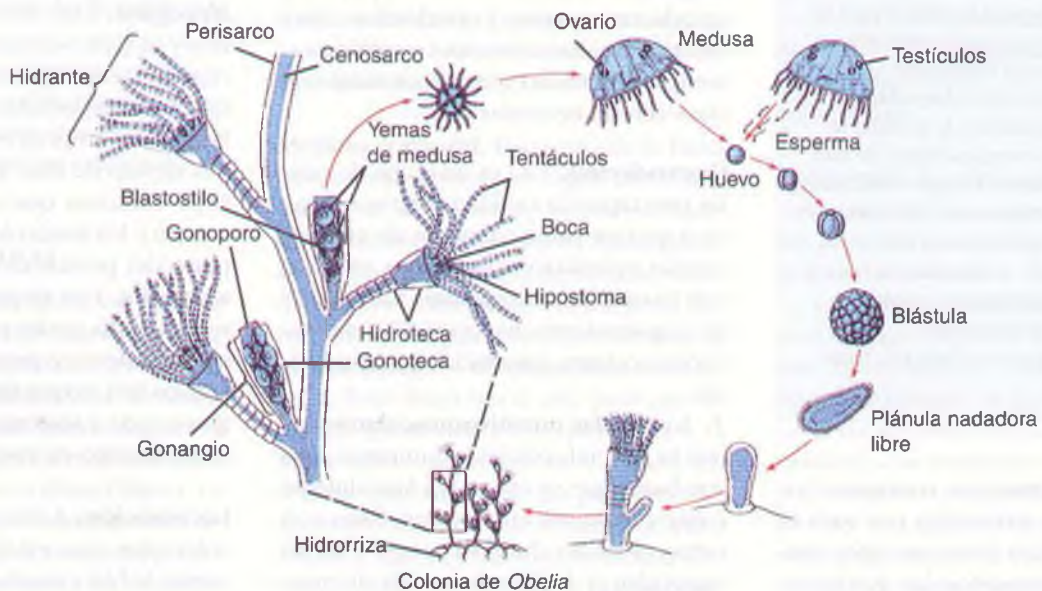
Dentro de la cavidad gastrovascular, las células glandulares descargan enzimas sobre el alimento. La digestión se inicia en la cavidad gastrovascular (digestión extracelular), aunque muchas de las partículas de alimento son dirigidas por los pseudópodos hacia el interior de las células nutritivomusculares de la gastrodermis, donde tiene lugar la digestión intracelular. Las células ameboides pueden llevar partículas no digeridas hacia la cavidad gastrovascular, donde finalmente son expulsadas junto con otros materiales no digeribles.

Reproducción. La hidra se reproduce sexual y asexualmente. En la reproducción asexual, las yemas aparecen como evaginaciones de la pared del cuerpo y desarrollan hidras jóvenes que finalmente se desprenden del progenitor. La mayor parte de las especies son dioicas. Las gónadas temporales (Figura 14-6) generalmente aparecen en el otoño, estimuladas por las temperaturas más bajas y, quizá también, por la reducida aireación de las aguas estancadas. Por lo general, los huevos maduran en el ovario de uno en uno y son fecundados por los espermatozoides vertidos en el agua.

Los cigotos sufren una segmentación holoblástica que forma una blástula hueca. La parte interna de la blástula se delamina para formar el endodermo (gastrodermis), y la mesoglea se deposita entre el ectodermo y el endodermo. Antes de separarse del progenitor, se forma un quiste alrededor del embrión que le permitirá sobrevivir durante el invierno. Las hidras jóvenes surgen en primavera, cuando el tiempo es favorable.

Colonias de hidroides

Los hidroides que tienen un estado medusa en su ciclo vital son mucho más representativos de la clase Hidrozoos que las hidras. Para explicar el tipo hidroide (Figura 14-9) a los estudiantes que

**Figura 14-9**

Ciclo vital de *Obelia*, en el que se muestra la alternancia de los estados pólipo (asexual) y medusa (sexual). *Obelia* es un hidroide caliptoblástico, es decir, sus pólipos y sus tallos están protegidos por prolongaciones del perisarco. Compare con *Eudendrium* (Figura 14-10).

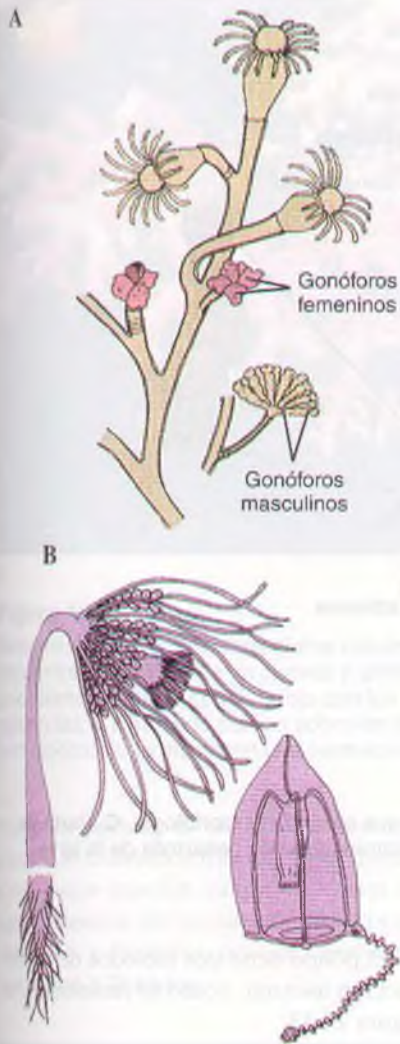


Figura 14-10

Hidroides gimnoblásticos. A, *Eudendrium* forma una colonia peluda con hidrantes desnudos y gonóforos. No existen medusas libres. B, *Corymorpha* es un hidroide solitario. Produce medusas libres nadadoras, cada una con un único tentáculo rastrero.

comienzan, se suele utilizar *Obelia* en las prácticas de laboratorio.

Un hidroide típico tiene una base, un tallo, y uno o más zooides terminales. La base por la que la colonia se fija al sustrato es un estolón con forma de raíz, o **hidrorriza**, de la cual parten uno o más tallos denominados **hidrocaules**. La parte celular viva del hidrocaule es el **cenosarco** tubular, formado por las tres capas típicas de los cnidarios, que rodean al celénteron (cavidad gastrovascular). La cubierta protectora del hidrocaule es una funda quitinosa inerte o **perisarco**. Los polipos individuales, o zooides, están unidos al hidrocaule. Muchos de los zooides son polipos alimentadores denominados



Figura 14-11

Medusa campana *Polyorchis penicillatus*, fase medusa de un pólipo desconocido.

hidrantes o **gastrozoides**. Estos pueden ser tubulares, con forma de botella o de vaso, pero todos tienen una boca terminal y un círculo de tentáculos. En algunas formas, como *Obelia*, el perisarco se continúa a modo de copa protectora alrededor del pólipo, dentro de la cual puede retraerse para su protección (Figura 14-9). En otros, los pólipos son desnudos (Figura 14-10). En algunas formas el perisarco es una película fina y poco aparente.

Los hidrantes, muy semejantes a hidras en miniatura, capturan e ingieren las presas: diminutos crustáceos, gusanos y larvas, y proporcionan alimento para toda la colonia. Tras realizarse una digestión extracelular en el hidrante, el caldo digestivo pasa a la cavidad gastrovascular común donde es captado por las células gastrodérmicas, en las que tiene lugar la digestión intracelular.

La circulación dentro de la cavidad gastrovascular es una función realizada por la gastrodermis ciliada, aunque también es ayudada por las contracciones rítmicas y las pulsaciones del cuerpo de los hidroides.

Al igual que las hidras, se reproducen asexualmente por gemación; los hidroides coloniales producen nuevos individuos a partir de yemas, aumentando así el tamaño de la colonia. Por gemación se originan nuevos pólipos alimentadores y también yemas de medusas en la colonia. En

Obelia estas yemas de medusa se forman a partir de un pólipo reproductor denominado **gonangio**. Las jóvenes medusas abandonan la colonia como individuos nadadores libres que maduran y producen gametos (óvulos y espermatozoides) (Figura 14-9). En algunas especies las medusas permanecen fijas a la colonia y liberan sus espermatozoides desde allí. En otras especies las medusas no se desarrollan nunca y los gametos son producidos por gonóforos masculinos y femeninos (Figura 14-10). De la embriogénesis del cigoto resulta una larva plánula ciliada que nada durante algún tiempo. Después se fija al sustrato y se forma un diminuto pólipo que origina, por gemación, la colonia hidroide, completando así el ciclo.

Las medusas de los hidroides son generalmente más pequeñas que las de los escifoideos, oscilando entre 2 ó 3 mm a varios centímetros de diámetro (Figura 14-11). El borde de la campana se mete hacia dentro formando un **velo** con forma de estante, cierra parcialmente el lado abierto de la campana y se utiliza para nadar (Figura 14-12). Las pulsaciones musculares que alternativamente llenan y vacían la campana impulsan al animal con el lado aboral por delante, a modo de una débil «propulsión a chorro». Los tentáculos unidos al borde de la campana son ricos en nematocitos.

La boca, que se abre en el extremo de un **manubrio** colgante, conduce a un estómago y a cuatro canales radiales que comunican con un canal anular alrededor del borde de la campana. Éste se comunica con los tentáculos huecos. De esta manera la cavidad gastrovascular es continua desde la boca hasta los tentáculos y todo el sistema está tapizado por gastrodermis. La nutrición es semejante a la de los hidrantes.

El plexo nervioso se concentra generalmente en dos anillos nerviosos en la base del velo. El borde de la campana está provisto de células sensoriales. Por lo común también lleva dos clases de órganos sensoriales: **estatocistos**, que son pequeños órganos del equilibrio (Figura 14-12B), y **ocelos**, que son órganos fotosensibles.

Medusas de agua dulce

La medusa de agua dulce *Craspedacusta sowerbyi* (Figura 14-13) (orden Hidroi-

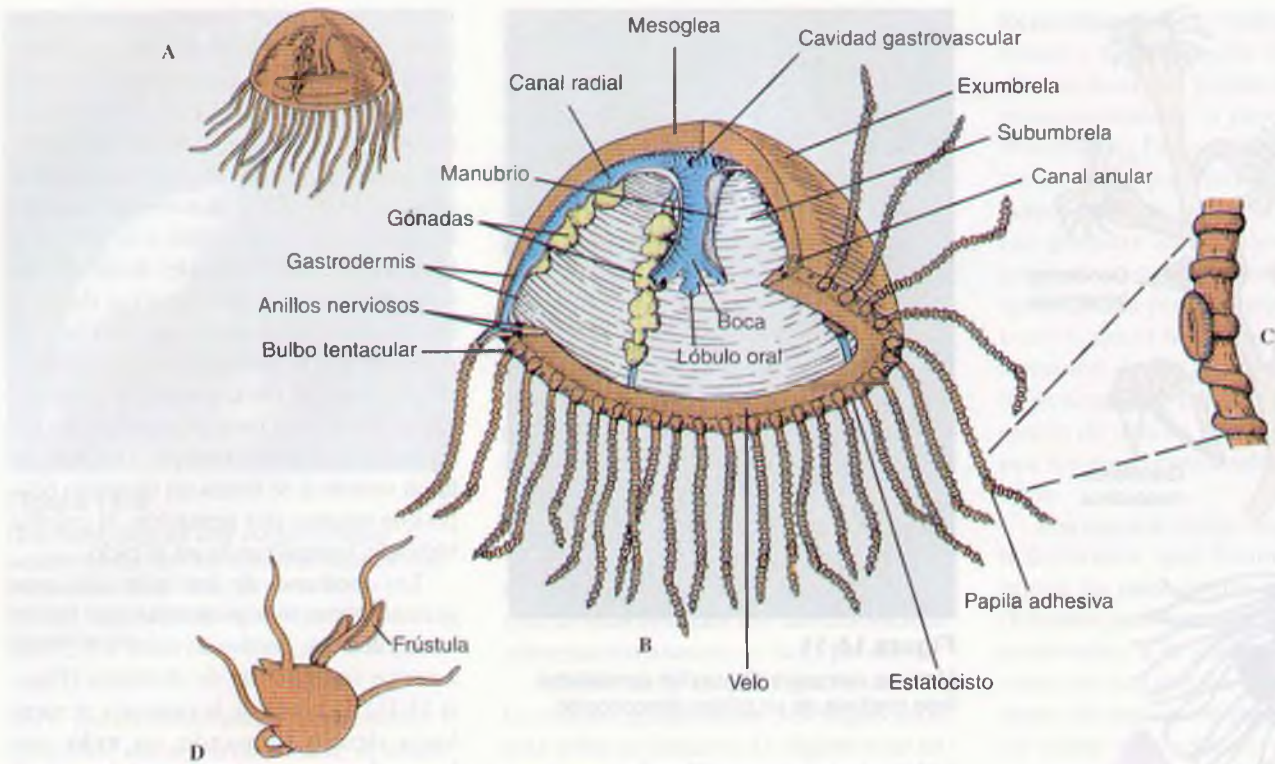


Figura 14-12

Estructura de *Gonionemus*. A, Medusa con la disposición tetrámera típica. B, Vista de una sección que muestra la morfología. C, Parte de un tentáculo con sus almohadillas adhesivas y filas de nematocistos. D, Pólipo diminuto, o estado hidróide, que se desarrolla de la larva plánula. Puede producir más pólipos por gemación (frústulas), o producir yemas de medusa.

deos) puede haber evolucionado de antecesores marinos en el río Yangtze de China. Esta interesante forma se encuentra ahora en muchas partes de Europa, en todos los Estados Unidos y en parte

de Canadá, introducida probablemente con cargamentos de plantas acuáticas. La medusa puede alcanzar un diámetro de 20 mm.

La fase pólipo de este animal es diminuta (2 mm) y tiene una forma muy simple, sin perisarco y sin tentáculos. Aparecen en colonias de unos pocos pólipos. Durante mucho tiempo no se reconoció su relación con la medusa, de manera que al pólipo se le dio un nombre aparte, *Microhydra ryderi*. Debido a su relación con la medusa y a la ley de prioridad, ambos, pólipo y medusa, deberían llamarse *Craspedacusta* (Neolatín: *craspedon*, velo + *G. kystis*, ampolla).

El pólipo tiene tres métodos de reproducción asexual, como se muestra en la Figura 14-13.

Colonias flotantes

Los miembros de los órdenes Sifonóforos y Condoróforos están entre los hidrozooos más especializados. Constituyen colonias polimórficas flotantes o nadadoras formadas por varios tipos de pólipos y medusas modificados.

Physalia (*G. physalis*, vejiga), la carabela portuguesa (Figura 14-15), es una de dichas colonias, con un flotador iridiscente en tonos azules y rosas que es arrastrado por las corrientes superficiales de los mares tropicales. Muchas son empujadas hacia la orilla de la costa este de los Estados Unidos. Los tentáculos largos y gráciles, en realidad zooides, están cargados de nematocistos y pueden producir picaduras dolorosas. Se cree que el flotador, denominado **pneumatóforo**, se ha originado del pólipo larvario original. Contiene un saco, lleno de un gas similar al aire, que procede de la pared del cuerpo. El flotador actúa como una

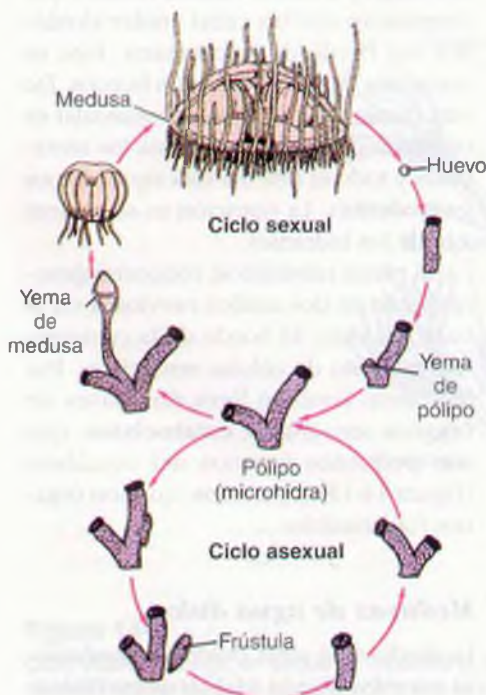


Figura 14-13

Ciclo vital de *Craspedacusta*, un hidrozoo de agua dulce. El pólipo tiene tres métodos de reproducción asexual: por gemación de nuevos individuos, que pueden permanecer adheridos al progenitor (formación de una colonia); por constricción de una larva tipo plánula no ciliada (frústula) que puede moverse libremente y generar nuevos pólipos; y por la producción de yemas de medusa que desarrollan medusas sexuales.



A

B

Figura 14-14

Estos hidrozooos forman esqueletos calcáreos que se parecen al de los auténticos corales. **A**, *Stylaster roseus* (orden Stylasterina) se encuentra generalmente en cuevas y grietas en los arrecifes de coral. Estas frágiles colonias se ramifican sólo en un plano y pueden ser de color blanco, rosa, púrpura, o rojo con los extremos blancos. **B**, Las especies de *Millepora* (orden Milleporina) forman colonias ramificadas o aplanadas, y a menudo crecen sobre los esqueletos córneos de las gorgonias (p. 273), como se ve aquí. Están generosamente dotadas de nematocistos que producen una sensación de quemadura en la piel humana, lo que justifica su nombre común coral de fuego.

«nodriza-portadora» de futuras generaciones de individuos formados por gemación y que quedan suspendidos en el agua. Algunos de los sifonóforos, como *Stephalia* y *Nectalia*, poseen campanas natatorias y flotador.

Existe una interesante relación mutualista entre *Physalia* y el pequeño pez llamado *Nematus* (G., pastor), que nada con absoluta seguridad entre los tentáculos de la primera. No está claro por qué el pez no es picado y matado por los nematocistos, pero como sucede con el pez payaso, que se verá más adelante, *Nematus* posiblemente está protegido por el moco de su piel, que no provoca la descarga de los nematocistos.

Hay varios tipos de individuos póipo. Los **gastrozoides** son pólipos alimentadores con un único tentáculo largo que parte de su base. Algunos de estos largos tentáculos urticantes se separan del gastrozoide y entonces se les denomina **dactilozoides** o tentáculos pescadores. Estos agujerean a la presa y la levantan hasta la boca de los pólipos alimentadores. Entre los individuos medusoides modificados están los **gonóforos**, que

**Figura 14-15**

Tres colonias de carabela portuguesa, *Physalia physalis* (orden Sifonóforos, clase Hidrozooos), encalladas en aguas someras. Las colonias van a menudo a la deriva hacia las playas de los océanos meridionales, donde son un riesgo para los bañistas. Cada colonia, formada por individuos póipo y medusa, está integrada para actuar como un único individuo. Una sola colonia puede tener como mucho unos 1000 zooides. Los nematocistos segregan una potente neurotoxina.

son pequeños sacos que contienen ovarios o testículos.

CLASE ESCIFOZOOS

Esta clase (G. *skyphos*, copa) incluye muchas de las grandes medusas o «ani-

males copa». Unas pocas, como *Cyanea* (G. *kyanos*, sustancia azul-oscuro) pueden alcanzar un diámetro de campana que supera los 2 m y los tentáculos 60 a 70 m de longitud (Figura 14-16). No obstante, la mayoría de los escifozoos fluctúan entre 2 y 40 cm de diámetro. Aun-



Figura 14-16

Medusa gigante, *Cyanea capillata* (orden Semeostomos, clase Escifozoos). Una especie del Atlántico Norte del género *Cyanea*, tiene una campana que excede los 2 m de diámetro. Los pescadores la conocen como «burbuja de mar».



Figura 14-17

Thaumatoscyphus hexaradiatus (orden Estauromedusas, clase Escifozoos). Los miembros de este orden son escifozoos no comunes en los que las medusas son sésiles y se fijan a las algas o a otros objetos.

que la mayor parte flotan en mar abierto, algunos se encuentran a profundidades de 3000 m; hay un orden, poco frecuente, cuyos miembros son sésiles y se fijan por un tallo a las algas y otros objetos en el fondo (Figura 14-17). Su coloración puede oscilar desde incoloras a matices naranja fuerte y rosa.

Las campanas de las diferentes especies tienen grosores distintos, ya que pueden tener desde una forma de platillo a una forma globosa o de casco. La capa gelatinosa (mesoglea) es inusualmente gruesa, dando a la campana una consistencia firme. El 95-96% de la «gelatina» es agua. Esta capa, al contrario que en las hidromedusas, contiene células ameboides y fibras. El movimiento se produce por pulsaciones rítmicas de la umbrela. Las escifomedusas, a diferencia de las hidromedusas, carecen de velo. Pueden tener muchos o pocos tentáculos, y éstos pueden ser cortos, como en *Aurelia* (L. *aurum*, oro) o largos como en *Cyanea*. *Aurelia aurita* (Figura 14-18) es una especie común, de 7-10 cm de diámetro, que se encuentra generalmente en aguas de las costas de Estados Unidos, y que es ampliamente utilizada para el estudio de los escifozoos.

El borde de la umbrela es festoneado; generalmente cada incisión lleva un par de **pedalias** y entre ellas se encuentra un órgano sensorial denominado **ropalia** (tentaculocisto). *Aurelia* tiene ocho de estas incisiones. Algunos escifozoos tienen cuatro, otros dieciséis. Cada ropalia tiene forma de maza y contiene un estatocisto hueco para el equilibrio y una o dos fosetas revestidas de epitelio sensorial. En algunas especies las ropalias también llevan ocelos.

La boca se sitúa en el centro de la subumbrela. El manubrio suele ser alargado y forma cuatro **brazos orales** que son utilizados en la captura e ingestión de la presa.

Los tentáculos, el manubrio, y a menudo toda la superficie del cuerpo, están bien provistos de nematocistos que pueden causar picaduras dolorosas. No obstante, la función principal de los nematocistos de los escifozoos no es atacar al hombre sino paralizar a las presas, que son conducidas hacia los lóbulos bucales con la ayuda de los otros tentáculos, o por flexión del borde de la umbrela.

Aurelia, que comparativamente tiene tentáculos cortos, se alimenta de peque-

ños animales planctónicos. Éstos quedan pegados al moco de la superficie umbrelar y son llevados hacia las «bolsas alimentarias» del borde umbrelar mediante cilios; de aquí son recogidos por los lóbulos orales, cuyos cilios llevan la comida a la cavidad gastrovascular. En la gastrodermis, los cilios mantienen una corriente de agua que conduce el alimento y el oxígeno al estómago y expulsa las heces.

Cassiopeia (L. reina mítica de Etiopía), una medusa común de las aguas de Florida, y *Rhizostoma* (G. *rhiza*, raíz + *stoma*, boca), que puede encontrarse en aguas más frías, pertenece a un grupo diferente al de *Aurelia*, porque carece de tentáculos en el borde umbrelar y por la estructura de los tentáculos orales. Durante el desarrollo los bordes de los lóbulos orales se pliegan y se fusionan, formando canales (**brazos o canales braquiales**) que se ramifican mucho. Estos canales se abren en la superficie a intervalos frecuentes por poros denominados «bocas» y la boca original se oblitera al fusionarse los lóbulos orales. Los organismos planctónicos atrapados en el moco de los «escarolados» brazos son transportados hacia la boca y suben por los canales branquiales a la cavidad gástrica mediante cilios. En contraste con las costumbres generalmente nadadoras de las medusas, *Cassiopeia* suele encontrarse apoyada sobre su exumbrela en lagunas poco profundas, por lo que más que a una medusa recuerda a una gran flor. Su borde umbrelar se contrae unas 20 veces por minuto, creando corrientes de agua que conducen el plancton para que contacte con el moco y los nematocistos de sus lóbulos orales. En sus tejidos hay abundantes algas unicelulares simbióticas (**zooxantelas**).

Internamente, el estómago de los escifozoos se expande en cuatro **bolsas gástricas** en las que la gastrodermis se evagina en pequeños salientes tentaculares denominados **filamentos gástricos**. Éstos están cubiertos de nematocistos que paralizan algunas presas que aún pudieran estar vivas. Las hidromedusas carecen de filamentos gástricos. Desde las bolsas, se ramifica un sistema complejo de **canales radiales** hacia un **canal anular** periférico que forma parte de la cavidad gastrovascular.

El **sistema nervioso** de los escifozoos es un plexo nervioso, con una red subum-

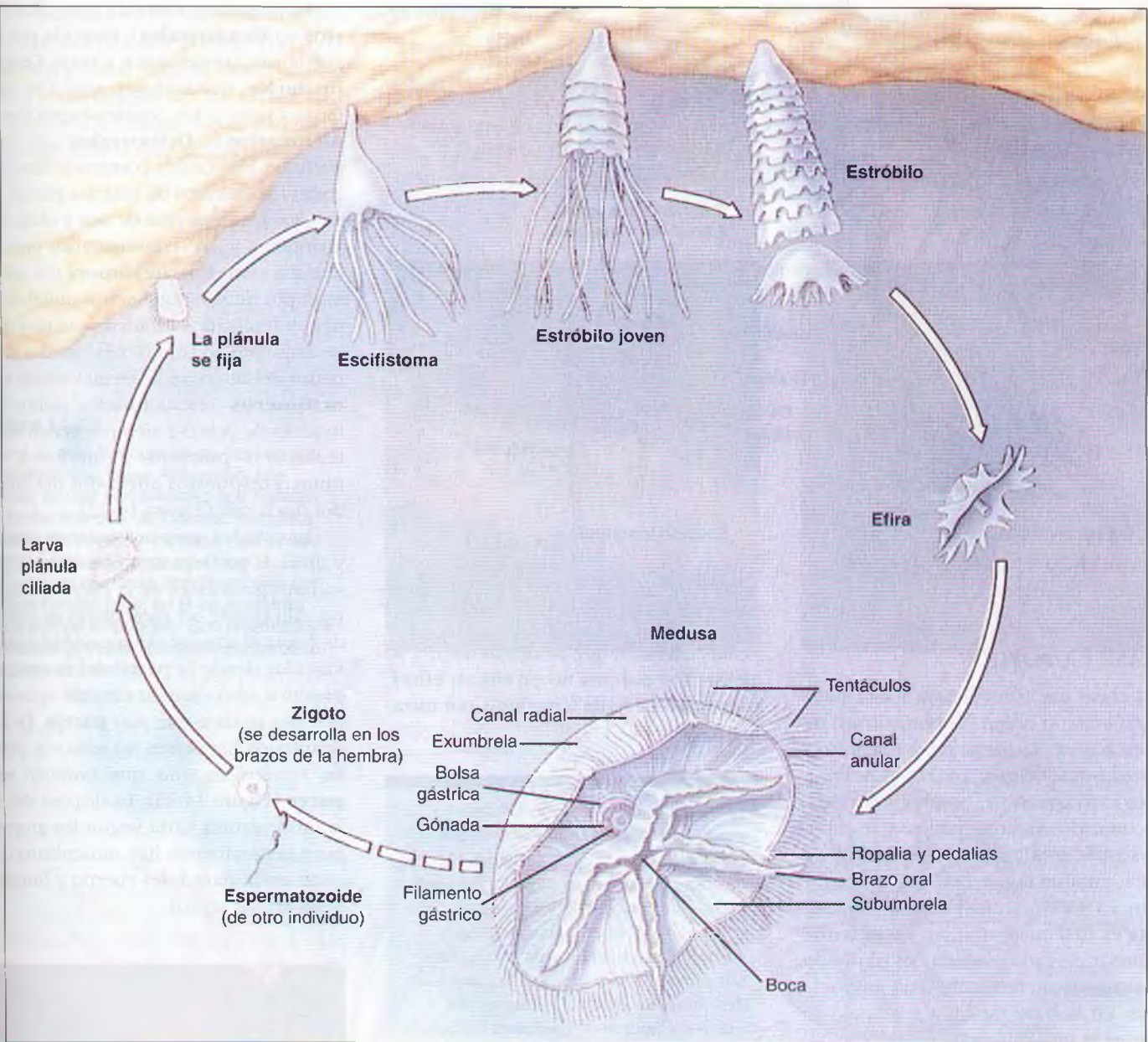


Figura 14-18
Ciclo vital de *Aurelia*, una medusa marina de los escifozoos.

bielar que regula las pulsaciones de la umbrela y otra, más difusa, que controla reacciones locales como la alimentación.

Los sexos son separados, con las gónadas localizadas en las bolsas gástricas. La fecundación es interna; el espermatozoide es transportado al interior de la bolsa gástrica de la hembra mediante corrientes ciliares. Los cigotos se pueden desarrollar en el agua del mar o cobijarse en los pliegues de los brazos orales. La larva plánula ciliada se fija y desarrolla un **escifistoma**, una forma parecida a la hidra (Figura 14-19). Por un proceso de **estro-**

bilación, el escifistoma de *Aurelia* forma una serie de yemas con forma de platillo, las **efiras**, y pasa a denominarse ahora **estrobilo** (Figuras 14-18 y 14-19). Cuando las efiras se desprenden, se convierten en medusas maduras.

Figura 14-19
Escifistoma (*derecha*) y estrobilos (*izquierda*) (fases pólipos) de *Aurelia aurita* suspendidos de una roca. El estrobilo de la izquierda tiene una efira a punto de separarse.

Fotografiado por D. P. Wilson/Frank Lane Picture Agency Lmtd.



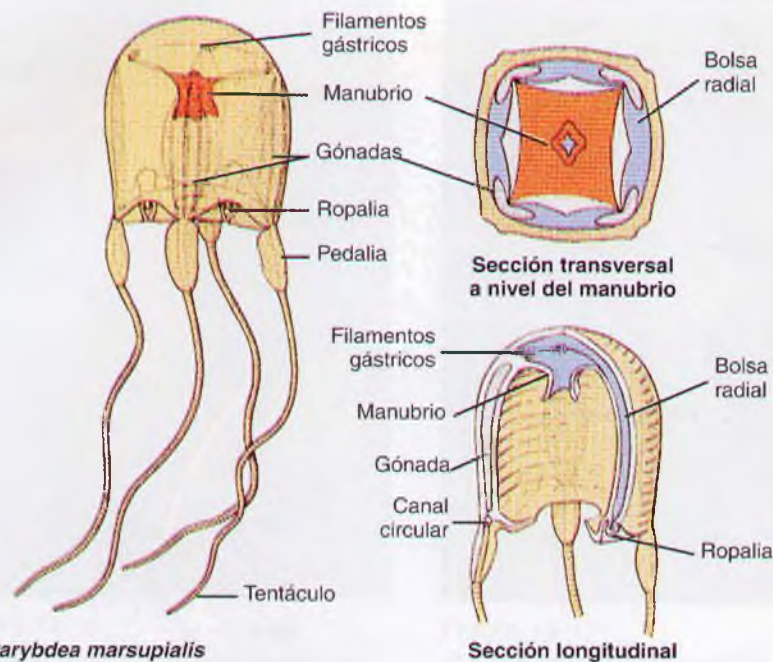


Figura 14-20

Carybdea, una cubomedusa.

CLASE CUBOZOOS

Esta clase era considerada hasta hace poco como un orden (Cubomedusas) de los escifozoos. La forma predominante es la medusoide (Figura 14-20); el polipoide es inconspicuo y, en muchos casos, desconocido. Algunas medusas de cubozoos pueden alcanzar hasta 25 cm de altura, aunque la mayoría está entre 2 y 3 cm. La sección transversal de la campana es casi cuadrangular. En el borde umbrelar de cada esquina del cuadrado se encuentra un tentáculo o un grupo de ellos. En la base de cada tentáculo se diferencia una lámina fuerte denominada **pedalia** (Figura 14-20). Existen ropalias. El borde umbrelar no es festoneado y el margen de la subumbrela se pliega hacia el interior para formar un **velario**. Éste funciona como el velo de las medusas de los hidrozooos, incrementando la eficacia de la natación, aunque es estructuralmente distinto. Las cubomedusas son grandes nadadoras y depredadoras voraces, alimentándose principalmente de peces. Las picaduras producidas por algunas especies pueden ser fatales para el hombre.

El ciclo vital completo se conoce sólo en una especie, *Tripedalia cystophora* (L. tri, tres + G. pedalion, timón). El pólipo es diminuto (1 mm de altura), solitario y sésil. Produce nuevos pólipos por

yemas laterales, que se desprenden y se alejan. Los pólipos no producen efiras, pasan directamente a medusas por metamorfosis.

Chironex fleckeri (G. cheir, mano + nexis, nadador) es una cubomedusa conocida como la avispa de mar. Su picadura es bastante peligrosa y a veces mortal. La mayoría de los casos mortales se han citado en las aguas tropicales australianas, generalmente producidos por picaduras masivas. Los testigos han descrito a las víctimas cubiertas por «metros y metros de cordones húmedos y pegajosos». Las picaduras son muy dolorosas, y la muerte, si ocurre, sobreviene en cuestión de minutos. Si en 20 minutos la persona no se muere, es posible que se recupere por completo.

CLASE ANTOZOOS

También denominados «animales flor», son pólipos con esta apariencia (Figura 14-21). No presentan estado medusa. Los antozoos son todos marinos y se encuentran tanto en aguas profundas como superficiales, en mares polares y tropicales. Varían mucho en tamaño, y pueden ser solitarios o coloniales. Muchas formas están provistas de esqueleto.

La clase tiene tres subclases: **Zoantarios** (o **Hexacorales**), formada por las anémonas, corales duros y otros; **Ceriantipatarios**, que incluyen sólo a las anémonas tubo y los corales espinosos; y **Alcionarios** (u **Octocorales**) que comprenden los corales córneos y blandos, como los abanicos de mar, las plumas de mar, los pensamientos de mar y otros. Los zoantarios y los ceriantipatarios presentan una estructura **hexámera** (de seis o múltiplo de seis) o simetría polímera, y tienen tentáculos tubulares simples que se disponen en uno o más círculos alrededor del disco oral. Los alcionarios son **octómeros** (estructurados sobre un modelo de ocho) y siempre tienen ocho tentáculos pinnados (con forma de pluma) dispuestos alrededor del borde del disco oral (Figura 14-22).

La cavidad gastrovascular es amplia y dividida por septos, o mesenterios, que son invaginaciones de la pared del cuerpo. Allí donde un mesenterio se extiende hacia el interior de la cavidad gastrovascular desde la pared del cuerpo, se produce otro diametralmente opuesto; por eso se dice que son **pareja**. En los zoantarios los septos no sólo son parejas simétricas sino que también son **pares** (Figura 14-23). La disposición de la musculatura varía según los grupos, pero generalmente hay musculatura circular en la pared del cuerpo y longitudinal en los septos.

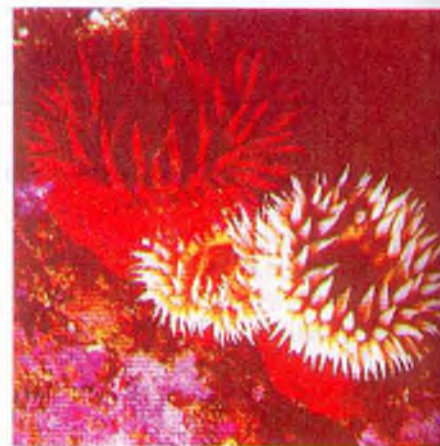


Figura 14-21

Las anémonas de mar son los familiares y coloreados «animales flor» de las charcas, rocas y pilotes de la zona intermareal. No obstante, la mayoría son submareales y su bello aspecto no queda a la vista del hombre. Estas son las anémonas rosas, *Tealia piscivora*.

La mesoglea es un mesénquima que contiene células ameboides. Hay una tendencia general hacia la simetría birradial en la disposición septal y en la forma de la boca y la faringe. No hay órganos especiales para la respiración o la excreción.

Anémonas de mar

Las anémonas (orden Actiniarios) son más grandes y macizas que los pólipos de hidrozoos (Figura 14-21). La mayoría oscilan entre 5 y 100 mm de diámetro, y entre 5 y 200 mm de longitud, aunque en algún caso son mucho mayores. Algunas

son completamente incoloras. Las anémonas se encuentran en las costas de todo el mundo, especialmente en aguas cálidas. Se fijan por sus discos basales a conchas, rocas, madera o a cualquier sustrato sumergido que puedan encontrar. Algunas excavan en los fondos fangosos o arenosos.

Figura 14-22

Pluma de mar *Ptilosarcus gurneyi* (orden Pennatuláceos, clase Antozoos). Las plumas de mar son colonias que habitan en fondos blandos. **A**, Colonia completa. La base del cuerpo «carnosa» del pólipo primario está enterrada en el fondo. Éste da lugar a numerosas ramificaciones con pólipos secundarios; en **B** se muestran estos pólipos ampliados. Son patentes los tentáculos pinnados característicos de la subclase Alcionarios.



A



B

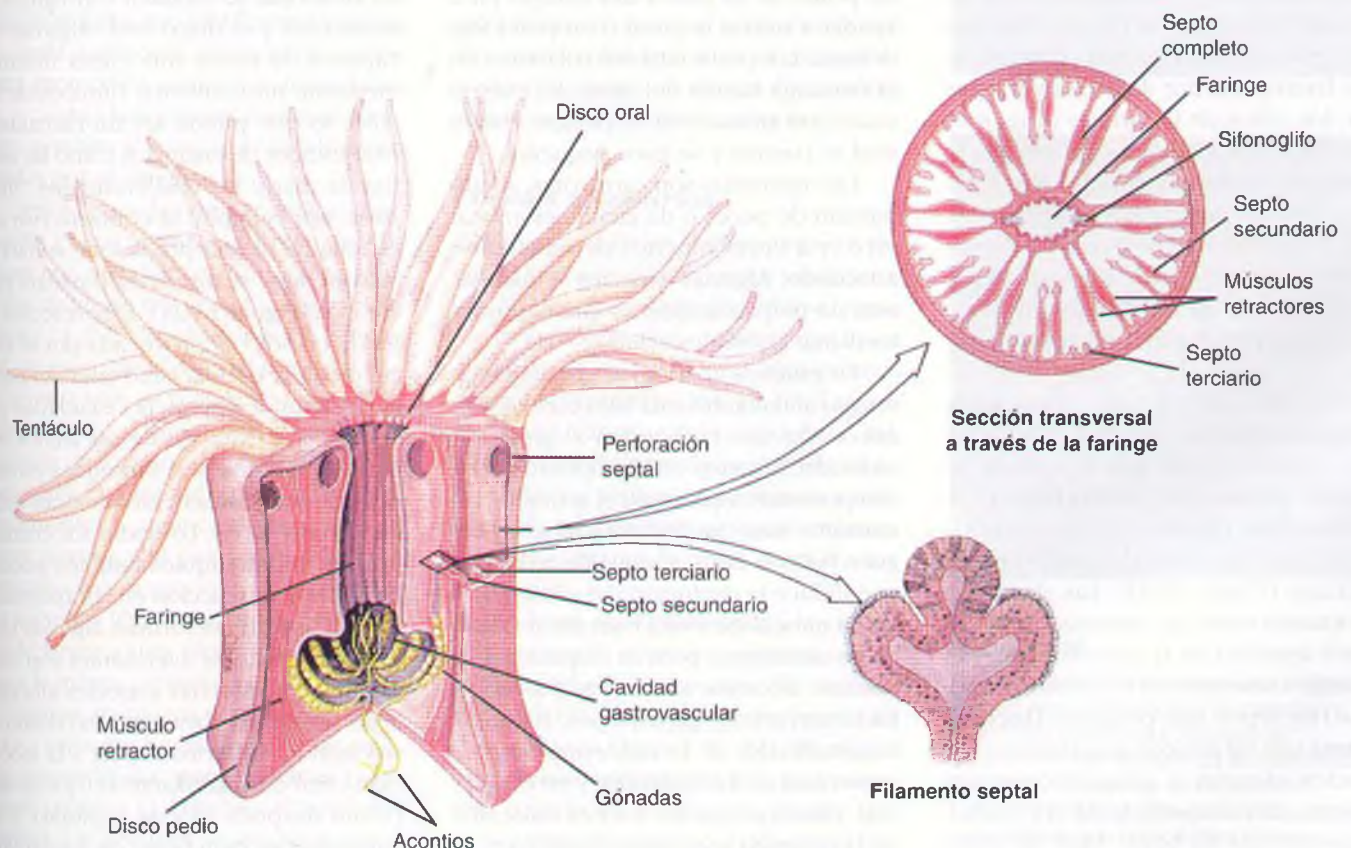


Figura 14-23

Estructura de la anémona de mar. Los extremos libres de los septos y de los acontios tienen nematocistos que completan la paralización de la presa iniciada por los tentáculos.

**Figura 14-24**

Una anémona que nada. Cuando es atacada por la estrella de mar depredadora *Dermasterias*, la anémona *Stomphia didemon* se desprende del fondo y rueda o nada espasmódicamente hasta un lugar seguro.

Las anémonas tienen una forma cilíndrica, con una corona de tentáculos dispuestos en uno o más círculos alrededor de la boca situada en el **disco oral** (Figura 14-23). La boca, con forma de hendidura, conduce a una **faringe**. En uno o ambos extremos de la boca hay un surco ciliado denominado **sifonoglifo**, que se extiende por dentro la faringe. Por una parte el sifonoglifo crea una corriente de agua hacia el interior de la faringe, y por otra, los cilios de la faringe dirigen el agua hacia fuera. La corriente así creada transporta oxígeno y expulsa los desechos. También ayuda al mantenimiento de la presión del fluido interno, proporcionando un esqueleto hidrostático que sirve, a falta de un esqueleto verdadero, de soporte para los músculos antagonísticos.

La faringe conduce a una amplia **cavidad gastrovascular** que está dividida en seis cámaras radiales por seis pares de **septos primarios (completos)**, o **mesenterios**, que se extienden verticalmente desde la pared del cuerpo hacia la faringe (Figura 14-23). Las aberturas que existen entre las cámaras (perforaciones septales) en la parte superior de la faringe contribuyen a la circulación del agua. Hay septos más pequeños (**incompletos**) que subdividen parcialmente las grandes cámaras y proporcionan un aumento de la superficie de la cavidad gastrovascular. El borde libre de cada septo incompleto forma una especie de cordón sinuoso llamado **filamento mesentérico** que está cargado de nema-

tocistos y de células glandulares para la digestión. En algunas anémonas (como *Metridium*) los extremos inferiores de los filamentos mesentéricos se prolongan en los **acontos**, también cargados con nematocistos y células glandulares, que pueden salir al exterior a través de la boca o de poros de la pared del cuerpo para ayudar a sujetar la presa o proporcionar defensa. Los poros también colaboran en la descarga rápida del agua del cuerpo cuando el animal está en peligro, con lo cual se contrae y se hace pequeño.

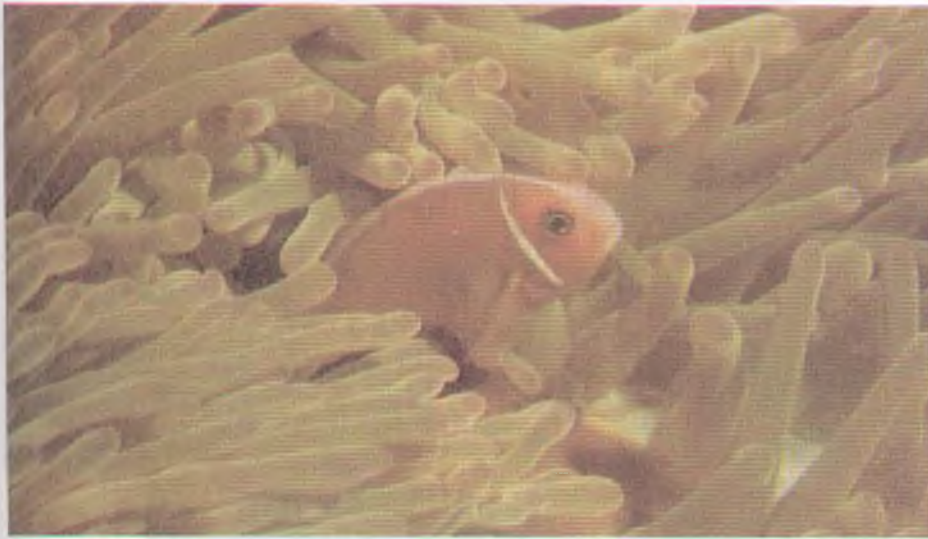
Las anémonas son carnívoras, se alimentan de peces o de cualquier animal vivo (y a veces muerto) de un tamaño adecuado. Algunas especies se mantienen de pequeñas presas que capturan mediante corrientes ciliares.

En muchos zoantarios el comportamiento alimentario está bajo control químico. Algunos responden al glutatión reducido. En otros están implicados dos componentes: asparagina, el activador alimentario, hace que los tentáculos se plieguen hacia la boca, y glutatión reducido, que induce la deglución del alimento.

La musculatura está bien desarrollada en las anémonas, pero su disposición es bastante diferente a la de los hidrozooos. En la mayoría de las especies, las fibras longitudinales de la epidermis sólo se encuentran en los tentáculos y en el disco oral, mientras que los fuertes músculos de la columna son gastrodérmicos y se localizan en los septos (Figura 14-23). Los músculos gastrodérmicos circulares de la columna están bien desarrollados.

La mayor parte de las anémonas pueden deslizarse sobre sus discopedios. Pueden expandir y estirar sus tentáculos en busca de pequeños vertebrados e invertebrados, que son recogidos por los tentáculos y los nematocistos y transportados a la boca. Cuando se les molesta, las anémonas se contraen e invaginan sus tentáculos y el disco oral. Algunas son capaces de nadar una cierta distancia mediante movimientos rítmicos de flexión, lo que puede ser un mecanismo para escapar de enemigos como las estrellas de mar y los nudibranquios. *Stomphia*, por ejemplo, al contacto con una estrella de mar depredadora, soltará su discopedio y se arrastrará o nadará para escapar (Figura 14-24). Esta reacción de huida no sólo es provocada por el contacto con la estrella, sino también por la exposición a sustancias exudadas por la estrella o extractos de sus tejidos. Los exudados contienen saponinas esteroideas que son tóxicas e irritan a casi todos los invertebrados. Los extractos emitidos por los nudibranquios también pueden provocar esta reacción en las anémonas.

Las anémonas forman algunas relaciones mutualistas interesantes con otros organismos. Muchas especies albergan algas simbióticas (zooxantelas) dentro de sus tejidos, de forma similar a la asociación coral duro-zooxantelas (que se describirá después en este capítulo), y las anémonas se benefician de los productos de la fotosíntesis de las algas (p. 274). Algunas anémonas se fijan habitualmente a las conchas ocupadas por ciertos can-


Figura 14-25

El pez payaso (*Amphiprion perideraion*) anida en los tentáculos de su anémona hospedadora. Los peces payaso no sufren picaduras de su hospedador, pero pueden hacer que se confíen otros peces y se conviertan en presas de la anémona.

gréjos ermitaños. El ermitaño fomenta la relación buscando su especie favorita, que reconoce al tacto, y da masaje a la anémona hasta que la desprende. El cangrejo aprieta a la anémona contra su caparazón hasta que está firmemente fijada. De la anémona, el cangrejo recibe cierta protección contra los depredadores, a cambio la anémona consigue transporte gratuito y partículas de alimento dejadas por el cangrejo.

Ciertos peces damisela (peces payaso) (familia Pomacéntridos) forman asociaciones con grandes anémonas, especialmente en aguas tropicales indopacíficas (Figura 14-25). Una desconocida propiedad del moco de la piel del pez hace que los nematocistos de la anémona no se descarguen, pero si algún otro pez tiene la desgracia de rozarse con sus tentáculos se convertirá fácilmente en su alimento. Obviamente, la anémona ofrece refugio al pez payaso, y el pez puede ayudar a ventilarla con sus movimientos, mantener a la anémona libre de sedimentos y hasta puede atraer a una víctima incauta que busca la misma protección.

Algunas anémonas tienen sexos separados y otras son hermafroditas. Las especies monoicas son **protándricas** (producen primero el esperma y luego los huevos). Las gónadas se localizan en los bordes de los septos y la fecundación es externa o tiene lugar en la cavidad gastrovascular. Del cigoto se desarrolla una

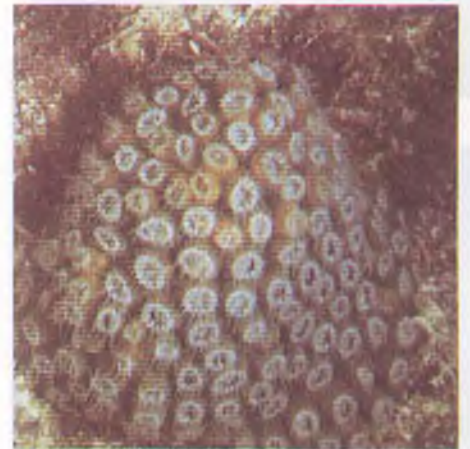
larva ciliada. La reproducción asexual generalmente ocurre por **fragmentación del disco pedio** o por fisión longitudinal y, ocasionalmente, por división transversal o por gemación. En la fragmentación pedial, se rompen pequeños trozos del discopodio mientras el animal se mueve, y cada uno de los fragmentos regenera una pequeña anémona.

Corales zoantarios

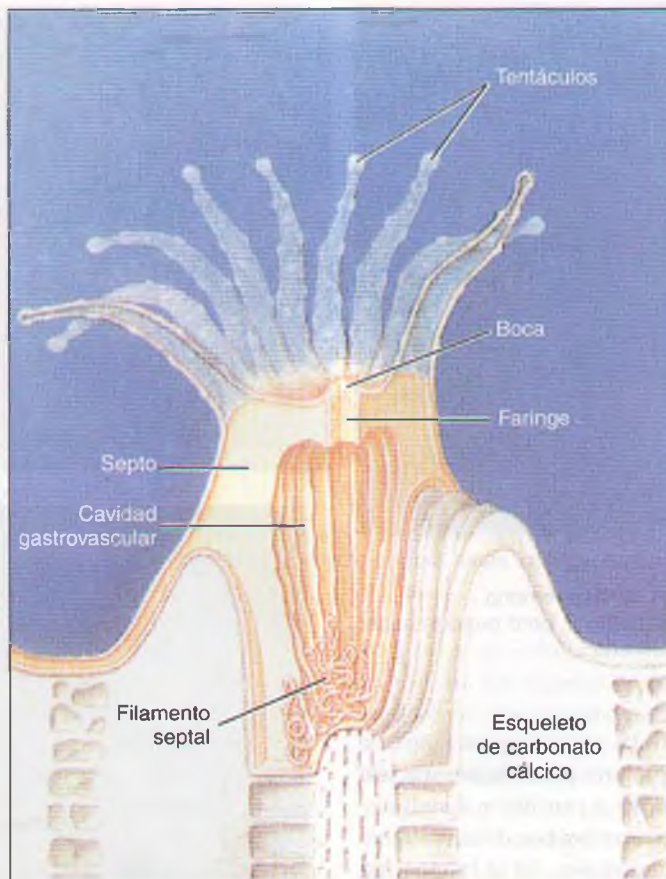
Pertenecen al orden Escleractinias. A veces se conocen como corales verdaderos o pétreos, y pueden describirse como anémonas de mar en miniatura que viven sobre copas calcáreas que ellos mismos secretan (Figuras 14-26 y 14-27). La cavidad gastrovascular del pólipo del coral, al igual que el de las anémonas, está subdividida por septos dispuestos en múltiplos de seis (hexámeros) y sus tentáculos huecos rodean a la boca, pero no hay sifonoglifo.

En lugar de un discopodio, la epidermis secreta la copa esquelética caliza, incluyendo los escleroseptos, que se introducen dentro del pólipo entre los verdaderos septos (Figura 14-27). El pólipo vivo puede retraerse en la copa protectora cuando no se alimenta. Puesto que el esqueleto se secreta por debajo del tejido vivo y no hacia su interior, el material calcáreo es un exoesqueleto. En muchas colonias de corales el exoesqueleto

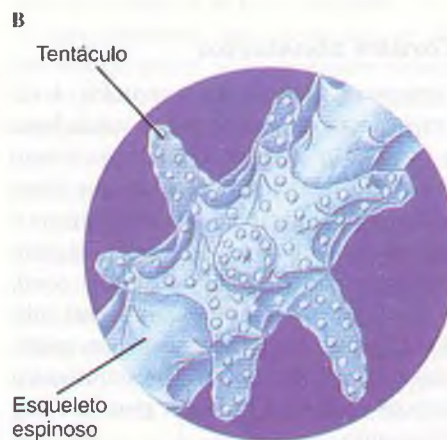

A

B

C
Figura 14-26

A. Coral copa *Tubastrea* sp. Los pólipos forman asociaciones que se parecen a grupos de anémonas. Aunque se encuentran con frecuencia en los arrecifes coralinos, *Tubastrea* no es un coral constructor de arrecife (ahermatípico) y no presenta en sus tejidos zooxantelas simbióticas. **B.** Los pólipos de *Montastrea cavernosa* se repliegan herméticamente durante el día, pero se extienden para comer durante la noche, como en **C.**


Figura 14-27

Pólipo de un coral zoantario (orden Escleractinias) en el que se muestran la copa calcárea (exoesqueleto), la cavidad gastrovascular, los escleroseptos, los septos, y los filamentos septales.


Aumento de un pólipo
Figura 14-29

A. Colonia de *Antipathes*, un coral negro o espinoso (orden Antipatarios, clase Antozoos). La mayoría abundan en aguas profundas en los trópicos; segregan un esqueleto proteico duro que puede ser utilizado en joyería. **B.** Los pólipos de los antipatarios tienen seis tentáculos simples, no retráctiles. El nombre de corales espinosos lo deben a las prolongaciones espinosas del esqueleto.


Figura 14-28

La anémona tubo (subclase Ceriantipatarios, orden Ceriantarios) extiende sus tentáculos por la noche. Su disco oral lleva tentáculos largos alrededor del borde, y cortos alrededor de la boca.

puede hacerse masivo después de muchos años, con la parte viva del coral formando una lámina de tejido sobre su superficie. Las cavidades gastrovasculares de los pólipos están todas conectadas a través de esta lámina de tejido.

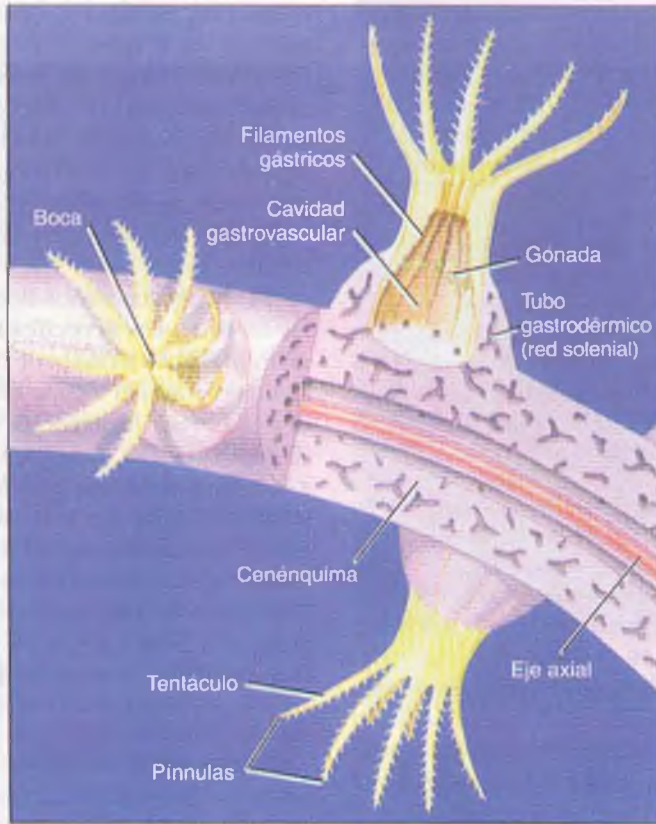
Se reconocen otros tres pequeños órdenes de zoantarios.

Anémonas tubo y corales espinosos

Los miembros de la subclase Ceriantipatarios tienen parejas simétricas de septos, pero éstos no son pares. Las anémonas tubo (orden Ceriantarios) (Figura 14-28) son individuos solitarios que viven en sedimentos blandos del fondo, enterrados hasta el nivel del disco oral. Ocupan tubos, dentro de los cuales se pueden retraer, contruidos mediante secreciones mucosas y filamentos de orgánulos parecidos a los nematocistos. Los corales espinosos o negros (orden Antipatarios) (Figura 14-29) son coloniales y viven fijados a un sustrato firme. Su esqueleto es de un material córneo y tiene espinas. Ambos órdenes tienen un número pequeño de especies y están limitados a las aguas marinas cálidas.

Corales alcionarios

También llamados octocorales, tienen una estricta simetría octómera, con ocho tentáculos pinnados y ocho septos completos no pareados (Figura 14-22). Son


Figura 14-30

Pólipos de un coral alcionario (octocoral). Observe los ocho tentáculos pinnados, el cenénquima y los solenios. Tienen un endoesqueleto formado por espículas calizas y, con frecuencia, con un material córneo de naturaleza proteica que forma un eje axial.

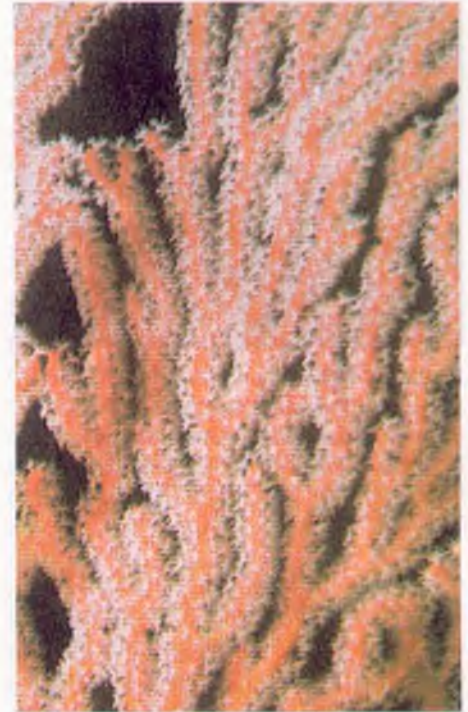
todos coloniales y las cavidades gastrovasculares de los pólipos se comunican a través de un sistema de tubos gastrodérmicos denominados **solenios** (Figura 14-30). En la mayoría de los alcionarios los solenios atraviesan una mesoglea extensa (**cenénquima**), y la superficie de la colonia está cubierta por la epidermis. El esqueleto se segrega en el cenénquima y puede estar formado por espículas calizas, sueltas o fusionadas, por una proteína córnea, o por una combinación de ambos tipos. De este modo, el esqueleto que soporta a la mayoría de los alcionarios es un endoesqueleto. La variación del modelo de esqueleto entre las especies de alcionarios presta una gran diversidad a la forma de las colonias: desde el que presenta el coral blando *Gersenia*, que tiene sus espículas esparcidas por el cenénquima, al de los abanicos de mar y otras gorgonias, con un soporte axial resistente (Figura 14-31), o al del coral órgano *Tubipora*, que tiene sus espículas soldadas. El coral pensamiento *Renilla* (L. *ren*, riñón + *illa*, subfijo) es una

colonia que recuerda la flor que le da nombre; la colonia está sustentada por un pedúnculo corto introducido en el fondo marino, y sus pólipos están embebidos en el lado superior carnoso (Figura 14-32). *Phyllosarcus* (G. *ptilon*, pluma + *sarkos*, carne) una pluma de mar, es un miembro del mismo orden y puede alcanzar una longitud de 50 cm (Figura 14-22).

La elegante belleza de los alcionarios —con tonos amarillos, rojos, naranjas y púrpuras— contribuye a crear los «jardines submarinos» de los arrecifes de coral.

Arrecifes de coral

La mayoría de los estudiantes habrán visto fotografías o películas que dan una idea del vibrante colorido y vida que se encuentra en los arrecifes de coral, e incluso, algunos, han tenido la fortuna de poder visitarlos. Los arrecifes de coral están entre los ecosistemas más productivos y mantienen una gran diversidad de formas de vida, comparable sólo a las de las selvas tropicales. Son grandes forma-


A

B

C
Figura 14-31

Las colonias de gorgonias, o corales córneos (orden Gorgonáceos, clase Antozoos) son conspicuos componentes de la fauna del arrecife, especialmente en el Pacífico. **A**, Gorgonia roja *Melithaea* sp. de los arrecifes del Pacífico. **B**, Una pluma de mar, *Pseudopterogorgia* sp., y **C**, Un abanico de mar *Gorgonia ventalina* del Caribe.



Figura 14-32

Pensamiento de mar *Renilla reniformis* (orden Pennatulacea, clase Antozoos). Se pueden distinguir los ocho tentáculos pinnados característicos de la subclase Alcionarios.

ciones de carbonato cálcico (piedra caliza) en mares tropicales poco profundos depositados por organismos vivos durante miles de años; las plantas y los animales vivos están confinados a la capa superior del arrecife, donde van añadiendo más y más carbonato cálcico al depositado por sus predecesores. Los organismos más importantes que precipitan carbonato cálcico del agua del mar para formar los arrecifes son las escleractinias, **corales hermatípicos** (constructores del coral) (Figura 14-26) y las **algas corallinas**. Estas últimas no sólo contribuyen a la masa total de carbonato cálcico, sino que la precipitación del material ayuda a mantener unido el arrecife. Algunos alcionarios e hidrozoos, especialmente *Millepora* sp. (*L. mille*, mil + *porus*, poro), el coral de fuego, contribuyen en alguna medida a proporcionar material calcáreo, y una enorme variedad de otros organismos lo hacen con pequeñas cantidades. No obstante, los corales hermatípicos (*G. herma*, soporte, montículo + *typos*, tipo) parecen esenciales para la formación de los grandes arrecifes, ya que éstos no existen donde no viven estos corales.

Los corales hermatípicos requieren calor moderado, luz y la salinidad de un agua marina no diluida. Esto limita a los arrecifes coralinos a aguas poco profundas, a una latitud entre 30° norte y 30° sur, y los excluye de áreas con flujos de agua fría o zonas cercanas a las desembocaduras de los principales ríos, con acompañamiento de baja salinidad y alta turbidez. Estos corales requieren luz, ya que tienen algas mutualistas (zooxantelas) viviendo en sus tejidos. Las micros-

Los corales hermatípicos raramente viven por debajo de 30 metros (100 pies) de profundidad, ya que las zooxantelas son vitales para ellos, y el agua absorbe luz. Es interesante que algunos depósitos pétreos del arrecife de coral, particularmente los de las islas y atolones de los alrededores del Pacífico, alcanzan un gran espesor—hasta miles de metros—. Sin duda, los corales y otros organismos no podrían haber crecido desde el fondo del mar, en la oscuridad abisal, y haber alcanzado las aguas poco profundas donde la luz podría penetrar. Charles Darwin fue el primero en comprender que tales arrecifes comenzaban su crecimiento en aguas poco profundas alrededor de las islas volcánicas; después, como éstas se sumergieron lentamente, el crecimiento de los corales se mantuvo con la tasa de hundimiento; así se justifica la profundidad de los depósitos.

cópicas zooxantelas son muy importantes para los corales; su fotosíntesis y la fijación del dióxido de carbono proporcionan moléculas nutrientes para sus hospedadores, reciclan componentes de desecho de fósforo y nitrógeno que de otro modo se perderían, y aumentan la capacidad del coral para depositar carbonato cálcico.

Se reconocen varios tipos de arrecifes de coral. Los **arrecifes franjeantes** están próximos a masas de tierra sin una laguna o con una laguna estrecha entre él y la costa. Un **arrecife de barrera** (Figura 14-33) se extiende casi paralelo a la costa y tiene una laguna más ancha y más profunda que la del arrecife franjeante. Los **atolones** son arrecifes que rodean a una laguna pero no a una isla. Estos tipos de arrecifes descienden bastante abruptamente en su margen del lado del mar. Los **bancos de arrecifes** aparecen a cierta distancia por detrás de

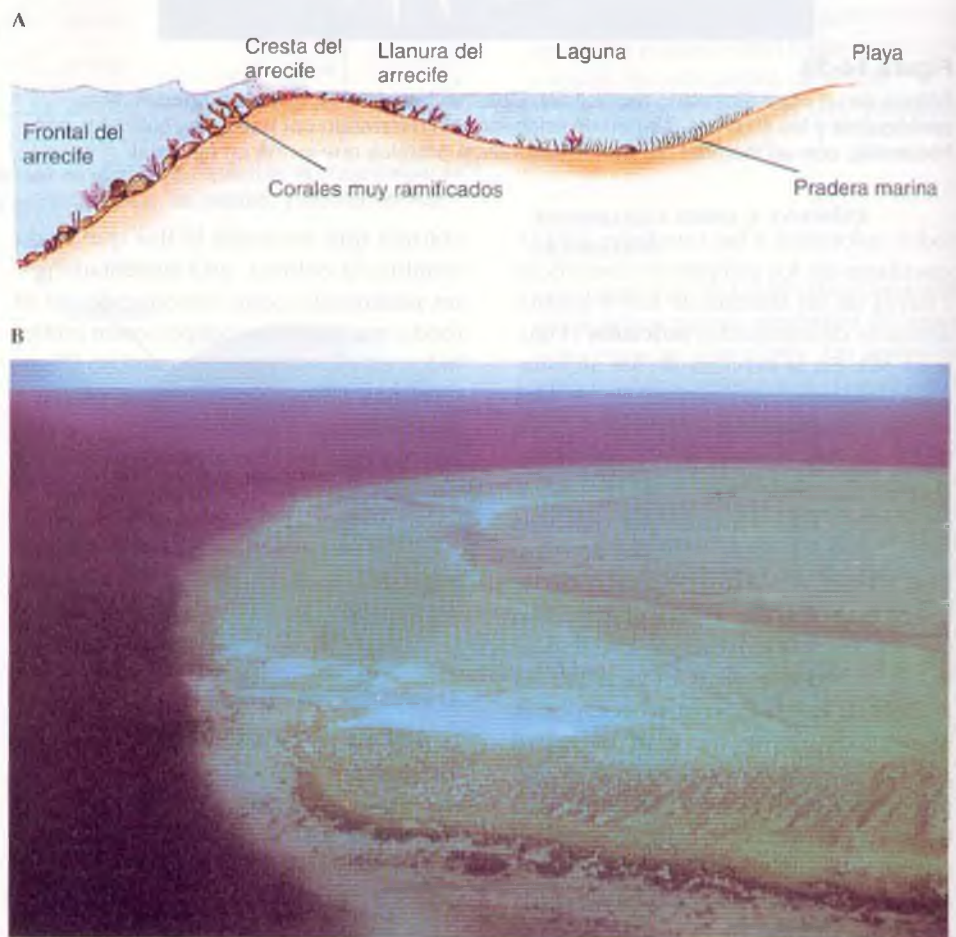


Figura 14-33

A. Perfil de un arrecife de barrera. **B.** Vista desde el aire de una porción de atolón. A la izquierda, el frente del arrecife desciende en el agua profunda; a la derecha, una laguna.

la pendiente del lado del mar en algunos arrecifes de barrera o en los atolones. El llamado arrecife de la Gran Barrera, que se extiende 2027 km de longitud y a más de 145 km de la costa del norte de Australia, realmente es un complejo de varios tipos de arrecifes.

Los arrecifes franjeantes, de barrera y atolones tienen zonas diferenciadas que se caracterizan por tener distintos grupos de corales y otros animales. El lado del arrecife que da al mar es el **frente del arrecife** o **talud anterior** (Figura 13-33); es más o menos paralelo a la costa y perpendicular a la dirección predominante de las olas. Se inclina según desciende hacia el fondo del mar, a veces suavemente al principio y después bruscamente. Hay grupos característicos de corales escleractinios que crecen en la profundidad del talud, a gran distancia de la cresta, y en las zonas intermedias. A poca profundidad o ligeramente emergente, hacia la cima de la parte frontal de arrecife, está la **cresta del arrecife**, la parte superior del frente y la cresta soportan la gran fuerza de las olas, y deben absorber mucha energía durante las tormentas; entonces, pedruzcos de coral y otros organismos resultan arrancados y arrojados hacia la **llanura del arrecife**, que desciende hacia la laguna. La parte llana del arrecife recibe así un suplemento de material calcáreo que, eventualmente, se transforma en arena coralina. La arena se estabiliza por el crecimiento de plantas como la hierba de tortuga y las algas coralinas, y se cementa finalmente en la masa del arrecife por la precipitación de carbonatos. Un arrecife no es una pared intacta que da al mar, sino que es muy irregular, con surcos, cuevas, aberturas, canales que lo atraviesan desde la llanura hasta el frente y agujeros profundos con forma de taza («agujeros azules»). Los alcionarios tienden a crecer en estas superficies que están más protegidas de la fuerza de las olas, así como en la llanura y zonas profundas del talud anterior del arrecife. Otros muchos organismos habitan en lugares como cuevas o grietas.

Un enorme número de especies e individuos de diversos grupos de invertebrados y de peces pueblan el ecosistema del arrecife. Por ejemplo, hay 300 especies comunes de peces en los arrecifes del Caribe, y más de 1000 en el

A pesar de su gran valor intrínseco y económico, los arrecifes coralinos de muchas regiones están siendo castigados en la actualidad por diversos factores, la mayoría de origen humano. Por ejemplo, los fertilizantes agrícolas que se lavan en el agua desde la tierra. Los pesticidas, así como los sedimentos procedentes de campos cultivados, también contribuyen a la degradación del arrecife. Los corales del Golfo Pérsico han soportado una cantidad sorprendente de contaminación, salinidad elevada, y temperaturas oscilantes —han sido capaces de aguantar mucho más que los arrecifes de otras partes del mundo—. No obstante, la incógnita aún sin resolver es si podrán resistir el mayor vertido de petróleo crudo jamás provocado por el hombre (en la guerra del Golfo de 1991).

complejo del arrecife de la Gran Barrera de Australia. Es maravilloso que tal diversidad y productividad pueda mantenerse, ya que los arrecifes están bañados por las aguas pobres en nutrientes del océano abierto. Aunque en el eco-

sistema entran relativamente pocos nutrientes, se desperdicia poco porque los organismos interactivos son muy eficaces en el reciclado. ¡Incluso las heces liberadas por los peces, cuando nadan sobre los corales, son consumidas por éstos!

FILO CTENÓFOROS

Este filo (*G. kteis*, *ktenos*, peine + *phora*, pl. de llevar) comprende menos de 100 especies. Todos son formas marinas que se encuentran en todos los mares, especialmente en aguas cálidas. Deben su nombre a las ocho filas de láminas con forma de peine que usan para la locomoción. Los nombres comunes para los ctenóforos son «nueces de mar» y «gelatinas peines». Los ctenóforos, junto con los cnidarios, representan los dos únicos filos con simetría radial primaria, en contraste con los otros metazoos, que tienen simetría bilateral primaria.

Los ctenóforos no tienen nematocistos, salvo una especie (*Haeckelia rubra*, en honor de Ernst Haeckel, zoólogo alemán del siglo xix) que lleva nematocis-

CLASIFICACIÓN DEL FILO CNIDARIOS

Clase Hidrozoos (*G. hydra*, serpiente de agua + *zoom*, animal). Solitarios o coloniales; pólipo asexual y medusa sexual, aunque uno de los dos tipos puede faltar; hidrantes sin mesenterios; medusas (cuando se presentan) con velo; de agua dulce y marinos. Ejemplos: *Hydra*, *Obelia*, *Physalia*, *Tubularia*.

Clase Escifozaos (*G. scyphos*, copa + *zoom*, animal). Solitarios; estado pólipo reducido o ausente; medusa con forma de campana sin velo; mesoglea gelatinosa muy engrosada; borde de la campana o umbrela típicamente con ocho escotaduras provistas de órganos sensoriales; todos marinos. Ejemplos: *Aurelia*, *Cassiopeia*, *Rhizostoma*.

Clase Cubozaos (*G. kybos*, cubo + *zoom*, animal). Solitarios; estado pólipo reducido; sección transversal de la campana de la medusa cuadrada, con tentáculos o grupos de tentáculos suspendidos de un pedáneo con forma de hoja en cada esquina de la umbrela; borde de la umbrela entero, sin velo aunque con velario; todos marinos. Ejemplos: *Tripedalia*, *Carybdea*, *Chironex*, *Chiropsalmus*.

Clase Antozoos (*G. anthos*, flor + *zoom*, animal). Todos pólipos; sin medusas; coloniales o solitarios; cavidad gastrovascular subdividida al menos por ocho mesenterios o septos provistos de nematocistos; gónadas endodérmicas; todos marinos.

Subclase Zoantarios (*G. zoom*, animal + *anthos*, flor + *L. aria*, como o relacionado con) (**Hexacorales**). Con tentáculos simples no ramificados; mesenterios por pares; anémonas de mar, corales duros y otros. Ejemplos: *Metridium*, *Anthopleura*, *Tealia*, *Astrangia*, *Acropora*.

Subclase Ceriantipatarios (Neolatin: combinación de *Ceriantharia* y *Antipatharia*). Con tentáculos simples no ramificados; mesenterios impares; anémonas tubo y corales negros y espinosos. Ejemplos: *Cerianthus*, *Antipathes*, *Stichopathes*.

Subclase Alcionarios (*G. alcionion*, especie de esponja que parece el nido de un marín pescador [*alkon*, marín pescador] + *L. aria*, como o relacionado con) (**Octocorales**). Con ocho tentáculos pinnados; ocho mesenterios completos impares; corales córneos y blandos. Ejemplos: *Tubipora*, *Acyonium*, *Gorgonia*, *Plexaura*, *Renilla*.

tos en ciertas regiones de sus tentáculos, pero carece de coloblastos. Aparentemente, estos nematocistos son incautados a los cnidarios de los que se alimentan.

Al igual que los cnidarios, los ctenóforos no han avanzado más allá del grado de organización tisular. No tienen definidos sistemas de órganos en el sentido estricto del término.

Los ctenóforos son animales nadadores libres, excepto unas pocas formas reptantes y sésiles. Aunque son delicados nadadores y viven generalmente en la superficie del agua, a veces se encuentran a considerable profundidad. Con frecuencia están a merced de las mareas y de las fuertes corrientes, pero escapan de las tormentas nadando hacia abajo. Aunque en el agua en calma pueden permanecer en posición vertical con pequeños movimientos, cuando se mueven emplean sus peines (o paletas natatorias) para propulsarse con el extremo oral dirigido hacia delante. Las formas muy modificadas como *Cestum* (L. *cestum*, cinturón) utilizan además movimientos sinuosos del cuerpo para la locomoción.

Los cuerpos frágiles y transparentes de los ctenóforos se ven con facilidad por la noche cuando emiten luz (luminiscencia).

CLASE TENTACULADOS

Tipo representativo: *Pleurobrachia*

Pleurobrachia (G. *pleuron*, lado + L. *brachia*, brazos) es un tentaculado representativo de este grupo de ctenóforos. Su cuerpo transparente tiene 1,5 a 2 cm de diámetro (Figura 14-34A). El polo oral lleva la boca y el polo aboral tiene un órgano sensorial, el **estatocisto**.

Peines o paletas natatorias. En la superficie hay ocho bandas equidistantes denominadas **filas de peines**, que se extienden como meridianos desde el polo aboral y terminan antes de alcanzar el polo oral (Figura 14-35). Cada banda está formada por láminas transversales de largos cilios fusionados llamadas **peines** (o **paletas natatorias**) (Figura 14-36B). Los ctenóforos se propulsan batiendo los cilios de los peines. El batido de cada fila de peines comienza en el extremo aboral y progresa sucesivamente hacia el extremo oral. Normalmente, las ocho filas

CARACTERÍSTICAS DEL FILO CTENÓFOROS

1. Simetría **birradial**: la disposición de los canales internos y la posición del par de tentáculos convierte la simetría radial en una combinación de dos (**simetría radial + bilateral**).
2. Generalmente con forma elipsoidal o esférica, con **peines (paletas natatorias) dispuestas radialmente para nadar**.
3. Ectodermo, endodermo y una mesoglea (ectomesodermo) con células dispersas y fibras musculares; pueden considerarse **triblásticos**.
4. Sin nematocistos (excepto en una especie), aunque presentan **células adhesivas (coloblastos)**.
5. Sistema digestivo formado por boca, faringe, estómago, una serie de canales y poros anales.
6. El sistema nervioso consiste en un plexo subepidérmico que se concentra alrededor de la boca y por debajo de las paletas natatorias; un **órgano sensorial aboral** (estatocisto).
7. Sin polimorfismo o con dimorfismo.
8. Son monoicos; las gónadas (de origen endodérmico) se sitúan en la pared de los canales digestivos, que están por debajo de las paletas natatorias;

segmentación determinada; larva cidipoide.

9. Luminiscencia común.

COMPARACIÓN CON LOS CNIDARIOS

Los ctenóforos se parecen a los cnidarios en lo siguiente:

1. Forma de simetría radial; junto con los cnidarios forman el grupo de los Radiados.
2. Eje oral-aboral alrededor del cual se disponen las partes del cuerpo.
3. Ectomesodermo gelatinoso bien desarrollado (colénquima).
4. Sin cavidad celómica.
5. Plexo nervioso difuso.
6. Carecen de sistemas de órganos.

Difieren de los cnidarios en lo siguiente:

1. No forman nematocistos.
2. Desarrollo de células musculares del mesénquima.
3. Presencia de paletas natatorias y de coloblastos.
4. Tipo de desarrollo en mosaico o determinado.
5. Generalmente presencia de faringe.
6. Sin polimorfismo o con dimorfismo.
7. Nunca coloniales.
8. Presencia de aberturas anales.

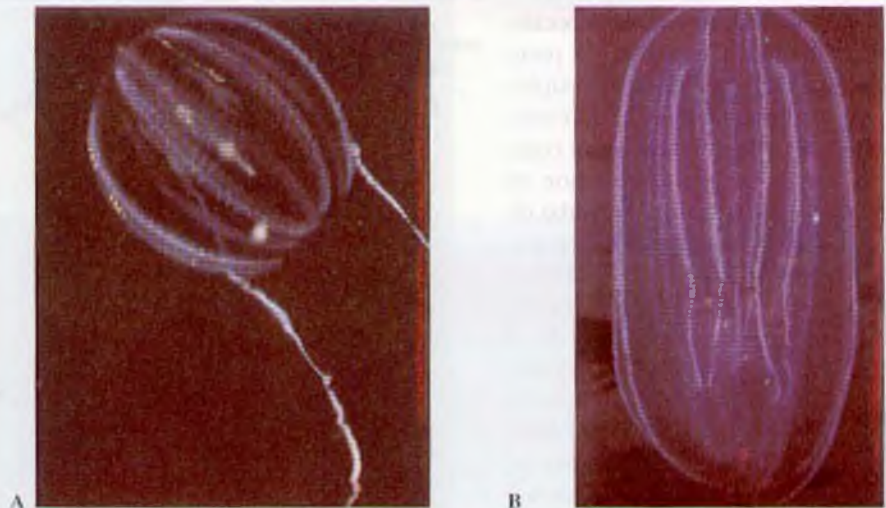


Figura 14-34

A. El ctenóforo *Pleurobrachia* sp. (orden Cidipoideos, clase Tentaculados). Su frágil belleza es especialmente evidente por la noche, cuando sus peines o paletas natatorias presentan luminiscencia. B. *Mnemiopsis* sp. (orden Lobados, clase Tentaculados).

baten al unísono. El animal se desplaza así con la boca hacia delante. También puede nadar hacia atrás invirtiendo la dirección de la onda.

Tentáculos. Los dos **tentáculos** son largos, macizos y muy extensibles, y

pueden retraerse dentro de un par de **vainas tentaculares**. Cuando están completamente extendidos, pueden medir 15 cm de largo. La superficie de los tentáculos lleva **coloblastos**, o células adherentes (Figura 14-36A), que segregan una sustancia pegajosa que

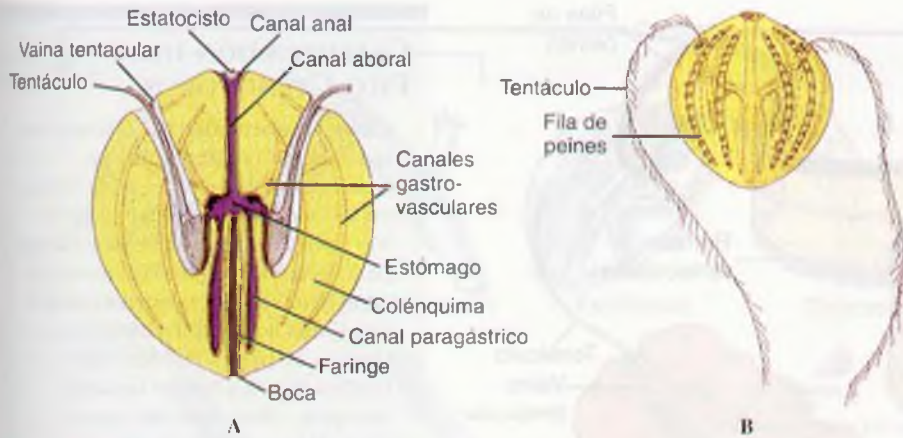


Figura 14-35
El ctenóforo *Pleurobrachia*. A, Cortado a la mitad. B, Vista externa.

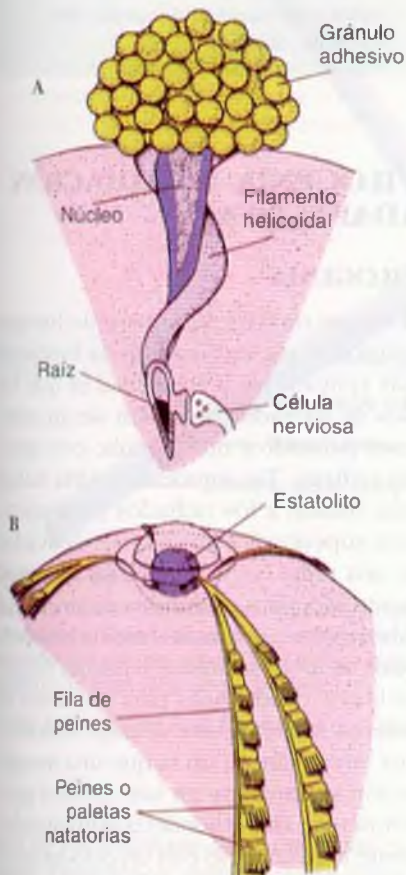


Figura 14-36
A, Coloblasto, una célula adhesiva característica de los ctenóforos. B, Porción de filas de peines que muestran las láminas de peines o paletas natatorias, cada una de ellas formada por filas transversales de largos cilios fusionados.

utilizan para capturar y retener pequeños animales.

Pared del cuerpo. Las capas celulares de los ctenóforos generalmente son como

las de los cnidarios. Entre la epidermis y la gastrodermis hay un **colénquima** gelatinoso que forma la mayor parte del interior del cuerpo, y contiene fibras musculares y células ameboides. Aunque las células musculares derivan de células ectodérmicas, son independientes y no son porciones contráctiles de células epiteliomusculares (en contraste con las de los cnidarios).

Sistema digestivo y alimentación. El sistema gastrovascular consiste en una boca, una faringe, un estómago y un sistema de canales gastrovasculares que se ramifican a través del colénquima hacia las láminas de peines, vainas tentaculares y otras partes (Figura 14-35). Hay dos canales ciegos que terminan cerca de la boca, y un canal aboral que pasa cerca del estatocisto y se divide en dos pequeños **canales anales**, a través de los cuales se expulsan los materiales no digeridos.

Los ctenóforos viven de pequeños organismos planctónicos como copépodos. Las células adhesivas de los tentáculos de los ctenóforos permiten llevar la presa hasta la boca. La digestión es extracelular e intracelular.

Respiración y excreción. Tanto la respiración como la excreción se realizan a través de la superficie del cuerpo.

Sistema nervioso y sensorial. Los ctenóforos tienen un sistema nervioso similar al de los cnidarios. Está formado por un plexo subepidérmico que se concentra debajo de cada una de las lámi-

nas de peines, pero no hay un control central como el que se encuentra en animales más complejos.

El órgano sensorial, situado en el polo aboral, es un estatocisto. El estatolito calcáreo está sostenido por penachos de cilios, y todo ello está encerrado en un receptáculo con forma de campana. Los cambios de posición del animal modifican la presión del estatolito sobre los penachos de cilios. El órgano sensorial también está implicado en la coordinación del batido de las filas de peines, pero no en el inicio de su batido.

La epidermis de los ctenóforos tiene abundantes células sensoriales, por lo que los animales son sensibles a estímulos químicos y de otros tipos. Cuando un ctenóforo se pone en contacto con un estímulo desfavorable, a menudo invierte el batido de sus láminas de peines y retrocede. Estos peines son muy sensibles al tacto, lo que provoca con frecuencia que se retraigan dentro del cuerpo.

Reproducción y desarrollo. *Pleurobrachia*, al igual que otros ctenóforos, es monoico. Las gónadas se localizan en el revestimiento de los canales gastrovasculares que se encuentran debajo de los peines. Los huevos fecundados salen al exterior a través de la epidermis.

La segmentación de los ctenóforos es determinada (mosaico), ya que las diversas partes del cuerpo del animal que se formarán a partir de cada blastómero se establecen tempranamente en la embriogénesis. Si se elimina uno de los blastómeros en los primeros estados, el embrión resultante será deficiente. Este tipo de desarrollo difiere del de los cnidarios, que es regulador (indeterminado). La **larva cidipoide**, nadadora libre, se parece superficialmente al ctenóforo adulto y se desarrolla directamente.

Algunos biólogos han considerado a los ctenóforos y a algunos de los cnidarios más complejos (por ejemplo, algunos antozoos) como triblásticos, ya que la naturaleza altamente celular de la mesoglea constituiría un mesodermo. No obstante, otros definen estrictamente al mesodermo como una capa derivada del endodermo; de este modo tanto cnidarios como ctenóforos serían diblásticos.

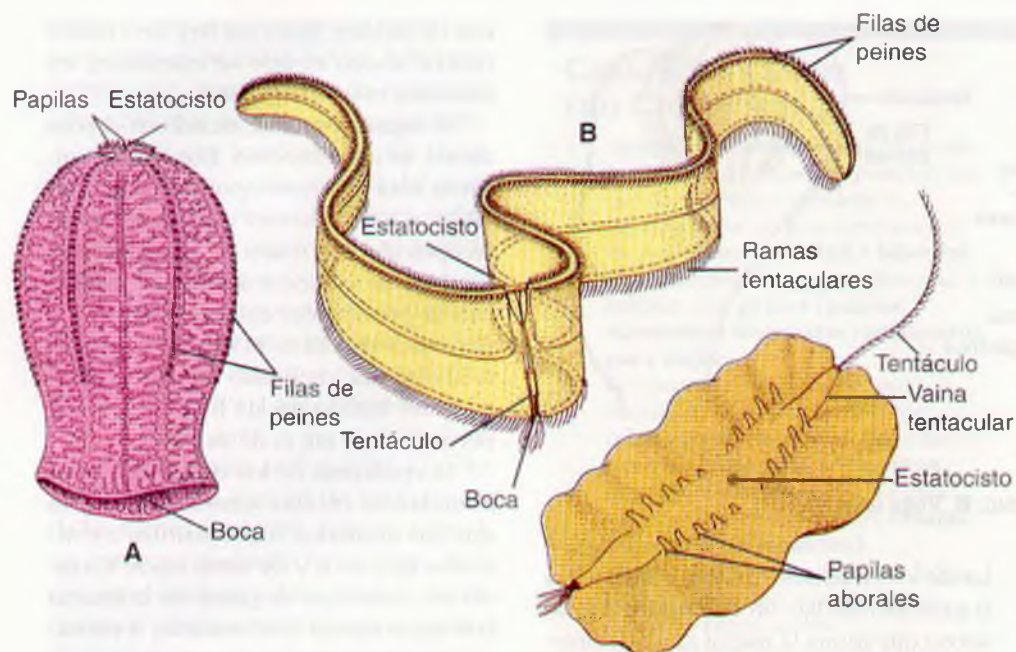


Figura 14-37

Diversidad en el filo Ctenóforos. **A**, *Beroe* sp. (orden Beroideos, clase Desnudos). **B**, *Cestum* sp. (orden Cestidos, clase Tentaculados). **C**, *Coeloplana* sp. (orden Platictenidos, clase Tentaculados).

OTROS CTENÓFOROS

Los ctenóforos son criaturas frágiles y bellas. Sus cuerpos transparentes resplandecen como un cristal fino, iridiscentes y brillantes durante el día y luminiscentes en la noche.

Uno de los ctenóforos más conocidos es *Beroe* (L. una ninfa), con no más de 100 mm de longitud y 50 mm de ancho (Figura 14-37). Es cónico o con forma de dedo y aplanado en el plano tentacular. En *Beroe* este plano queda definido por el lugar donde debería tener los tentáculos, ya que tiene una gran boca pero carece de aquéllos. El animal es rosa o pardo rojizo. Su pared corporal está recorrida por una extensa red canalicular formada por la unión de los canales meridianos y paragástricos. El cinturón de Venus (*Cestum*, Figura 14-37B) está muy comprimido en el plano tentacular. Tiene forma de cinta y puede sobrepasar 1 m de largo, con un elegante aspecto cuando nada en dirección oral. *Ctenoplana* (Gr. *ktenos*, peine + L. *planus*, plano) y *Coeloplana* (G. *Koilos*, hueco + L. *planus*, plano) (Figura 14-37), son ctenóforos muy modificados y raros, pero interesantes porque tienen cuerpos discoidales aplanados en el eje oral-aboral y adaptados para reptar más que para

nadar. Un ctenóforo común a lo largo de las costas del Atlántico y del Golfo es *Mnemiopsis* (G. *mnene*, memoria + *opsis*, apariencia) (Figura 14-34B), que tiene un cuerpo comprimido lateralmente con dos grandes lóbulos orales y tentáculos sin vainas.

Casi todos los ctenóforos dan destellos luminiscentes por la noche, especialmente formas como *Mnemiopsis* (Figura 14-34B). Los brillantes destellos que se ven por las noches en los mares del Sur son a menudo producidos por miembros de este filo.

Desde los años 80, la explosión de las poblaciones de *Mnemiopsis leidyi* ocurrida en el mar Negro y mar de Azov ha llevado a las pesquerías de la zona a una decadencia catastrófica. Los ctenóforos, introducidos inadvertidamente desde las costas americanas con el agua del lastre de los barcos, se alimentan de zooplancton, incluidos los pequeños crustáceos y huevos y larvas de peces. La población de *M. leidyi*, normalmente inofensivo, es frenada en el Atlántico por ciertos depredadores especializados, pero la introducción de estos depredadores en el mar Negro tiene sus peligros.

CLASIFICACIÓN DEL FILO CTENÓFOROS

Clase Tentaculados (L. *Tentaculum*, tentáculo). Con tentáculos; los tentáculos pueden tener, o no, vainas en las que retraerse. Algunos tipos son aplanados según el eje oral-aboral para reptar; otros están comprimidos en el plano tentacular para conseguir una forma acintada; en algunos las láminas de peines pueden estar confinadas a las formas larvarias. Ejemplos: *Pleurobrachia*, *Cestum*.

Clase Desnudos (L. *nudus*, desnudo). Sin tentáculos, pero aplanados en el plano tentacular; boca y faringe anchas; canales gastrovasculares muy ramificados. Ejemplo: *Beroe*.

FILOGENIA Y RADIACIÓN ADAPTATIVA

FILOGENIA

El origen de los cnidarios y de los ctenóforos es oscuro, aunque la hipótesis más apoyada en la actualidad es que los filos de Radiados proceden de un antecesor parecido a una plánula, con simetría radiada. Tal antecesor podría haber sido común a los radiados y los metazoos superiores, estos últimos derivados de una rama cuyos miembros habitualmente reptaban en fondos marinos. Tal hábitat seleccionaría la simetría bilateral. Otros se hicieron sésiles o formas flotantes libres, condiciones para las cuales la simetría radial es una ventaja selectiva. Una larva plánula, en la que una invaginación se convierte en una cavidad gastrovascular, correspondería aproximadamente a un cnidario con un ectodermo y un endodermo.

Algunos investigadores consideran que las medusas de los Traquilinos (un orden de la clase Hidrozoos) se semeja a un cnidario ancestral por su desarrollo directo desde las larvas plánula y actinula a la medusa (Figura 14-38). El antecesor semejante a un traquilino habría dado lugar a otras líneas de cnidarios tras la evolución del estado pólipo y la alternancia de generaciones sexual (medusa) y asexual (pólipo). Posteriormente, la medusa desapareció por completo en la

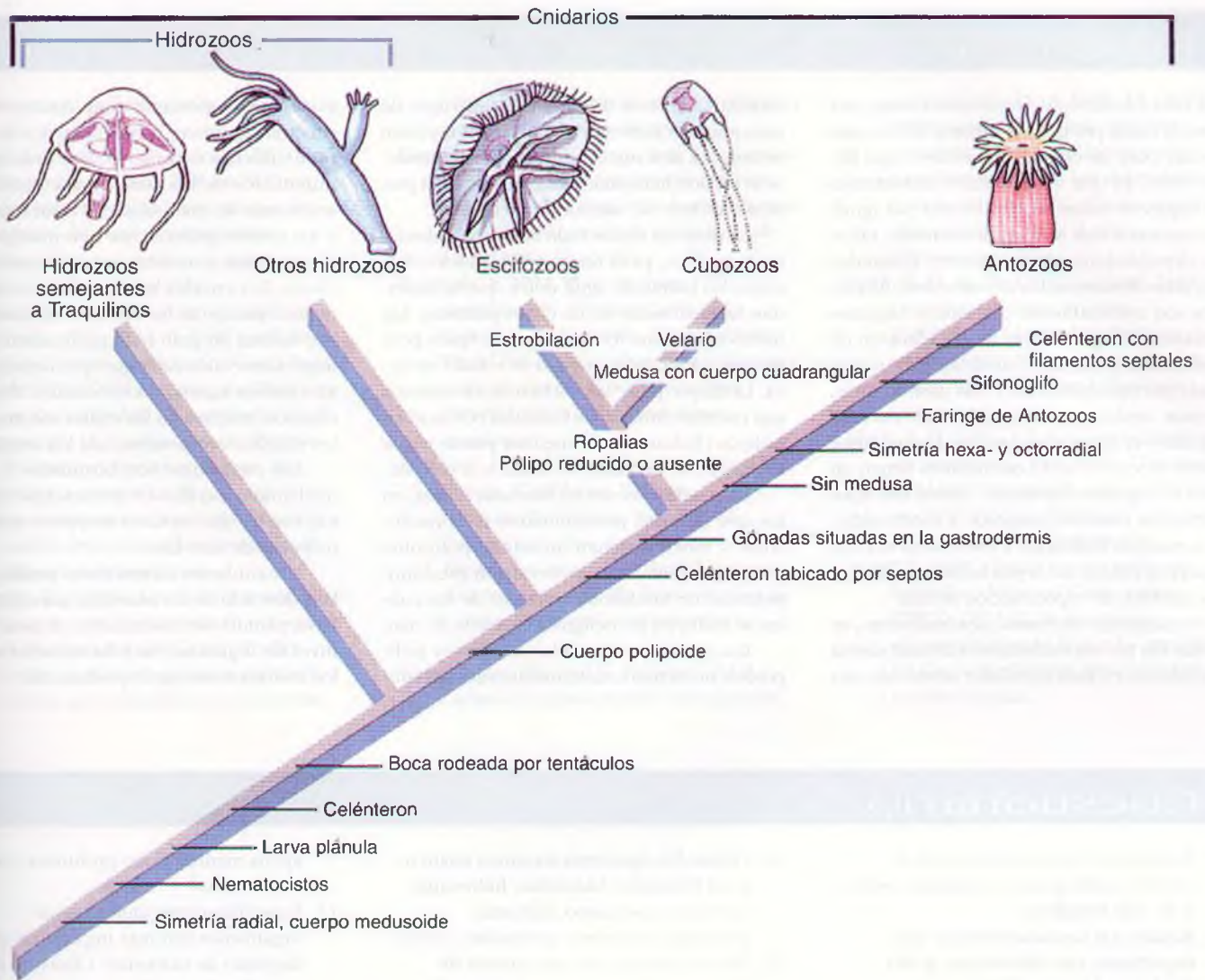


Figura 14-38

Cladograma que muestra las relaciones hipotéticas de las clases de cnidarios y en el que se indican algunos caracteres derivados compartidos. Esta hipótesis sugiere que el orden Traquilinos de los hidrozoos retiene el ciclo vital primitivo, separándose antes de la evolución del estado pólipo. Obsérvese que esta disposición hace a los Hidrozoos parafiléticos; los hidrozoos tipo traquilino son un grupo hermano de todos los otros Cnidarios.

Fuente: Modificado de R. C. Brusca and G. J. Brusca, *Invertebrates*. Sinauer Associates, Inc., Sunderland, MA, 1990.

línea de los antozoos. Si se mantiene el orden Traquilinos dentro de la clase Hidrozoos, éstos resultan parafiléticos. Es posible que las investigaciones que se realicen en el futuro resuelvan este problema.

En el pasado se pensó que los ctenóforos procedían de un cnidario medusoide, pero esta suposición ha sido cuestionada recientemente. Las semejanzas entre los grupos son en su mayoría de naturaleza general y no parecen indicar una estrecha relación entre ellos. Algunas evidencias moleculares sugieren que los ctenóforos se desviaron de la línea

de los metazoos después de las esponjas, aunque antes de los cnidarios y los placozoos.

RADIACIÓN ADAPTATIVA

En su evolución, ninguno de los dos filos se desvía del modelo estructural básico. En los cnidarios, tanto el pólipo como la medusa están contruidos sobre el mismo esquema. Asimismo, los ctenóforos han adoptado la disposición de los peines y su simetría birradial.

Sin embargo, los cnidarios han obtenido un gran número de individuos y

especies, demostrando un sorprendente grado de diversidad si se considera la simplicidad de su modelo corporal básico. Son depredadores eficaces, y muchos se alimentan de presas bastante más grandes que ellos. Algunos están adaptados para alimentarse de pequeñas partículas. La forma de vida colonial está bien explorada, con algunas colonias que alcanzan grandes tamaños, como en los corales, y otros, como los sifonóforos, que presentan un polimorfismo asombroso y una gran especialización de individuos dentro de la colonia.

Resumen

Los filos Cnidarios y Ctenóforos tienen una simetría radial primaria; la simetría libre es una ventaja para los organismos sésiles o que flotan libres, ya que los estímulos ambientales les llegan de todas las direcciones por igual. Los cnidarios son, sorprendentemente, eficaces depredadores ya que poseen órganos urticantes denominados nematocistos. Ambos filos son esencialmente diblásticos (algunos triblásticos, dependiendo de la definición de mesodermo), con una pared del cuerpo formada por una epidermis y una gastrodermis, y entre ambas una mesoglea. La cavidad digestivo-respiratoria (gastrovascular) tiene boca y carece de ano. Los cnidarios tienen un nivel de organización tisular. Tienen dos tipos corporales básicos (polipoide y medusoide), y en muchos hidrozooos y escifozoos el ciclo incluye al pólipo, de reproducción asexual, y a la medusa, de reproducción sexual.

Su órgano exclusivo, el nematocisto, es producido por un cnidoblasto (del cual deriva el cnidocito) y está enrollado dentro de una

cápsula. Cuando se descargan, algunos tipos de nematocistos penetran en la presa e inyectan veneno. La descarga se efectúa al incrementar-se la presión hidrostática interna por la alta presión osmótica del interior de la cápsula.

La mayoría de los hidrozooos son coloniales y marinos, pero otros son dulciacuícolas, como las hidras de agua dulce que se muestran habitualmente en las clases prácticas. Las hidras tienen una forma polipoide típica pero no son coloniales y carecen de estado medusa. La mayor parte de los hidrozooos marinos son colonias ramificadas formadas por muchos pólipos (hidrantes). La medusa puede nadar libremente o permanecer unida a la colonia.

Los escifozoos son las medusas típicas, en los que la forma predominante es la medusoide y muchos tienen un estado polipoide poco aparente. Los cubozoos son predominantemente medusoides, dentro de los cuales se incluyen las peligrosas avispas de mar.

Los antozoos son todos marinos y polipoides; no tienen estado medusoide. Las sub-

clases más importantes son: zoantarios (con simetría hexámera o polímera) y alcionarios (con simetría octómera). Los órdenes más numerosos de los zoantarios contienen las anémonas de mar, solitarias y sin esqueleto, y los corales pétreos, que son principalmente coloniales y secretan un exoesqueleto calcáreo. Los corales pétreos son los componentes básicos de los arrecifes coralinos, que son hábitat de gran belleza, productividad e importante valor ecológico y económico. Los alcionarios agrupan a los corales blandos y córneos, muchos de los cuales son importantes y bellos componentes de los arrecifes.

Los ctenóforos son birradiales y nadan mediante ocho filas de peines. Los coloblastos, con los que capturan las presas, son característicos de este filo.

Los cnidarios y ctenóforos posiblemente han derivado de un antecesor parecido a una larva plánula de los cnidarios. A pesar de su nivel de organización relativamente simple, los cnidarios son un importante filo.

Cuestionario

1. Explique la ventaja selectiva de la simetría radial para los animales sésiles y de vida flotadora.
2. ¿Cuáles son las características más importantes que diferencian al filo Cnidarios de otros filos?
3. Nombre y diferencie las clases del filo Cnidarios.
4. Distinga entre pólipo y medusa.
5. Explique los mecanismos de descarga de los nematocistos. ¿De qué modo puede mantenerse una presión hidrostática de una atmósfera dentro del nematocisto hasta que recibe un estímulo de expulsión?
6. ¿Qué característica inusual tiene el sistema nervioso de los cnidarios?
7. Dibuje una hidra y rotule las principales partes del cuerpo.
8. Nombre y cite las funciones de los principales tipos celulares de la epidermis y la gastrodermis de una hidra.
9. ¿Qué estimula el comportamiento alimentario de una hidra?
10. Defina los siguientes términos relativos a los hidroides: hidrorriza, hidrocaule, cenosarco, perisarco, hidrante, gonangio, manubrio, estatocisto, ocelo.
11. Cite un ejemplo de una colonia de hidrozooos flotante y muy polimórfica.
12. Distinga los siguientes términos entre sí: estatocisto y ropalia; escifomedusa e hidromedusa; escifistoma, estróbilo y efíra; velo, velario y pedalia; zoantario y alcionario.
13. Defina los siguientes términos relacionados con las anémonas: sifonoglifo; septos primarios o mesenterios; septos incompletos; filamentos septales; acontios; laceración pedia.
14. Describa tres interacciones específicas de las anémonas con organismos que no son presas.
15. Compare el esqueleto de los corales zoantarios y alcionarios.
16. Los arrecifes de coral generalmente se limitan a distribuciones geográficas de aguas marinas poco profundas. ¿Cómo explica esto?
17. Específicamente ¿qué tipos de organismos son más importantes en el depósito de carbonato cálcico en los arrecifes de coral?
18. ¿Cómo contribuyen las zooxantelas al bienestar de los corales hermatípicos?
19. Distinga los siguientes términos entre sí: arrecife franjeante, arrecife de barrera, atolones, arrecifes de bajo.
20. ¿Cuáles son las características más importantes del filo Ctenóforos que los distinguen de otros filos?
21. ¿Cómo nadan los ctenóforos y cómo obtienen su alimento?
22. Compare los cnidarios y los ctenóforos; cite cinco características semejantes y cinco diferentes.
23. ¿Cuál es la hipótesis que prevalece sobre el origen de los filos de animales radiados?

Bibliografía

Véase también la Bibliografía general de la Parte III, p. 631.

- Brown, B. E., and J. C. Ogden. 1993. Coral bleaching. *Sci. Am.* **268**:64-70 (Jan). *Aparentemente, la causa de que los corales del arrecife pierdan sus zooxantelas se debe a un agua anormalmente caliente.*
- Crossland, C. J., B. G. Hatcher, and S.V. Smith. 1991. Role of coral reefs in global ocean production. *Coral Reefs* **10**:55-64. *Debido a que reciclan una amplia cantidad de nutrientes en el arrecife, su producción de energía neta para exportar es menor. No obstante, tienen un papel más importante en la precipitación del carbón inorgánico por procesos de intervención biológica.*
- Fishman, D. J. 1991. Corals in a troubled sea of crude: the harder marine ecosystem of the Persian Gulf. *Ocean Realm* Spring: p. 9-11. *Los corales del Golfo Pérsico son especialmente resistentes, pero puede que no soporten los últimos y desastrosos vertidos de crudo.*
- Goreau, T. F., N. I. Goreau, and T. J. Goreau. 1979. Corals and coral reefs. *Sci. Am.* **245**:124-135 (Aug.). *Un buen resumen de la biología, ecología y fisiología de los arrecifes de coral.*
- Humann, P. 1992. Reef creature identification. Florida, Caribbean, Bahamas. Jacksonville, Florida, New World Publications, Inc. *Ésta es la mejor guía de campo disponible para la identificación de cnidarios «no coralinos».*
- Humann, P. 1993. Reef coral identification. Florida, Caribbean, Bahamas. Jacksonville, Florida, New World Publications, Inc. *Espléndidas fotografías en color e identificaciones exactas hacen de ella la mejor guía de corales de las que se dispone hasta ahora.*
- Kennington, R., and G. Kelleher. 1992. Crown-of-thorns starfish management conundrums. *Coral Reefs* **11**:53-56. *El primer artículo de una edición completa sobre estrellas de mar: Acanthaster planci, un depredador de corales. En 1990 (p. 456) se dedicó otra edición entera a este depredador.*
- Lenhoff, H. M., and S. G. Lenhoff. 1988. Trembley's polyps. *Sci. Am.* **258**:108-113 (Apr.). *Los elegantes experimentos de Trembley sobre las hidras son clásicos en la biología experimental.*
- Shick, J. M. 1991. A functional biology of sea anemones. New York, Chapman and Hall. *Un tratado sobre la fisiología y ecología de las anémonas al alcance de los estudiantes interesados.*
- Ward, F. 1990. Florida's coral reefs are imperiled. *National Geographic* **178**(1):115-132. *Se describe la degradación sufrida por los arrecifes en los Cayos de Florida, junto con sus posibles causas.*

15

Los animales acelomados

Filo Platelminetos

Filo Nemertinos

Filo Gnatostomúlidos



Yendo hacia delante

Para animales que pasan su vida quietos y a la espera, como lo hacen la mayoría de los miembros de los filos de radiados que hemos visto en el capítulo anterior, la simetría radial es perfecta. Un lado del animal es tan importante como cualquier otro para detectar una presa que puede venir en cualquier dirección. Pero si un animal busca activamente su comida, un lugar para guarecerse y una pareja para reproducirse, requiere una serie distinta de estrategias y una nueva organización. El movimiento activo y dirigido precisa de un cuerpo alargado, con una cabeza anterior y una cola posterior. Además, un lado del cuerpo queda hacia arriba (dorsal), mientras que otro, especializado para la locomoción, queda hacia abajo (ventral). El resultado es un animal de simetría bilateral, cuyo cuerpo

puede dividirse en dos partes que son imágenes especulares solamente por un plano de simetría. Además, como es mejor saber dónde se va que dónde se ha estado ya, los órganos de los sentidos y los centros de control nervioso tienden a concentrarse en la cabeza. Esto se conoce como cefalización. Por tanto, la cefalización y la simetría bilateral primaria evolucionaron conjuntamente.

Los tres filos de animales acelomados que se tratan en este capítulo no presentan grandes avances de organización sobre los radiados, excepto la simetría. Las consecuencias evolutivas de tal avance son, sin embargo, enormes por sí solas, ya que éste es el tipo de simetría que presentan todos los animales superiores. ■

POSICIÓN EN EL REINO ANIMAL

1. Los platelmintos o gusanos planos, los nemertinos o gusanos cinta y los gnatostomúlidos o gusanos con mandíbulas son los grupos más sencillos con **simetría bilateral primaria**.
2. Estos filos tienen un único espacio interno, la cavidad digestiva, con la región comprendida entre el ectodermo y el endodermo rellena de mesodermo en forma de fibras musculares y mesénquima (parénquima). Puesto que carecen de celoma o de pseudoceloma, se han denominado **animales acelomados**, y por poseer tres capas germinales bien definidas han sido llamados triblásticos.
3. Los órganos de los animales acelomados presentan una mayor especialización y división del trabajo que los de los animales radiados, ya que el mesodermo hace posible la formación de más órganos. Por eso se dice que los acelomados han alcanzado un **nivel de organización de órganos y sistemas**.
4. Pertenecen a la división protóstoma de los animales bilaterales, tienen segmentación espiral y, al menos los platelmintos y los nemertinos, presentan segmentación determinada (en mosaico).

APORTACIONES BIOLÓGICAS

1. Los animales acelomados han desarrollado el plan de organización **bilateral** básico que ha sido explotado ampliamente en el reino animal.
2. El **mesodermo** se desarrolla como una capa germinal embrionaria bien definida (**triblásticos**), lo que permite una gran variedad de tejidos, órganos y sistemas.
3. Junto con la simetría bilateral, se ha establecido la **cefalización**. Hay una cierta centralización del sistema nervioso, evidente en el **sistema de tipo de escalera de cuerda** encontrado en los platelmintos.
4. Junto con la musculatura subepidérmica hay también un sistema mesenquimático de fibras musculares.
5. Son los animales más sencillos con **sistema excretor**.
6. Los nemertinos son los animales más sencillos con **sistema circulatorio** con sangre y un **tubo digestivo unidireccional**. Aunque no lo consideren así todos los zoólogos, la cavidad del rincocelo de los nemertinos es técnicamente un celoma, pero como es puramente una parte del mecanismo de la probóscide, probablemente no tenga significado evolutivo.
7. En los tres filos aparecen estructuras únicas y especializadas. Los hábitos parásitos de muchos platelmintos han conducido a muchas adaptaciones especializadas, como los órganos de sujeción.

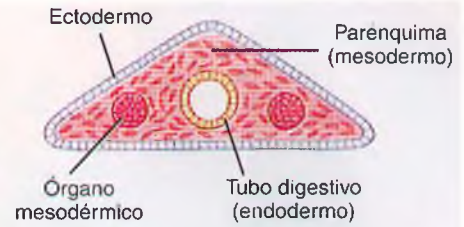


Figura 15-1

Organización corporal de un acelomado.

FILO PLATELMINTOS

El término «gusano» se ha empleado ampliamente para animales invertebrados bilaterales, alargados y sin apéndices. En un tiempo, los zoólogos consideraron que los gusanos (Vermes) eran un grupo por sí mismos que incluía un conjunto de formas muy diversificadas. Este conjunto no natural ha sido reclasificado en varios filos. No obstante, los zoólogos todavía se refieren, por tradición, a varios de estos grupos como «gusanos planos», «gusanos acintados», «gusanos redondos», «gusanos segmentados», y así sucesivamente.

Los platelmintos han derivado de un antecesor que, probablemente, tenía muchas características como las de los cnidarios, incluida una mesoglea gelatinosa. Sin embargo, la sustitución de la mesoglea gelatinosa de los cnidarios por un **parénquima** mesodérmico celular supone la base para una organización más compleja. El parénquima es una forma de tejido «empaquetado» que contiene más células y fibras que la mesoglea de los cnidarios. En algunos platelmintos, al menos, el parénquima está compuesto por los cuerpos celulares no contráctiles de células musculares, es decir, que el cuerpo celular que contiene el núcleo y otros orgánulos está conectado a una porción contráctil alargada, del mismo modo que las células epiteliomusculares de los cnidarios (Figura 14-7).

Los platelmintos varían en tamaño desde un milímetro o menos a muchos metros de longitud de algunas tenias. Sus cuerpos aplanados pueden ser como una hoja delgada y amplia, o largos y con forma de cinta.

Los platelmintos incluyen formas de vida libre y parásitas, pero los miembros nadadores de vida libre pertenecen exclusivamente a la clase turbelarios. Unos

Los tres filos de que trata este capítulo tienen la organización más simple dentro de los Bilaterales, un grupo de filos que incluye al resto del Reino Animal. Se trata de los Platelminotos (G. *platys*, aplanado + *helmins*, gusano) o gusanos planos; los Nemertinos (G. *Nemertes*, una de las nereidas, la infalible), o gusanos cinta y los Gnatostomúlidos (G. *gnathos*, mandíbula + *stoma*, boca + L. *ulus*, diminutivo), o gusanos con mandíbula. Estos filos sólo tienen un espacio interno, la cavidad digestiva, y la región comprendida entre el ectodermo y el endodermo está rellena de mesodermo en forma de fibras musculares y mesénquima (parénquima). Dado que carecen de celoma o de pseudoceloma, se denominan animales **acelomados** (Figura 15-1), y por poseer tres capas germinales bien definidas,

reciben el calificativo de **triblásticos**. Los acelomados presentan más especialización y división del trabajo entre sus órganos que los animales radiados, puesto que el mesodermo hace posible la elaboración de más órganos; por eso se dice que han alcanzado un nivel de organización de órganos y sistemas.

Estos filos pertenecen a la división protóstoma de los Bilaterales y tienen segmentación espiral típica. Poseen cierta centralización del sistema nervioso, con una concentración de nervios en la parte anterior y una disposición de los cordones y conectivos de tipo escalera de cuerda en la parte inferior. Tienen sistema excretor (u osmorregulador), y los nemertinos también tienen un sistema circulatorio y un tubo digestivo unidireccional, con boca y ano.



Figura 15-2
Planaria teñida.

pocos turbelarios son simbioses o parásitos, pero la mayoría están adaptados a deslizarse sobre los fondos de las aguas marinas o dulces, o viven en lugares muy húmedos en la tierra. Muchos, especialmente las especies mayores, se encuentran bajo piedras y otros objetos duros en los arroyos de agua dulce o en zonas litorales del océano.

La mayoría de las especies de turbelarios son marinas, aunque hay unas pocas de aguas dulces. Las planarias (Figura 15-2) y algunos otros frecuentan lagos y charcos de manantiales; otros prefieren aguas rápidas de arroyos de montañas. Algunas especies aparecen en manantiales calientes y claros. Los turbelarios terrestres se encuentran en lugares húmedos bajo piedras y troncos. En los Estados Unidos hay alrededor de seis especies de turbelarios terrestres.

Todos los miembros de las clases Monogeneos y Trematodos (las duelas) y la clase de los Cestodos (las tenias) son parásitos. Muchos de los monogeneos son ectoparásitos, pero todos los trematodos y los cestodos son endoparásitos. Muchas especies tienen ciclos vitales indirectos con más de un hospedador; el primer hospedador es con frecuencia un invertebrado, y el hospedador final es generalmente un vertebrado. El hombre

CARACTERÍSTICAS DEL FILO PLATELMINTOS

1. Tres capas germinales (**triblásticos**).
2. **Simetría bilateral**: polaridad definida de los extremos anterior y posterior.
3. **Cuerpo aplanado**
dorsoventralmente: aberturas oral y genital principalmente en la superficie ventral.
4. La epidermis puede ser celular o sincitial (ciliada en algunos); con **rabditos** en la epidermis de la mayoría de los turbelarios; la epidermis es un **tegumento** sincitial en monogeneos, trematodos y cestodos.
5. Sistema muscular en principio en forma de funda y de origen mesodérmico: debajo de la epidermis hay capas de fibras circulares, longitudinales y a veces oblicuas.
6. Sin ningún espacio interno en el cuerpo salvo el tubo digestivo (acelomados); espacios entre los órganos rellenos de parénquima, una forma de tejido conjuntivo o mesénquima.
7. Tubo digestivo incompleto (tipo gastrovascular): falta en algunos.
8. **Sistema nervioso formado por un par de ganglios anteriores, con**

- cordones nerviosos longitudinales conectados por nervios transversales y localizados en el mesénquima** en la mayoría de los casos; en las formas primitivas es similar al de los cnidarios.
9. Órganos sensoriales sencillos; algunos con ojos.
 10. Sistema excretor formado por dos canales laterales con ramas que llevan **células flamígeras (protonefridios)**; falta en algunas formas primitivas.
 11. Sistemas respiratorio, circulatorio y esquelético inexistentes; canales linfáticos con células libres en algunos trematodos.
 12. Muchas formas monoicas; sistema reproductor complejo; en general con gónadas, conductos y órganos accesorios bien desarrollados; fecundación interna; desarrollo directo en las formas de vida libre nadadoras y en aquellas con un único hospedador en el ciclo vital; en general indirecto en los parásitos internos en los que puede haber un ciclo vital complicado, con frecuencia con varios hospedadores.
 13. Clase Turbelarios, la mayoría de vida libre; las clases Monogeneos, Trematodos y Cestodos, totalmente parásitos.

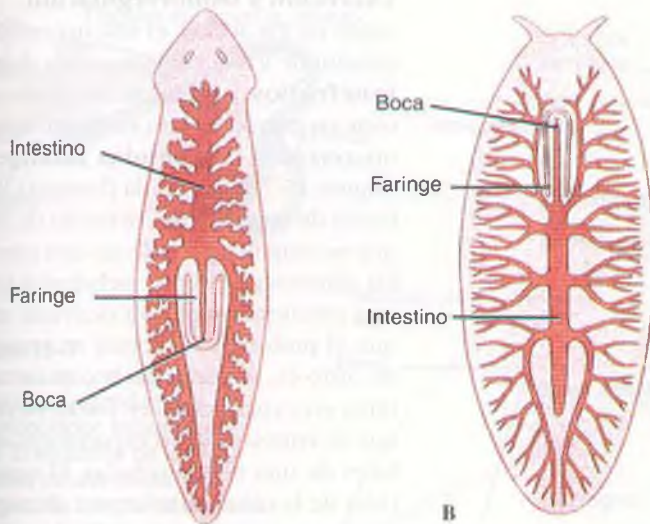
sirve como hospedador para cierto número de especies. Algunos estados larvarios pueden tener vida libre.

CLASE TURBELARIOS

La mayoría de los turbelarios son gusanos de vida libre con una longitud comprendida entre 5 mm o menos y 50 cm. En general, están cubiertos de una epidermis ciliada, la mayoría son gusanos que reptan, combinando los movimientos ciliares con los musculares para su locomoción. La boca está en el lado ventral. Al contrario que los trematodos y los cestodos, tienen ciclos vitales sencillos.

Como tradicionalmente se admite, los turbelarios forman un grupo parafilético. Ciertas sinapomorfias muestran que algunos turbelarios están filogenéticamente más próximos a los trematodos, monogeneos y cestodos que a los demás turbelarios. Por ejemplo, en algunos turbelarios el vitelo para nutrir a los embriones en desarrollo está contenido en la propia célula huevo

(**endolecito**), y la embriogénesis muestra la típica segmentación espiral determinada de los protóstomos (p. 109). Para los platelmintos se considera ancestral el huevo endolecítico. Los otros turbelarios más todos los trematodos, monogeneos y cestodos muestran una condición derivada en la que la célula huevo contiene ningún o muy poco vitelo, y éste es proporcionado por células procedentes de órganos denominados **vitelarios**. Generalmente, un grupo de células con vitelo se combina con el cigoto en el interior de la cáscara del huevo (**ectolecito**), afectando de tal forma a la segmentación que el modelo espiral no se distingue. Por tanto, los turbelarios ectolecitos parecen formar una rama junto con los trematodos, monogeneos y cestodos por la exclusión de los turbelarios endolecitos. Otro carácter, el sistema adhesivo duoglandular (se describe más adelante) muestra que los turbelarios endolecitos también son parafiléticos; la presencia de dos glándulas muestra que algunos turbelarios endolecitos forman una rama con

**Figura 15-3**

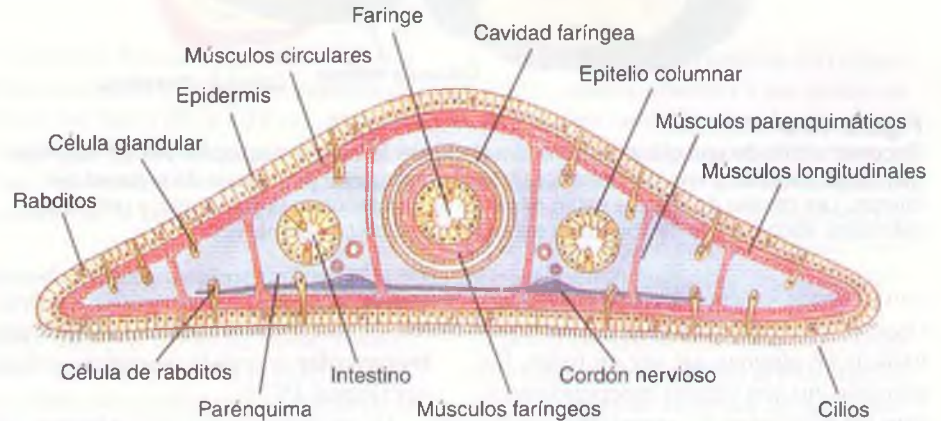
Esquema del tubo digestivo en dos órdenes de turbelarios. A, Tricládidos. B, Policládidos.

**Figura 15-4**

Pseudoceros hancockianum, un turbelario marino policlado. Los policlados marinos son muchas veces grandes y de colores vistosos. Los pólipos naranjas de *Tubastrea aurea*, un coral hermatípico, y *Aplidium cratiferum*, un tunicado colonial (Capítulo 26) con un aspecto cartilaginoso, también aparecen en la fotografía.

los platelmintos ectolecitos con la exclusión de las otras líneas de turbelarios endolecitos. Por consiguiente, el término turbelario se usa aquí por la simplicidad de la organización y de presentación, ya que se trata de un grupo artificial. Otras características válidas para distinguir los órdenes de los turbelarios son la forma del intestino (presente o ausente, simple o ramificado, diseño de la ramificación) y la faringe (simple, plegada, bulbosa). Excepto en el orden Policládidos (*G. poly*, muchas + *klados*, ramas), los turbelarios con huevos endolecitos tienen un intestino simple o carecen de él y tienen una faringe simple. En unos pocos no existe una faringe reconocible. Los policlados tienen una faringe plegada y un intestino muy ramificado (Figura 15-3). Incluyen muchas formas marinas de tamaño moderado a grande (de 3 a más de 40 mm) (Figura 15-4) y la gran ramificación del intestino está correlacionada con el gran tamaño de los turbelarios. Los miembros del orden Tricládidos (*G. treis*, tres + *klados*, ramas), incluidos en el grupo ectolecitos formado por planarias de agua dulce, tienen un intestino con tres ramas (Figura 15-3).

Los miembros del orden Acelos (*G. a*, sin + *koilos*, hueco) son considerados como los menos modificados desde la forma ancestral. Son pequeños y tienen boca, pero no cavidad gastrovascular ni sistema excretor. La comida pasa a través de la boca o la faringe al interior de espacios temporales que están rodeados por

**Figura 15-5**

Sección transversal de una planaria a través de la región faríngea, que muestran las relaciones de las estructuras del cuerpo.

mesénquima, donde células fagocíticas gastrodérmicas digieren la comida intracelularmente.

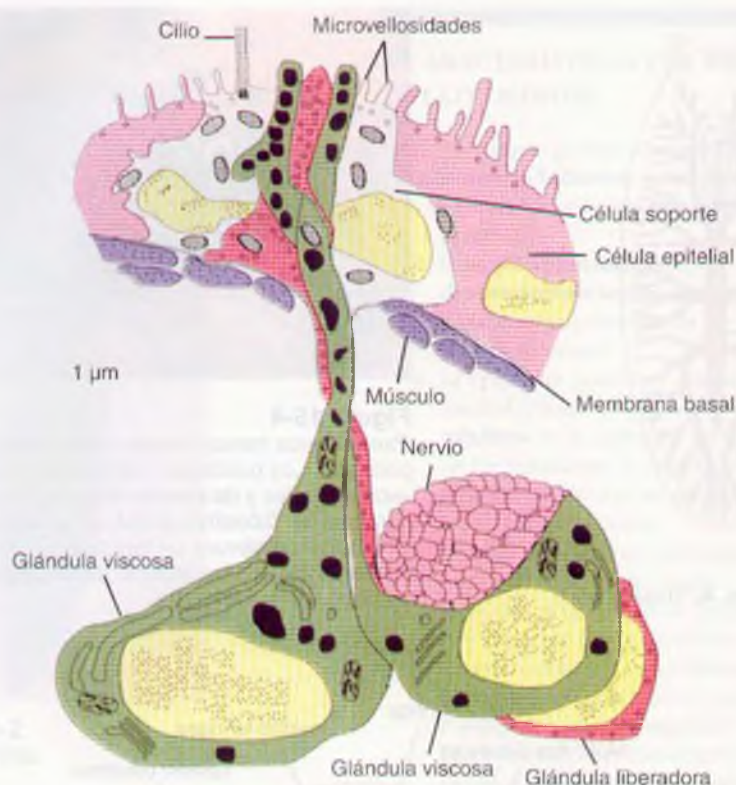
Forma y función

Epidermis, musculatura, locomoción.

Las planarias de agua dulce, como *Dugesia* (primeramente llamada *Euplanaria*, pero cambiada por prioridad a *Dugesia*, dedicada a Dugès, primero en describir la forma en 1830), pertenecen a los tricládidos y son muy usadas en los laboratorios de prácticas elementales. La cubierta externa es una epidermis ciliada apoyada en una membrana basal. Contiene **rabditos** en forma de varilla que, cuando se descargan en el agua, se hinchan y forman una funda mucosa protectora alrededor del cuerpo. En la superficie de la epider-

mis se abren células mucosas glandulares (Figura 15-5). En la epidermis de la mayoría de los órdenes de turbelarios se encuentran órganos adhesivos **duo-glandulares**. Estos constan de tres tipos celulares: células glandulares viscosas, células de liberación y células de anclaje (Figura 15-6). Las secreciones de las células viscosas fijan aparentemente las microvellosidades de las células al sustrato, y las secreciones de las células de liberación proporcionan un mecanismo químico de rápido desprendimiento.

En la pared del cuerpo, por debajo de la membrana basal de los turbelarios hay capas de **fibras musculares** que corren circular, longitudinal y diagonalmente. Una red de células **parenquimáticas**, desarrolladas a partir del mesodermo, lle-

**Figura 16-6**

Reconstrucción de una glándula adhesiva doble del turbelario *Haplopharynx* sp. Hay dos glándulas viscosas y una de liberación, que están situadas por debajo de la pared del cuerpo. Las células de anclaje están situadas en el interior de la epidermis, y una de las glándulas viscosas y la de liberación están en contacto con un nervio.

nan los espacios entre los músculos y los órganos viscerales. Las células parenquimáticas en algunas, tal vez en todas, las planarias no son células independientes, sino las porciones no contráctiles de las células musculares.

Las planarias muy pequeñas se mueven mediante cilios. Otras se mueven por deslizamiento, con la cabeza ligeramente levantada sobre una vía mucosa secretada por las glándulas adhesivas marginales. El batido de los cilios epidérmicos arrastra al animal a través de la vía mucosa, mientras que se observa cómo pasan desde la cabeza hacia detrás ondas musculares rítmicas. Los grandes políclados y los turbelarios terrestres se arrastran mediante ondulaciones musculares, de un modo parecido al de los caracoles.

Nutrición y digestión. El tubo digestivo consta de boca, faringe e intestino (Figura 15-3). La faringe, encerrada en una **vaina faríngea** (Figura 15-7), abre posteriormente justo en el interior de la boca, a través de la cual puede salir (Figura 15-7). El intestino tiene tres ramas o troncos muy

ramificados, uno anterior y dos posteriores. El conjunto forma una **cavidad gastrovascular** revestida de epitelio columnar (Figura 15-7).

Las planarias son principalmente carnívoras, alimentándose especialmente de pequeños crustáceos, nematodos, rotíferos e insectos. Pueden detectar alimento a cierta distancia mediante los quimiorreceptores. Enredan a sus presas en secreciones de las mucosas y de los rabditos. Las planarias agarran sus presas con su extremo anterior, enrollan su cuerpo alrededor de su víctima, extienden su probóscide y absorben pequeños pedazos de comida. Las secreciones intestinales contienen enzimas proteolíticas para la **digestión extracelular**. Los trozos de alimento son succionados al interior del intestino, donde las células fagocíticas de la gastrodermis completan la digestión (**intracelular**). La cavidad gastrovascular se ramifica por todo el cuerpo, y el alimento se absorbe a través de sus paredes hacia el interior de las células del cuerpo. La comida no digerida se expulsa por la faringe.

Excreción y osmorregulación. Excepto en los acelos, el sistema osmorregulador de los turbelarios consta de **protonefridios** (órganos excretorios y osmorreguladores con su extremo interno cerrado) con **células flamígeras** (Figura 15-7A). La célula flamígera tiene forma de copa con un penacho de cilios que se extienden desde su cara interna. En algunos grupos de turbelarios se da una condición evolutiva derivada, en la que el protonefridio forma un entramado, esto es, el borde de la copa se continúa en expansiones en forma de dedo que se entrelazan con expansiones similares de una célula tubular. El espacio (luz) de la célula tubular se continúa en conductos colectores que finalmente se abren al exterior mediante poros. El batido de los cilios (que recuerda a una llama vacilante) proporciona una presión negativa para extraer fluido a través de las delicadas interconexiones entre la célula flamígera y la tubular. Generalmente la pared del conducto fuera de la célula flamígera posee pliegues o microvellosidades que probablemente actúan en la reabsorción de ciertos iones o moléculas.

En los distintos turbelarios puede haber un único protonefridio o de uno a cuatro pares. En las planarias se anastomosan en

Los órganos osmorreguladores conocidos como nefridios aparecen en muchos vertebrados. Cuando están cerrados por su extremo interno se denominan **protonefridios**, pero cuando se abren a un espacio celómico por dicho extremo, reciben el nombre de **metanefridios**. Hay una amplia variedad en ambos tipos, de los más simples a los más complejos, pero los protonefridios se consideran generalmente como más primitivos.

una red a lo largo de cada lado del animal (Figura 15-7) y pueden vaciarse a través de muchos nefridioporos. Se puede decir que este sistema es principalmente osmorregulador ya que en los turbelarios marinos, que no tienen que expulsar exceso de agua, está reducido o falta.

Los restos metabólicos se eliminan en gran parte por difusión a través de la pared del cuerpo.

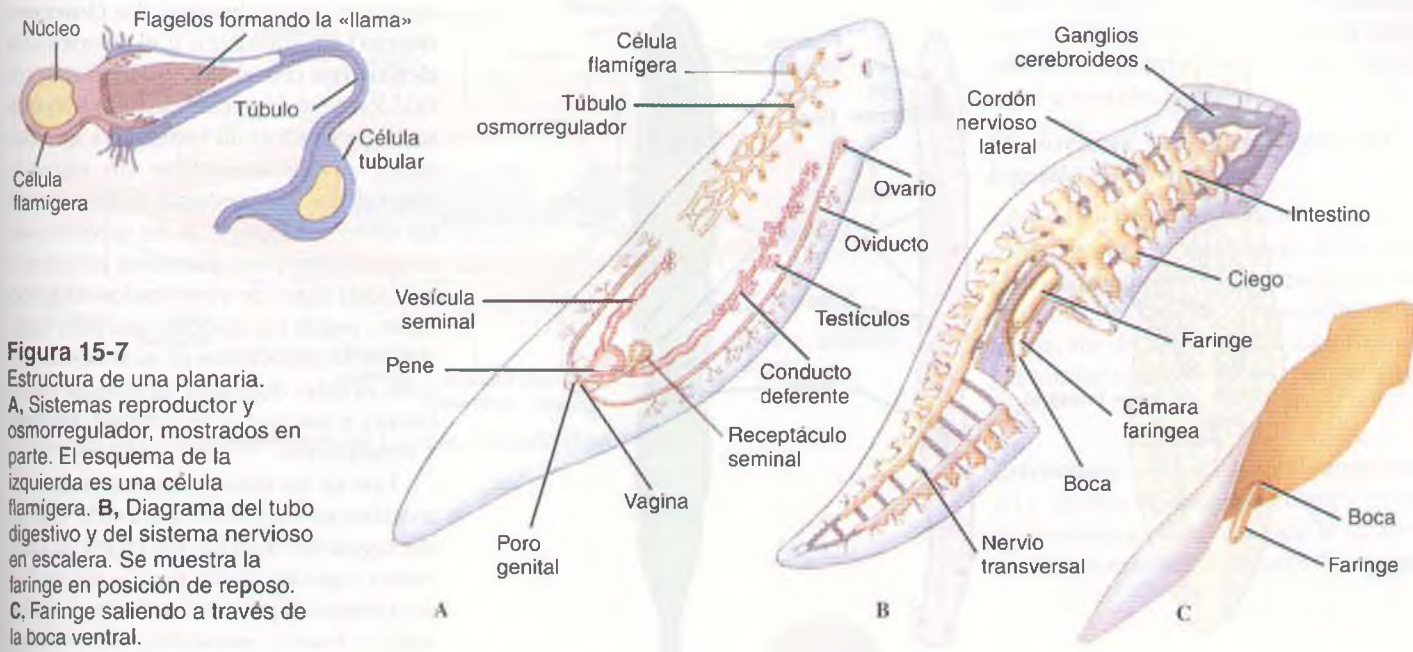


Figura 15-7
Estructura de una planaria.
A, Sistemas reproductor y osmorregulador, mostrados en parte. El esquema de la izquierda es una célula flamígera. B, Diagrama del tubo digestivo y del sistema nervioso en escalera. Se muestra la faringe en posición de reposo. C, Faringe saliendo a través de la boca ventral.

Respiración. No hay órganos respiratorios. El intercambio de gases tiene lugar a través de la superficie del cuerpo.

Sistema nervioso. El sistema nervioso más primitivo de los turbelarios, encontrado en algunos acelos, es un **plexo nervioso subepidérmico** parecido al plexo nervioso de los cnidarios. Otros turbelarios tienen, además del plexo nervioso, de uno a cinco pares de **cordones nerviosos longitudinales** situados bajo la capa muscular. Los turbelarios más evolucionados tienden a tener un menor número de cordones. Las planarias de agua dulce tienen un par ventral (Figura 15-7B). Los nervios conectivos forman un modelo de tipo escalera de cuerda. El cerebro es una masa bilobulada de células ganglionares que surgen anteriormente desde el cordón nervioso ventral. Excepto en los acelos, que tienen un sistema difuso, las neuronas se organizan en tipos sensoriales, motores y de asociación —un importante avance en la evolución del sistema nervioso.

Órganos sensoriales. La locomoción activa en los turbelarios se ve favorecida no sólo por la cefalización del sistema nervioso, sino también por los avances en el desarrollo de los órganos de los sentidos. Los **ocelos**, manchas oculares sensibles a la luz, son comunes en los turbelarios (Figura 15-2).

Las células táctiles y quimiorreceptores son abundantes por el cuerpo, y en

las planarias forman órganos definidos en las aurículas (lóbulos con aspecto de orejas a los lados de la cabeza). Algunos también tienen estatocistos para el equilibrio y reorreceptores para apreciar la dirección de la corriente.

Reproducción y regeneración. Muchos turbelarios se reproducen tanto asexualmente (por división) como sexualmente. Asexualmente, las planarias de agua dulce se constrinen por detrás de la faringe y se separan en dos animales, cada uno de los cuales regenera las partes perdidas —un sistema rápido de incrementar la población—. Hay pruebas de que una densidad de población reducida va seguida de un incremento en la tasa de división. En algunas formas como *Stenostomum* (G. *stenos*, estrecho + *stoma*, boca) y *Microstomum* (G. *mikros*, pequeño + *stoma*, boca), en los que hay bipartición, los individuos no se separan en seguida, sino que permanecen unidos formando cadenas de zooides (Figura 15-8B y C).

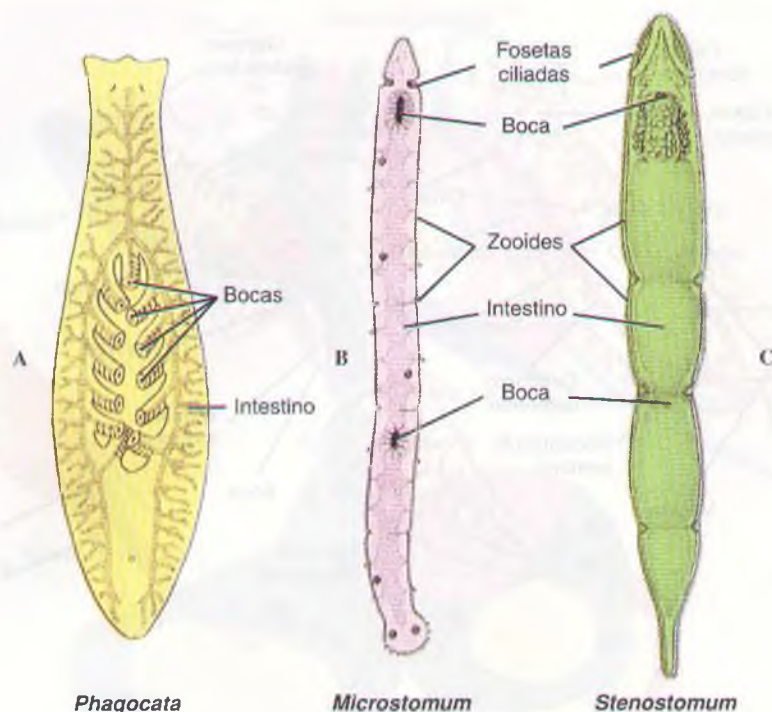
La considerable capacidad de regeneración de las planarias ha proporcionado un interesante sistema para estudios experimentales del desarrollo. Por ejemplo, una porción extraída de la mitad de la planaria puede regenerar una nueva cabeza y una nueva cola. No obstante, la porción mantiene su polaridad original: la cabeza crece en el extremo anterior y

la cola en el extremo posterior. Un extracto de la cabeza añadido a un medio de cultivo que contenga animales decapitados impedirá la regeneración de nuevas cabezas; esto sugiere que las sustancias de una región suprimirán la regeneración de la misma región en otro nivel del cuerpo. Se podrían citar muchos otros experimentos.

Los turbelarios son monoicos (hermafroditas) pero practican la fecundación cruzada. Durante la época de reproducción, cada individuo desarrolla los órganos masculinos y femeninos, que generalmente se abren en un poro genital común (Figura 15-7A). Después de la cópula, uno o más huevos fecundados y algunas células con vitelo se encierran en un pequeño capullo. Los capullos se fijan por pequeños pedúnculos a la cara inferior de piedras o plantas. Los embriones emergen como jóvenes que parecen adultos maduros. En algunas formas marinas, a partir de los huevos se desarrolla una larva ciliada de vida libre.

CLASE TREMATODOS

Los trematodos son todos duelas parásitas y, cuando adultos, se encuentran casi todos como endoparásitos de vertebrados. Tienen principalmente forma de hoja y son estructuralmente similares en muchos aspectos a los turbelarios ectocitos. La mayor diferencia se encuentra en

**Figura 15-8**

Algunos pequeños turbelarios de agua dulce. **A.** *Phagocata* tiene numerosas faringes. **B y C.** La división incompleta produce series de zooides que permanecen unidos durante algún tiempo.

la cubierta del cuerpo, o **tegumento**, que no está provisto de cilios en el adulto. Además, en común con los monogeneos y los cestodos, los cuerpos celulares están hundidos debajo de la capa externa (Figura 15-19) y capas superficiales musculares, y comunican con la capa externa (citoplasma distal) mediante prolongaciones que se extienden entre los músculos. Dado que el citoplasma distal es continuo, sin membranas celulares, el tegumento es

sincitial. Esta disposición epidérmica peculiar está relacionada probablemente con las adaptaciones al parasitismo, pero de forma poco clara todavía.

Otras adaptaciones estructurales al parasitismo son más aparentes: diversas glándulas de penetración o glándulas que producen el material del quiste; órganos de fijación como ventosas o ganchos; una capacidad reproductora incrementada. Por otra parte, los trematodos conservan varias características de los turbelarios, como un tubo digestivo bien desarrollado (pero con la boca en el extremo anterior cefálico), y sistemas reproductor, excretor y nervioso similares, así como una musculatura y un parénquima que están modificados sólo ligeramente en comparación con los turbelarios. Los órganos de los sentidos están poco desarrollados.

Las subclases de los Trematodos, los Aspidogastros y los Didimozoides, son grupos pequeños y poco conocidos, pero el de los Digeneos (*G. dis*, doble + *genos*, raza) es un grupo grande con muchas especies de importancia médica y económica.

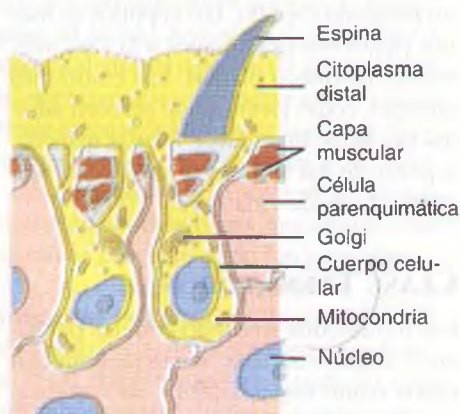
Subclase Digeneos

Con raras excepciones, los trematodos digeneos tienen un ciclo vital indirecto,

siendo el primer hospedador (**intermediario**) un molusco, y el hospedador **definitivo** (en el que ocurre la reproducción sexual, a veces denominado **último** hospedador) un vertebrado. En algunas especies interviene un segundo hospedador intermediario, incluso a veces un tercero. El grupo se ha diversificado ampliamente y sus miembros parasitan a casi toda clase de vertebrados. El grupo habita, según las especies, una gran variedad de localizaciones en su hospedador: todo el tubo digestivo, el sistema circulatorio, y los tractos respiratorio, urinario y reproductor.

Uno de los fenómenos biológicos más asombrosos del mundo es el ciclo vital de los digeneos. Aunque los ciclos de diferentes especies varían mucho en detalle, un ejemplo típico incluiría los estados adulto, huevo, miracidio, esporocisto, redia, cercaria y metacercaria (Figura 15-11). El huevo pasa generalmente del hospedador definitivo a sus heces y debe alcanzar el agua para su desarrollo posterior. En ella eclosiona dando una larva ciliada de vida libre, el **miracidio**, que penetra en los tejidos de un caracol, donde se transforma en un **esporocisto**. El esporocisto se reproduce asexualmente para producir más esporocistos o cierto número de **redias**. Las redias, sucesivamente, se reproducen asexualmente para formar más redias o para producir **cercarias**. De esta forma, un único huevo puede dar lugar a un enorme número de descendientes. La cercaria emerge del caracol y penetra en un segundo hospedador intermediario o se enquistas en la vegetación u otros objetos para convertirse en **metacercaria**, que son las duelas juveniles. El adulto procede de la metacercaria cuando este estado es comido por el hospedador definitivo.

Algunos de los más serios parásitos humanos y de animales domésticos pertenecen a los digeneos. El primer ciclo vital digenético investigado fue el de *Fasciola hepatica* (*L. fasciola*, pequeño haz, banda), que causa «putrefacción del hígado» en ovejas y otros rumiantes. El adulto de la duela vive en los canaliculos hepáticos del hígado, y los huevos pasan a las heces. Después de la eclosión, el miracidio penetra en un caracol y se transforma en esporocisto. Hay dos generaciones de redias, y la cercaria se enquista en la vegetación. Cuando las ovejas u

**Figura 15-9**

Esquema de la estructura del tegumento del trematodo *Fasciola hepatica*.

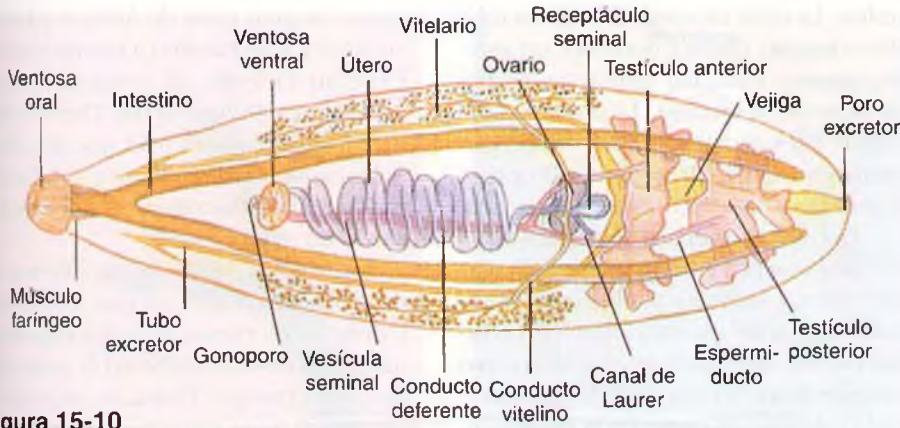


Figura 15-10
Estructura de la duela del hígado del hombre, *Clonorchis sinensis*.

otros rumiantes (a veces el hombre) comen la vegetación infestada, la meta-cercaria se desenquista y crece, dando lugar a una duela joven.

***Clonorchis sinensis*: duela del hígado del hombre**

Clonorchis (G. *clon*, rama + *orchis*, testículos) es la duela del hígado del hombre más importante, y es común en muchas regiones del Oriente, especialmente en China, sur de Asia y Japón. Con frecuencia también infesta gatos, perros y cerdos.

Estructura. Estos gusanos varían entre 10 y 20 mm de longitud (Figura 15-10). Su estructura es en casi todo la típica de muchos trematodos. Tienen una **vento-**

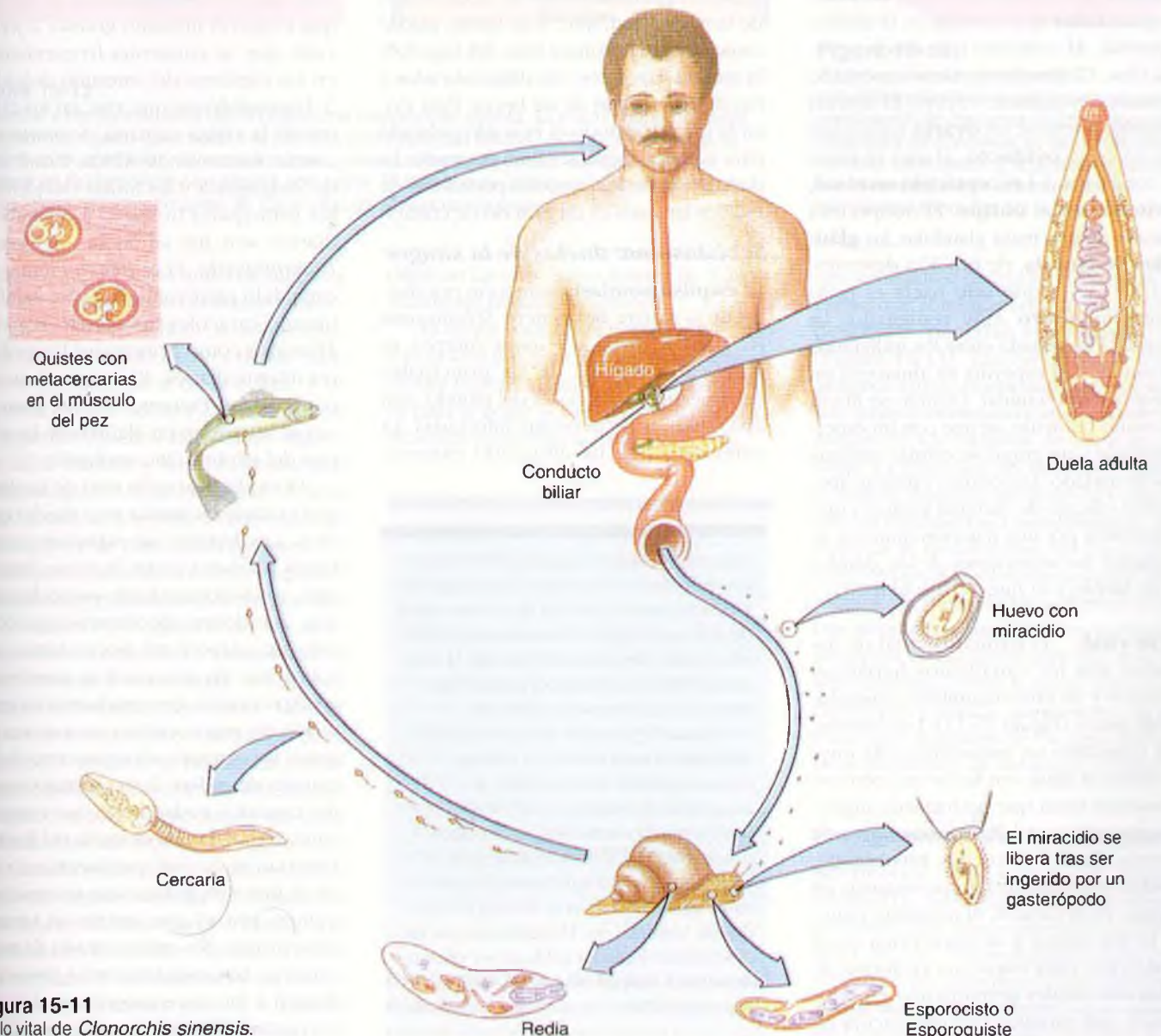


Figura 15-11
Ciclo vital de *Clonorchis sinensis*.

sa oral y una **ventosa ventral**. El **tubo digestivo** consta de faringe, un esófago muscular y dos ciegos intestinales largos sin ramificar. El **sistema excretor** consta de dos túbulos protonefridiales, con ramificaciones provistas de células flámigeras o bulbos. Los túbulos se unen para formar una vejiga mediana que abre al exterior. El **sistema nervioso**, como el de los turbelarios, está compuesto por dos ganglios cerebroideos conectados a cordones longitudinales que tienen conectivos transversales.

El **sistema reproductor** es hermafrodita y complejo. El sistema masculino está compuesto por dos **testículos** ramificados y dos **vasos eferentes** que se unen para formar un **único vaso deferente**; éste se ensancha en una **vesícula seminal**, para continuar en un **conducto eyaculador** que termina en la abertura genital. Al contrario que muchos trematodos, *Clonorchis* no tiene un órgano copulador evaginable, el cirro. El sistema femenino contiene un **ovario** ramificado con un corto **oviducto**, al que se unen los conductos del **receptáculo seminal**, el **vitelario** y el **ootipo**. El ootipo está rodeado de una masa glandular, las **glándulas de Mehlis**, de función desconocida, desde la que sale hacia el poro genital un **útero** muy replegado. La fecundación cruzada entre los individuos es común, y el esperma se almacena en el receptáculo seminal. Cuando se libera del ovario un óvulo, se une con un espermatozoide y un grupo de células vitelinas y es fecundado. Las células vitelinas liberan una cáscara de material proteico que se estabiliza por una reacción química, se le añaden las secreciones de las glándulas de Mehlis y el huevo pasa al útero.

Ciclo vital. El hábitat normal de los adultos son los canalículos hepáticos humanos y de otros mamíferos comedores de peces (Figura 15-11). Los huevos, que contienen un miracidio cada uno, se vierten al agua con las heces, pero no eclosionan hasta que no han sido ingeridos por un caracol *Parafossarulus* o de géneros afines. Los huevos, no obstante, pueden vivir durante algunas semanas en el agua. En el caracol, el miracidio penetra en los tejidos y se transforma en el esporocisto (una estructura en forma de bolsa con células germinativas embrionarias), que produce una generación de

redias. La redia es alargada, con un tubo digestivo, un sistema nervioso, un sistema excretor y muchas células germinales en fase de desarrollo. La redia pasa al hígado del caracol, donde las células germinativas continúan su desarrollo y producen cercarias con forma de renacuajo.

La cercaria escapa al agua, nada hasta que se encuentra con un pez de la familia ciprinidos, y entonces perfora en los músculos o bajo las escamas. Aquí las cercarias pierden sus colas y se enquistan como metacercarias. Si un mamífero come pescado infestado, el quiste de la metacercaria se disuelve en el intestino, y las duelas jóvenes migran por el conducto biliar, donde se transforman en adultos. Aquí las duelas pueden vivir entre 15 y 30 años.

El efecto de las duelas en el hombre depende principalmente de la extensión de la infestación, que, si es fuerte, puede causar cirrosis pronunciada del hígado y la muerte. Los casos son diagnosticados a través del examen de las heces. Para evitar la infección, todo el pescado utilizado para comer debería ser bien cocinado. La destrucción de los caracoles portadores de estados larvarios es un método de control.

Schistosoma: duelas de la sangre

La **esquistosomiasis**, infección por duelas de la sangre del género *Schistosoma* (G. *schistos*, dividido + *soma*, cuerpo), se clasifica como una de las principales enfermedades infecciosas del mundo, con 200 millones de personas infectadas. La enfermedad se ha difundido extensa-

mente en gran parte de África y parte de Sudamérica, el Pacífico, Oriente Medio y Extremo Oriente. El antiguo nombre genérico es *Bilharzia* (de Theodor Bilharz, parasitólogo alemán que descubrió *Schistosoma haematobium*) y la infección fue llamada bilharziasis, un nombre aún usado en muchos sitios.

Las duelas de la sangre difieren de muchas otras duelas en que son dioicas y tienen dos ramas del tubo digestivo, unidas en un único tubo en la parte posterior del cuerpo. El macho es ancho y macizo, y tiene un surco ventral largo posterior a la ventosa ventral, el **canal ginecóforo**. Éste rodea a la hembra, larga y delgada (Figura 15-12).

Tres especies son responsables de la esquistosomiasis en el hombre: *S. mansoni*, que vive primariamente en los vasos que irrigan el intestino grueso; *S. japonicum*, que se encuentra frecuentemente en los capilares del intestino delgado, y *S. haematobium*, que vive en los capilares de la vejiga urinaria. *S. mansoni* es común en zonas de África, Brasil, norte de Sudamérica y las Indias Occidentales; los principales hospedadores intermediarios son los caracoles del género *Biomphalaria*. El *S. haematobium* está extendido predominantemente en África, usando caracoles del género *Bulinus* y *Physopsis* como principales hospedadores intermediarios. El *S. japonicum* está confinada al Extremo Oriente y sus larvas se hospedan en algunas de las especies del género *Oncomelania*.

El modelo de ciclo vital de las duelas de la sangre es similar en todas las especies. Los huevos se expulsan con las heces humanas y con la orina; llegan al agua y eclosionan dando miracidios ciliados, que deben encontrar al tipo requerido de caracol en pocas horas para sobrevivir. En el caracol se transforman en esporocistos, que producen otra generación de esporocistos que a su vez originan las cercarias directamente, sin formación de redias. Las cercarias escapan del caracol y nadan hasta que entran en contacto con la piel desnuda del hombre. Penetran en la piel, perdiendo sus colas en el proceso, y alcanzan un vaso sanguíneo por el que entran al torrente circulatorio. No existe estado de metacercaria. Los esquistosomas jóvenes se dirigen a los vasos sanguíneos del sistema porta hepático y pasan un período de

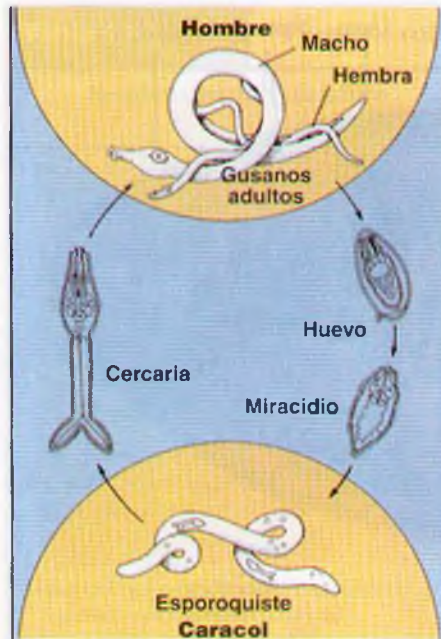
Desgraciadamente, algunos proyectos que intentan elevar el nivel de vida en algunos países tropicales, como el de la Gran Presa de Aswan en Egipto, han incrementado el predominio de la esquistosomiasis al crear más hábitat para el caracol hospedador intermediario. Antes de que fuera construida la presa, las 500 millas del río Nilo entre Aswan y El Cairo estaban sujetas a inundaciones anuales; la alternancia de inundaciones y sequías mataba muchos caracoles. Cuatro años después de que se terminara la presa, el predominio de la esquistosomiasis se había incrementado siete veces a lo largo de este tramo de río. El predominio en los pescadores alrededor del lago por encima de la presa aumentó desde un nivel muy bajo a un 76%.



A

Figura 15-12

A. Macho y hembra adultos de *Schistosoma mansoni* en cópula. El macho tiene un canal ginecóforo alargado que rodea a la hembra (individuo con tinción oscura). En general, el hombre es hospedador del parásito adulto, principalmente en África, aunque también aparece en Sudamérica y en alguna otra parte. El hombre se infesta cuando se baña en aguas infestadas de cercarias. B. Ciclo vital de *Schistosoma mansoni*.



B


Figura 15-13

Abdomen humano mostrando esquistosomiasis de la piel provocada por la penetración de cercarias de esquistosomas, incapaces de completar su desarrollo en el hombre. La erupción y la picazón se produce por la sensibilización a las sustancias alergénicas liberadas por la cercaria.

desarrollo en el hígado antes de migrar a los sitios característicos. Conforme la hembra adulta libera los huevos, son empujados de algún modo a través de los capilares y del intestino o de la vejiga, y se expulsan con las heces y la orina, según las especies. Muchos huevos no siguen este difícil camino, y son arrastrados por el flujo sanguíneo desde el hígado a otras áreas, donde se convierten en centros de inflamación y de reacciones tisulares.

Los principales efectos de la esquistosomiasis son producidos por los huevos. En *S. mansoni* y *S. japonicum*, los huevos producen ulceración y abscesos en la pared intestinal y hemorragia con diarrea y dolor abdominal. De forma similar, *S. haematobium* produce ulceración de la pared de la vejiga, con hematuria y micciones dolorosas. Los huevos, arrastrados al hígado o a otros sitios, causan síntomas asociados con los órganos donde se alojan. Cuando están retenidos en el lecho capilar del hígado, impiden la circulación y causan cirrosis, una reacción fibrilar que interfiere con la función hepática. De las tres especies, *S. haematobium* es considerada como la menos grave y *S. japonicum* como la más grave. El pronóstico es

difícil en las infecciones fuertes de *S. japonicum* sin tratamiento precoz.

El mejor control se efectúa educando a la población para eliminar sus deposiciones higiénicamente, un problema difícil para la gente pobre que habita en condiciones primitivas o insalubres.

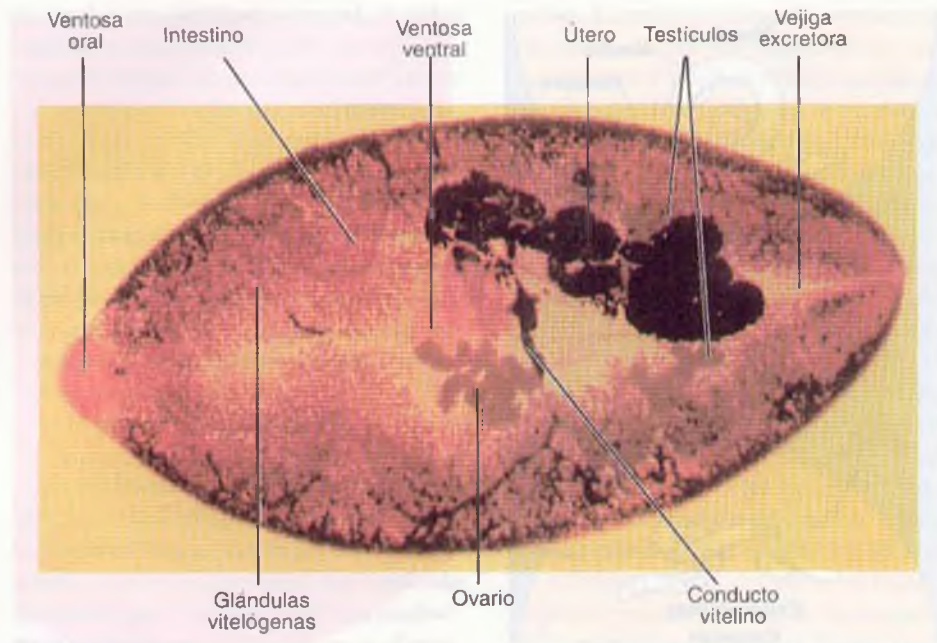
Si bien el mejor control de la esquistosomiasis es el tratamiento adecuado de los desechos corporales, otras estrategias se han propuesto con éxito diferente: la quimioterapia, el control del vector y la vacuna. El desarrollo de una vacuna es objeto de muchas investigaciones, pero todavía no se dispone de una vacuna eficaz. El control de los vectores por gestión ambiental y por medios biológicos parece prometer. El control biológico incluye la introducción de especies de caracoles, cangrejos y peces que se comen a los caracoles vectores.

Esquistosomiasis de la piel (sarna del nadador). Se conocen varias especies de esquistosomas de varios géneros que cau-

san sarpullido o dermatitis cuando sus cercarias, que son incapaces de continuar su desarrollo, penetran en el hospedador (Figura 15-13). Las cercarias de varios géneros cuyos hospedadores normales son pájaros norteamericanos causan dermatitis en los bañistas de los lagos del norte. La gravedad del sarpullido aumenta con un número creciente de contactos con los organismos o sensibilización. Después de la penetración, las cercarias se fijan y mueren por los mecanismos inmunitarios del hospedador, y liberan sustancias alergénicas que producen la sarna. La situación es más una molestia que una seria amenaza contra la salud, pero podría representar pérdidas económicas a las personas que dependen de los negocios turísticos alrededor de los lagos infestados.

Paragonimus: duelas del pulmón

Se conocen varias especies de *Paragonimus* (*G. para*, cerca de + *gonimus*, generar), una duela que vive en el pulmón de sus hospedadores, una gran variedad de mamíferos. *Paragonimus westermanti* (Figura 15-14) que aparece en Oriente, sudoeste del Pacífico y algu-

**Figura 15-14**

La duela del pulmón *Paragonimus westermani*. Los adultos alcanzan más de 2 cm de longitud. Los huevos que se descargan en el esputo o las heces eclosionan dando miracidios de vida libre que penetran en caracoles. Las cercarias entran desde los caracoles a cangrejos de agua dulce y se enquistan en los tejidos blandos. El hombre se infesta comiendo cangrejos mal cocinados o bebiendo agua que contenga larvas liberadas de los cangrejos muertos.

nas partes de Sudamérica, parasita un cierto número de carnívoros silvestres, hombres, cerdos, y roedores. Sus huevos son expulsados en el esputo, tragados y eliminados con las heces. La metacercaria se encuentra en cangrejos dulciacuícolas, y la infección se adquiere al ingerir cangrejos no cocinados. La infección produce síntomas respiratorios, con dificultades respiratorias y tos crónica. Los casos mortales son corrientes. Una especie relativamente cercana, *P. kellicotti*, se encuentra en el visón y en animales similares de Norteamérica, pero sólo se ha registrado un caso en el hombre. Su metacercaria está en cangrejos de río.

Otros Trematodos

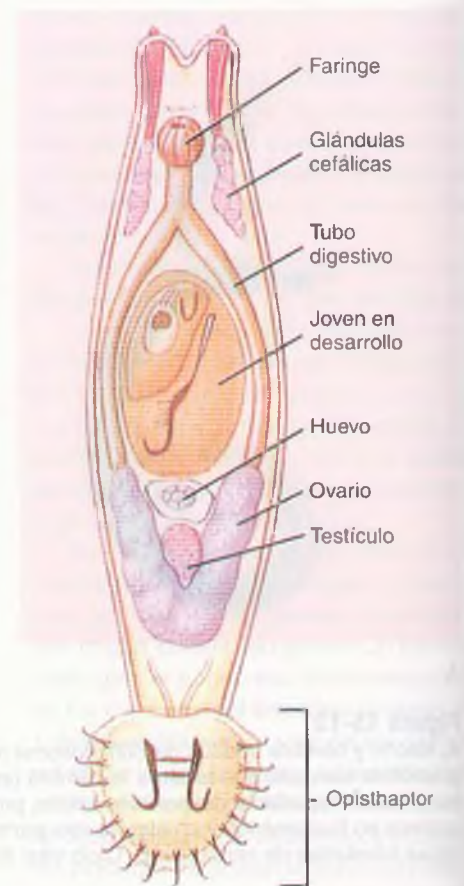
Fasciolopsis buski (L. *fasciola*, pequeño haz + *opsis*, apariencia) (duela intestinal humana) parasita al hombre y al cerdo en la India y en China. Los estados larvarios aparecen en varias especies de caracoles planorbidos, y la cercaria se enquista en las castañas de agua, una vegetación acuática comida cruda por hombres y cerdos.

Leucochloridium se caracteriza por sus notables esporocistos. Los caracoles

(*Succinea*) ingieren vegetación infestada con huevos procedentes de excrementos de pájaros. Los esporocistos se agrandan y se ramifican, y la cercaria se enquista dentro del esporocisto, el cual se introduce en la cabeza y en los tentáculos del caracol, que se vuelven claramente rayados con bandas naranjas y verdes, y laten a intervalos frecuentes. Los pájaros son atraídos por los tentáculos agrandados, y así se completa el ciclo vital.

CLASE MONOGENEOS

Las duelas monogenéticas se han considerado por tradición como un orden de los trematodos, pero presentan suficientes diferencias como para merecer una clase separada. El análisis cladista las sitúa próximas a los cestodos. Son todas parásitas, principalmente de las branquias y superficies externas de los peces. Unas pocas se encuentran en las vejigas urinarias de ranas y tortugas, y se ha citado una en el ojo de un hipopótamo. Aunque están muy extendidas y son comunes, parece que los monogeneos causan poco daño a sus hospedadores en condiciones naturales. No obstante, como otros numerosos organismos pató-

**Figura 15-15**

Vista ventral de una duela monogenética, *Gyrodactylus cylindriciformis*.

genos de peces, se convierten en una seria amenaza cuando sus hospedadores están amontonados, como en una piscifactoría.

Los ciclos vitales de los monogeneos son directos, con un único hospedador. Los huevos eclosionan en una larva ciliada, el **oncomiracidio**, que se fija al hospedador o nada alrededor un rato antes de fijarse. El oncomiracidio lleva unos ganchos en su parte posterior que en muchas especies se transforman en un gran órgano fijador posterior (**opisthaptor**) del adulto. Dado que el monogeneo debe adherirse al hospedador y resistir la fuerza del agua que fluye sobre las agallas o piel, la radiación adaptativa ha producido un extenso atavio de opisthaptores en diferentes especies. Los opisthaptores pueden llevar ganchos grandes y pequeños, ventosas y grapas, que con frecuencia se combinan entre sí.

Los géneros comunes son *Gyrodactylus* (L. *gyro*, círculo + *G. daktylos*, dedo) (Figura 15-15) y *Dactylogyrus*

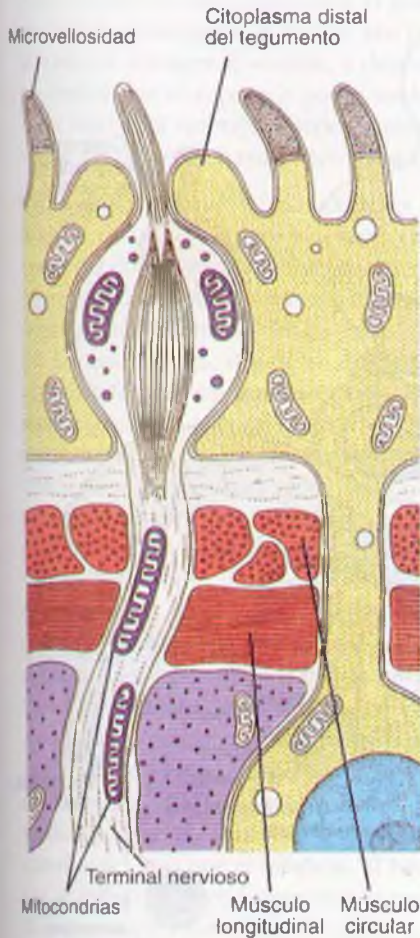


Figura 15-16
Esquema de una sección longitudinal a través de una terminación sensorial del tegumento de *Echinococcus granulosus*.

(*G. daktylos*, dedo + *L. gyro*, círculo), ambos de importancia económica para los criadores de peces, y *Polystoma* (*G. polys*, muchos + *stoma*, boca), que se encuentra en la vejiga urinaria de ranas.

CLASE CESTODOS

Los cestodos, o tenias, difieren en muchos aspectos de las clases precedentes. Generalmente, tienen cuerpos largos y planos en los que hay una serie lineal de juegos de órganos reproductores. Cada juego se denomina **proglótide** y está limitado, por lo general, en sus extremos anterior y posterior por zonas de musculatura débil, marcadas externamente por surcos. Hay ausencia completa de tubo digestivo. Como en monogéneos y trematodos, no hay cilios móviles externos en el adulto, y el tegumento tiene un citoplasma distal con cuerpos celulares hundidos debajo de la capa muscular

Tabla 15-1 Cestodos comunes del hombre	
Nombre común y científico	Medio de infección; incidencia en el hombre
Cestodo de la vaca (<i>Taeniarhynchus saginatus</i>) Cestodo del cerdo (<i>Taenia solium</i>)	Comiendo carne de vaca poco cocinada, la más común de todas las tenias del hombre. Comiendo cerdo poco cocido; menos común que <i>T. saginatus</i> .
Tenia de los peces (<i>Diphyllibothrium latum</i>)	Comiendo pescado crudo o mal cocinado; común en la región de los Grandes Lagos, en Estados Unidos, y en otras áreas del mundo donde se come pescado crudo.
Tenia del perro (<i>Dipylidium caninum</i>)	Por hábitos no higiénicos de los niños (los jóvenes en pulgas o piojos); frecuencia moderada.
Cestodo enano (<i>Vampirolepis nana</i>) Tenia del quiste hidatídico unilocular (<i>Echinococcus granulosus</i>)	Jóvenes en el escarabajo de la harina; común. Quistes de los jóvenes en el hombre; infestación por contacto con perros; común en cualquier sitio donde el hombre está en estrecha relación con perros y rumiantes.
Tenia del quiste hidatídico multilocular (<i>Echinococcus multilocularis</i>)	Quistes de jóvenes en el hombre; menos común que el hidátide unilocular.

superficial (Figura 15-16). En contraste con los monogéneos y los trematodos, no obstante, toda su superficie está cubierta con pequeños salientes semejantes a las microvellosidades del intestino delgado de los vertebrados (p. 47). Las microvellosidades aumentan mucho la superficie del tegumento y son una adaptación vital del cestodo, ya que deben absorber todos los nutrientes a través del tegumento.

Casi todos los cestodos son monoicos. Tienen músculos bien desarrollados, y sus sistemas excretor y nervioso son en cierto modo similares a los de los otros platelmintos. No hay órganos especiales, pero tienen terminaciones sensoriales en el tegumento que son cilios modificados (Figura 15-16). Una de sus estructuras más especializadas es el **escólex**, que es el órgano de fijación. En general está provisto de ventosas u órganos parecidos y, frecuentemente, con ganchos o tentáculos espinosos (Figura 15-17).

Con raras excepciones, los cestodos requieren al menos dos hospedadores, y el adulto es un parásito del tubo digestivo de vertebrados. Con frecuencia uno de los hospedadores intermediarios es un invertebrado.

La subclase Eucestodos comprende la gran mayoría de especies en la clase. Con la excepción de dos pequeños órdenes, los miembros de esta subclase tienen el cuerpo dividido en una serie de proglótides, y por eso se denominan **polizoicos**.

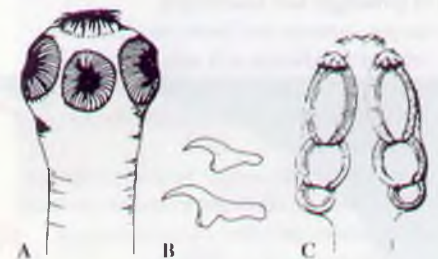


Figura 15-17
Escólex de dos tenias. A, Escólex de *Taenia solium* (tenia del cerdo) con ganchos apicales y ventosas. (El escólex de *Taeniarhynchus saginatus* es similar, pero sin ganchos). B, Ganchos de *T. solium*. C, Escólex de *Acanthobothrium coronatum*, una tenia de tiburones. Esta especie tiene unas ventosas con forma de hoja dividida en cámaras con ventosas y ganchos apicales.

Todas sus formas larvianas tienen seis ganchos. La parte principal del cuerpo, la cadena de proglótides, se denomina **estróbilo**. Típicamente hay una **zona germinal**, justo por detrás del escólex, donde se forman nuevos proglótides. Conforme se diferencian nuevos proglótides en la parte anterior, cada proglótide individual se desplaza posteriormente en el estróbilo, y sus gónadas maduran. El proglótide es fecundado generalmente por otro proglótide del mismo o diferente estróbilo. El embrión, que tiene cáscara, se forma en el útero del proglótide, y es expulsado a través del poro uterino, o bien el proglótide completo se separa del animal cuando alcanza el extremo posterior.

Algunos zoólogos han sostenido que la formación de los proglótides de los cestodos representa la «verdadera» segmentación (metamería), pero nosotros no apoyamos este punto de vista. La segmentación de los cestodos se considera mejor como una réplica de los órganos sexuales que incrementa la capacidad reproductora, y no está relacionada con la metamería encontrada en anélidos, artrópodos y cordados (pp. 197 y 370).

Los parasitólogos conocen más de 1000 especies de cestodos. Casi todas las especies de vertebrados son infestadas por ellos. Normalmente, los cestodos adultos causan poco perjuicio a sus hospedadores. Los cestodos más comunes encontrados en el hombre se citan en la tabla 15-1.

Un prodigio sin intestinos

Aunque carecen del fuerte esqueleto con el que asociamos a la mayoría de los grandes organismos, las tenias son muy largas, llegando a medir lo que su huésped.

Monótonas secciones de su cuerpo en una hilera productora de masas; tienen conexiones nerviosas y excretoras, y los medios para combinarse sexualmente y para mimar a una incontable descendencia.

Pero no tienen tubo digestivo para hacer su propia digestión o vivir en libertad ni para saborear una comida de principio a fin.

Copyright © 1975 by John M. Burns.
Reimpreso con autorización del autor, de *BioGraffiti: A Natural Selection*, de John M. Burns. Publicado en rústica por W. W. Norton & Company, Inc., 1981.

Taeniarhynchus saginatus: Tenia de la vaca

Estructura. *Taeniarhynchus saginatus* (G. *tainia*, banda, cinta + *rhynchos*, rostro, hocico) es conocida como la tenia de la vaca, pero vive como adulto en el tubo digestivo del hombre. La forma juvenil se encuentra principalmente en el tejido intermuscular del ganado. El adulto maduro puede sobrepasar la longitud de 10 m. Su escólex tiene cuatro ventosas para fijarse a la pared intestinal, pero no ganchos. El escólex está conectado por un cuello corto con el estróbilo, que

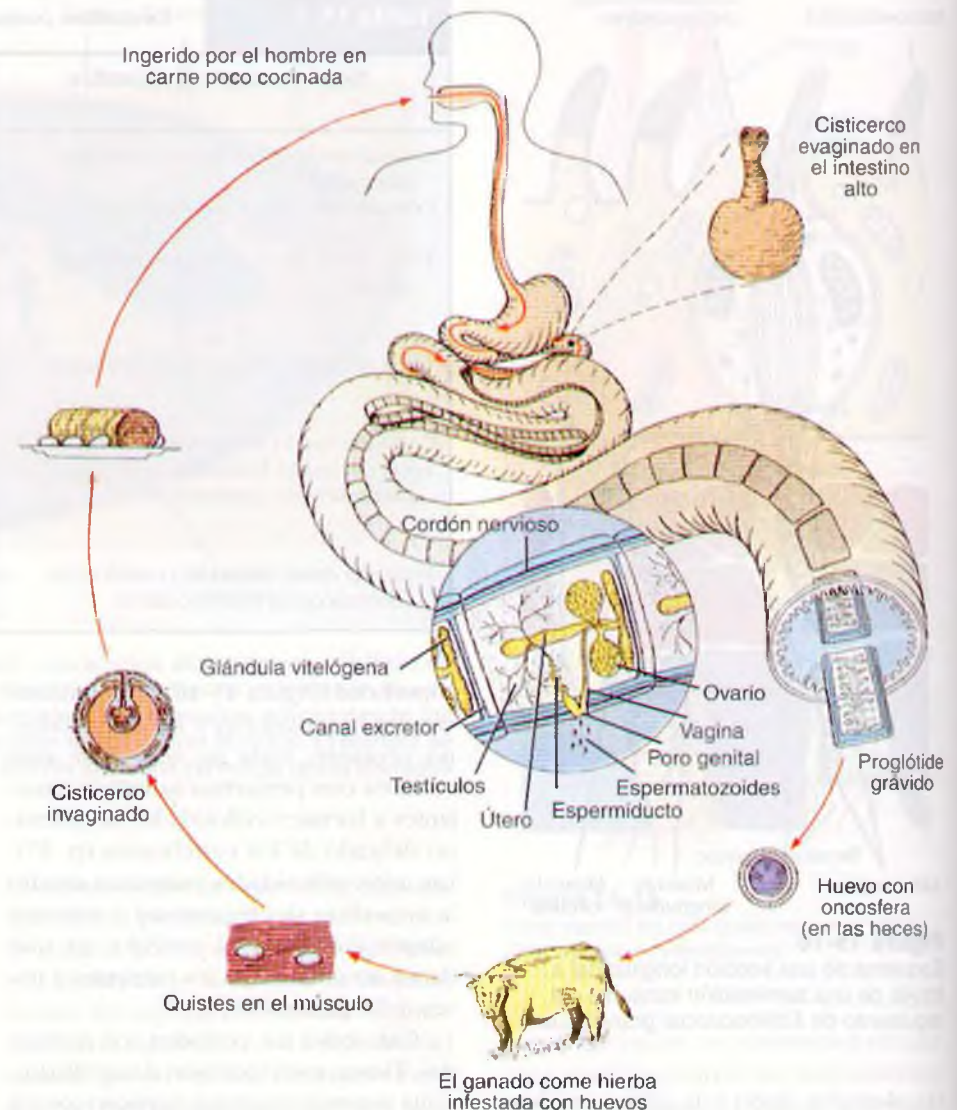


Figura 15-18

Ciclo vital de la tenia de la vaca, *Taeniarhynchus*. Los proglótides maduros se desprenden en el intestino humano, abandonando el cuerpo con las heces, se arrastran fuera de éstas a la hierba, y son ingeridos por el ganado. Los huevos eclosionan en el intestino de la vaca, liberando oncosferas, que penetran en los músculos y se enquistan desarrollando una vesícula. El hombre come carne de vaca infestada poco cocinada, y los cisticercos se liberan en el intestino, donde se fija a sus paredes, forman un estróbilo y maduran.

puede estar compuesto de un máximo de 2000 proglótides. Los proglótides grávidos terminales llevan larvas infestantes provistas de cáscara (Figura 15-18) y se separan y expulsan con las heces.

Los cestodos muestran cierta unidad en su organización, como los **conductos excretores** del escólex, que están conectados también a los de los proglótides, dos a cada lado, y los dos **cordones nerviosos** longitudinales que forman un **anillo nervioso** en el escólex, para continuar después por el interior de los proglótides (Figura 15-19). Las células fla-

mígeras está fijadas a los conductos excretores. Cada proglótide maduro contiene también músculos y parénquima, así como un juego completo de órganos masculinos y femeninos similares a los de los trematodos.

No obstante, en el orden a que pertenece esta especie, el vitelario es una **glándula vitelógena** única y compacta localizada justo por detrás de los ovarios. Cuando los proglótides maduros se desprenden y son expulsados con las heces, generalmente se arrastran fuera de la masa fecal hacia la vegetación cercana.

Aquí pueden ser recogidos por el ganado que se alimenta de la hierba. Los proglótidos se rompen al secarse, y después los embriones se esparcen por el suelo y en la hierba. El embrión puede continuar viable en la hierba hasta cinco meses.

Ciclo vital. Cuando el ganado traga los huevos, éstos eclosionan y la larva (**oncosfera**) utiliza sus ganchos para perforar la pared intestinal y pasar a los vasos sanguíneos o linfáticos; finalmente alcanzar la musculatura, donde se enquistan y se transforman en **gusanos vesiculosos** (individuos jóvenes denominados **cisticercos**). Aquí los jóvenes desarrollan un escólex invaginado, pero permanecen quiescentes. Cuando un hospedador apropiado ingiere la carne infestada, la pared del quiste se disuelve, el escólex se evagina y se fija a la mucosa intestinal, empezando a desarrollarse nuevos proglótidos. Para que se forme un animal adulto se necesitan 2 ó 3 semanas. Cuando una persona se infesta con uno de estos cestodos, expulsará diariamente numerosos proglótidos maduros, que a veces se arrastran al exterior del ano por sí mismos. El hombre se infesta comiendo carnes a la parrilla poco cocinadas. Considerando que un 1% del ganado americano está infestado, que el 20% de todo el ganado sacrificado no es inspeccionado oficialmente, y que hasta en la carne inspeccionada, una cuarta parte de las infestaciones pasan inadvertidas, no es sorprendente que la infestación por tenias sea común. Pero puede evitarse cuando la carne se cuece o asa convenientemente.

Otros cestodos

Taenia solium: tenia del cerdo. El adulto de *Taenia solium* (G. *tainia*, banda, cinta) vive en el intestino delgado del hombre, mientras que los jóvenes viven en la musculatura del cerdo. El escólex tiene ventosas y ganchos dispuestos en su extremo (Figura 15-17), el **rostelo**. El ciclo vital de este cestodo es similar al de la tenia de la vaca, excepto en que el hombre se infesta comiendo cerdo mal cocinado.

La tenia del cerdo se considera más peligrosa que *T. saginatus*, ya que tanto el cisticerco como el adulto pueden desarrollarse en el hombre. Si los huevos o los

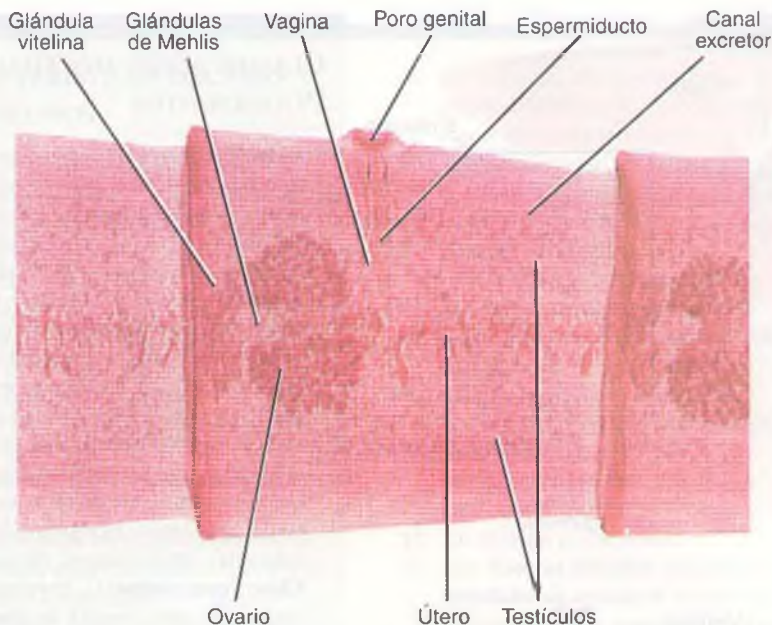


Figura 15-19

Microfotografía de un proglótido maduro de *Taenia pisiformis*, tenia del perro. También se muestran porciones de otros dos proglótidos.



Figura 15-20

Sección transversal del cerebro de una persona que murió por cisticercosis cerebral, una infección producida por los cisticercos de *Taenia solium*.

proglótidos son ingeridos accidentalmente por el hombre, los embriones liberados migran a algún órgano y forman cisticercos (Figura 15-20). Esta situación se denomina **cisticercosis**. Los sitios comunes son los ojos o el cerebro, y la infección en tales lugares produce ceguera, serios síntomas neurológicos o la muerte.

Diphyllobothrium latum: tenia de los peces. El adulto de *Diphyllobothrium latum* (G. *dis*, doble + *phylum*, hoja + *bothrion*, agujero, zanja) se encuentra en el intestino del hombre, perros, gatos y otros mamíferos; los estados inmaduros aparecen en crustáceos y peces. Es el mayor de los cestodos que infestan al

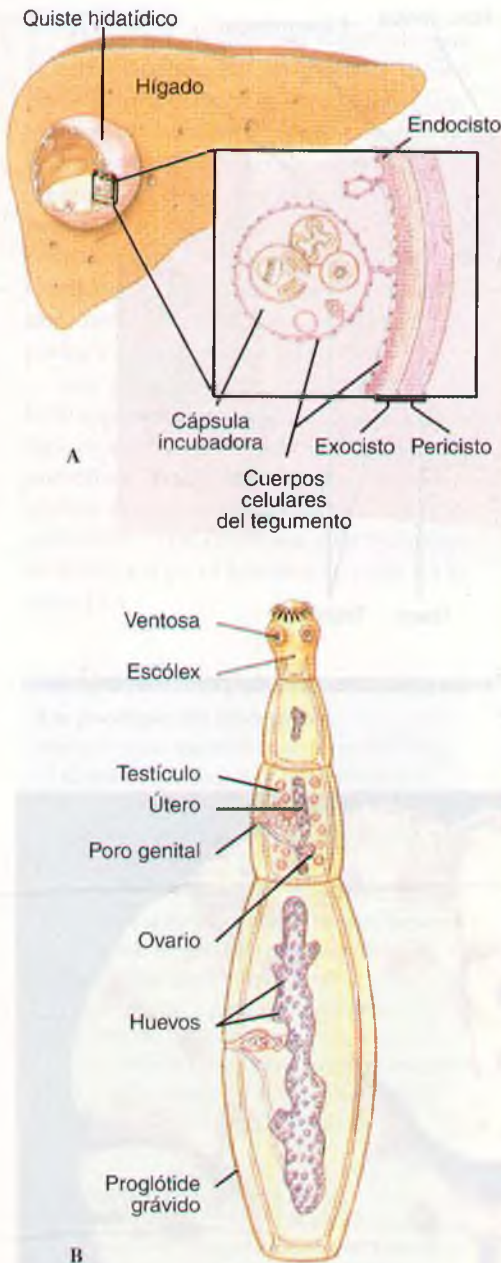


Figura 15-21

Echinococcus granulosus, tenia del perro, que puede ser peligrosa para el hombre. **A**, Quiste hidatídico completo encontrado en el ganado bovino, ovejas, cerdos, y, a veces, en el hombre; produce la enfermedad hidatídica o hidratidosis. El hombre adquiere la enfermedad por falta de higiene en su relación con perros. Cuando los huevos son ingeridos, las larvas liberadas se enquistan, por lo general, en el hígado, los pulmones y otros órganos. Las cápsulas que contienen escólices se forman en la capa interna de cada quiste. El quiste crece desarrollando otros quistes con cápsulas. Pueden crecer durante años, hasta alcanzar el tamaño de una pelota de baloncesto, haciendo necesaria la cirugía. **B**, El adulto vive en el intestino del perro o de otro carnívoro.

CLASIFICACIÓN DEL FILO PLATELMINTOS

Clase Turbellarios (L. *turbellae* [pl.], movimiento, + *aria*, como o relacionado con): los **turbelarios**. En general, formas de vida libre con cuerpos aplanados blandos; cubiertos de epidermis ciliada que contiene células secretoras y corpúsculos con forma de varilla (rabditos); boca generalmente en la superficie ventral, a veces cerca del centro del cuerpo; sin cavidad del cuerpo excepto lagunas intercelulares en el parénquima; la mayoría hermafroditas, pero algunos tienen división asexual. Un taxón parafilético. Ejemplos: *Dugesia* (planaria), *Microstomum*, *Planocera*.

Clase Trematodos (G. *trematodes*, con agujeros + *eidos*, forma): las **duelas digenéticas**. Cuerpo cubierto por un tegumento sincitial sin cilios; con forma de hoja o cilíndrico; generalmente sin ganchos, con ventosas oral y ventral; tubo digestivo en general con dos ramas; la mayoría monoicos; desarrollo indirecto, con el primer hospedador un molusco, el último hospedador en general es un vertebrado; parásitos en todas las clases de vertebrados. Ejemplos: *Fasciola*, *Clonorchis*, *Schistosoma*.

Clase Monogeneos (G. *mono*, uno, + *gene*, origen, nacimiento): las **duelas monogenéticas**. Cuerpo de los adultos cubierto de un tegumento sincitial sin cilios; en general, en forma de hoja o cilíndrico; órgano posterior de fijación con ganchos, ventosas o grapas, generalmente en combinación; monoicos, desarrollo directo; con un único hospedador y normalmente con larva ciliada de vida libre; todos parásitos; la mayoría en la piel o en las branquias de peces. Ejemplos: *Dactylogyrus*, *Polystoma*, *Gyrodactylus*.

Clase Cestodos (G. *kestos*, cinturón + *eidos*, forma): las **tenias**. Cuerpo cubierto por un tegumento sincitial no ciliado; forma general del cuerpo como una cinta; escólex con ventosas o ganchos, a veces ambos, para la fijación; cuerpo generalmente dividido en series de proglótides; sin órganos adhesivos; en general monoicos; larvas con ganchos; parásitos del tubo digestivo de todos los vertebrados; desarrollo indirecto con dos o más hospedadores; el primer hospedador puede ser vertebrado o invertebrado. Ejemplos: *Diphyllobothrium*, *Hymenolepis*, *Taenia*.

hombre y alcanza más de 20 metros de longitud. Las infestaciones de la tenia de los peces se producen en todo el mundo, entre las personas que comen pescado crudo; en los Estados Unidos las infestaciones son más comunes en la zona de los Grandes Lagos. En Finlandia puede causar una anemia grave, lo que al parecer no ocurre en otras regiones.

***Echinococcus granulosus*: tenia del quiste hidatídico unilocular.** El adulto de *Echinococcus granulosus* (G. *echi*, erizo + *kokkos*, pepita) (Figura 15-21B) se encuentra en perros y otros cánidos; los jóvenes se encuentran en más de 40 especies de mamíferos, incluyendo el hombre, monos, ovejas, renos y bovinos. De esta forma, el hombre sirve de hospedador intermediario en el caso de esta tenia. El estado juvenil es un tipo especial de cisticerco denominado **quiste hidatídico** (G. *hydatis*, vesícula acuosa). Éste crece lentamente pero puede hacerlo durante mucho tiempo—hasta 20

años—y alcanzar el tamaño de una pelota de baloncesto en un lugar no restringido como el hígado. Si el hidátide crece en un lugar crítico como el corazón o el sistema nervioso central, se pueden sentir síntomas graves en poco tiempo. El quiste principal mantiene una cámara simple o unilocular, pero en su interior brotan nuevos quistes, que contienen cada uno miles de escólices, cada uno de los cuales producirá un individuo cuando sea comido por un cánido. El único tratamiento es la extracción quirúrgica del hidátide.

FILO NEMERTINOS (RINCOCELOS)

Los nemertinos (G. *Nemertes*, una de las nereidas, infalible) se llaman con frecuencia «gusanos cinta». Su nombre hace referencia a la precisión de la probóscide, un tubo muscular largo, que puede extenderse velozmente para agarrar la presa. Primeramente el filo se

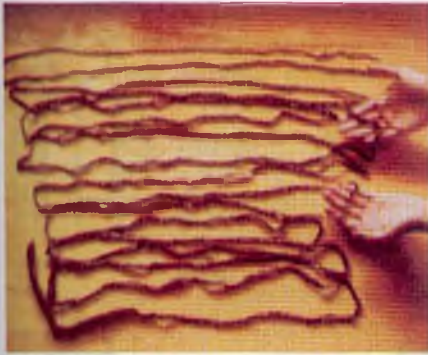


Figura 15-22

Baseodiscus es un género de nemertinos que generalmente miden varios metros de longitud. Este *B. mexicanus* de las islas Galápagos tiene cerca de 10 m de longitud.



Figura 15-23

La larva pilidio, típica de muchos nemertinos, es ciliada, de vida libre nadadora y tiene lóbulos laterales.

denominó Rincocelos (*G. rhynchos*, pico + *koilos*, hueco), lo que también se refiere a la probóscide. Tienen forma de cinta o de hilo; casi todos son marinos. Algunos viven en tubos gelatinosos que secretan. Hay unas 650 especies en el grupo.

En general los nemertinos miden menos de 20 cm de longitud, aunque unos pocos alcanzan varios metros. *Lineus longissimus* (*G. linea*, filamento) se dice que alcanza 30 m. Sus colores son frecuentemente brillantes, aunque muchos son mates o pálidos. En el raro género *Gorgonorhynchus* (*G. Gorgo*, nombre de un monstruo hembra de aspecto horrible + *rhynchus*, pico, hocico) la probóscide está dividida en muchas probóscides, que aparecen como una masa de estructuras en forma de gusano cuando están evertidas.

Con pocas excepciones, el plan general del cuerpo de los nemertinos es simi-

CARACTERÍSTICAS DEL FILO NEMERTINOS

1. Simetría bilateral; cuerpo muy contráctil, cilíndrico anteriormente y aplanado posteriormente.
2. Tres capas germinales.
3. Epidermis con cilios y células glandulares; con rabditos en algunos.
4. Cavidades del cuerpo con parénquima, que es en parte gelatinoso.
5. **Probóscide eversible**, alojada en una cavidad (rincocelo) por encima del tubo digestivo.
6. **Sistema digestivo completo** (boca a ano).
7. Musculatura en la pared del cuerpo con una capa externa circular y otra interna longitudinal con fibras diagonales entre las dos; a veces con una capa circular por debajo de la capa longitudinal.
8. Sistema circulatorio con dos o tres vasos longitudinales.

9. Acelomados, aunque el rincocelo puede considerarse técnicamente como un verdadero celoma.
10. Sistema nervioso en general con un cerebro de cuatro lóbulos conectados a cordones nerviosos longitudinales pares o, en algunos, a cordones mediodorsales y medioventrales.
11. Sistema excretor de dos canales enrollados, ramificados y con **células flamígeras**.
12. Sexos separados con gónadas simples; reproducción asexual por fragmentación; unos pocos hermafroditas; **larva pilidio** en algunos.
13. Sin sistema respiratorio.
14. Con **fosetas ciliadas** sensoriales o **hendiduras cefálicas** a cada lado de la cabeza, que comunican el exterior con el cerebro; órganos táctiles y ocelos (en algunos).
15. En contraste con los platelmintos, hay pocos nemertinos parásitos.

lar al de los turbelarios. Como en éstos, la epidermis es ciliada y tiene muchas células glandulares. Otra semejanza reseñable es la presencia de células en llama en el sistema excretor. En muchos nemertinos se han encontrado rabditos, incluyendo *Lineus*. No obstante los nemertinos difieren de los turbelarios en su sistema reproductor. Son principalmente dioicos. En las formas marinas hay una **larva pilidio** ciliada (*G. pilidium*, un pequeño gorro de fieltro) (Figura 15-23). Esta pequeña larva, con forma de casco, tiene una boca ventral, pero carece de ano—característica de platelminto—, como también lo son la presencia de simetría bilateral, de mesodermo y la ausencia de celoma. Por todo eso, según toda evidencia, parece que los nemertinos provienen de una forma ancestral relacionada estrechamente con los platelmintos.

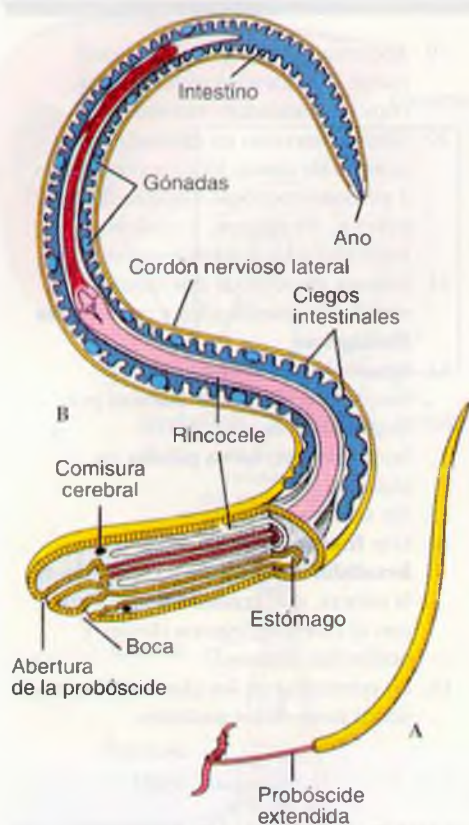
Los nemertinos presentan algunos caracteres derivados, ausentes en los turbelarios. Uno de ellos es la **probóscide eversible** y su vaina, que no tienen equivalente entre los platelmintos. Otra diferencia es la presencia de **ano** en el adulto, con lo que tienen un **tubo digestivo completo**. Un sistema digestivo con ano es más eficaz porque no es necesaria, la expulsión de los materiales de desecho

a través de la boca. Los nemertinos son también los animales más simples que tienen **aparato circulatorio**.

Unos cuantos nemertinos se encuentran en suelos húmedos y en agua dulce, pero, con mucho, la mayor parte de ellos son marinos. En la bajamar se encuentran con frecuencia enrollados bajo piedras. Parece probable que sean activos en la pleamar y permanezcan quietos en la bajamar. Algunos nemertinos como *Cerebratulus* (*L. cerebrum*, cerebro + *ulus*, sufijo dim.) viven con frecuencia en conchas vacías de moluscos. Las especies pequeñas viven entre algas o pueden encontrarse nadando cerca de la superficie del agua. Los nemertinos se recogen con frecuencia con dragados a profundidades de 5 a 8 m o mayores. Unos pocos son comensales o parásitos. *Prostoma rubrum* (*G. pro*, antes, delante de + *stoma*, boca), que tiene 20 mm de longitud o menos, es una especie dulciacuícola bien conocida.

FORMA Y FUNCIÓN

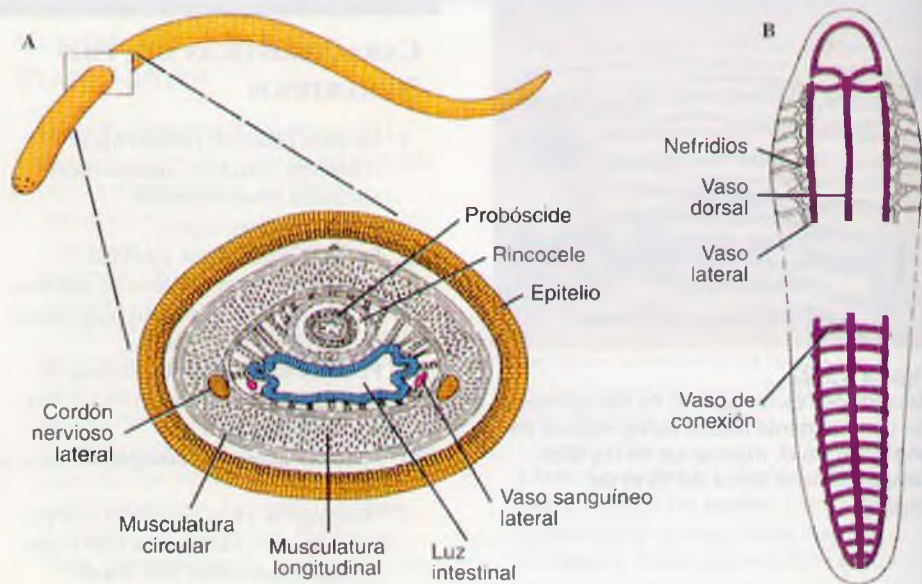
Los nemertinos son gusanos delgados y muy frágiles (Figura 15-22), con gran diversidad de tamaños. Los mayores son difíciles de estudiar en el laboratorio. *Amphiporus* (*G. amphi*, ambos lados de

**Figura 15-24**

A, *Amphiporus*, con la proboscide extendida para capturar la presa. **B**, Estructura de una hembra del nemertino *Amphiporus* (esquema). Vista dorsal para mostrar la proboscide.

+ *porus*, poro) (Figura 15-24), que se considera aquí como un tipo representativo, es uno de los más pequeños. Tiene entre 20 y 80 mm de longitud y alrededor de 2,5 mm de ancho. Está aplanado dorso-ventralmente y tiene extremos redondeados. La pared del cuerpo comprende una epidermis de células columnares ciliadas y capas de musculatura circular y longitudinal (Figura 16-25A). Un parénquima parcialmente gelatinoso rellena el espacio que rodea a los órganos viscerales. Los ocelos se localizan en el extremo anterior. La boca, de bordes finos, es anteroventral con el orificio de la proboscide justo por encima de ella.

La proboscide no está conectada con el tubo digestivo, sino que es un órgano eversible que puede salir fuera de su cavidad, el **rincocelo**, y que es usado para la defensa y captura de sus presas (Figura 15-24). Se encuentra en el interior de una vaina que está fija mediante músculos. El rincocelo está lleno de fluido, y la

**Figura 15-25**

A, Esquema de un corte transversal de un nemertino hembra. **B**, Sistema excretor y circulatorio de la región anterior de un nemertino. Los bulbos flamígeros a lo largo de los canales nefridianos están asociados estrechamente con los vasos sanguíneos laterales.

parte anterior de la proboscide tubular se extiende invertida gracias a la presión muscular en este líquido, es decir que vuelve el interior hacia afuera. La proboscide es una invaginación de la pared anterior de la pared del cuerpo y, por tanto, su estructura es una duplicación de ésta. Los músculos retractores fijos al extremo se usan para retraer la proboscide evertida de forma semejante a invertir el dedo de un guante mediante un cordón sujeto a su extremo por el interior. La proboscide está armada con un estilete de punta afilada. En el extremo anterior se abre también, por un poro, una glándula frontal.

Locomoción

Los nemertinos se pueden mover con bastante rapidez por la acción combinada de su musculatura bien desarrollada y de sus cilios. Se deslizan principalmente sobre un sustrato; algunas especies hacen uso de ondas musculares para serpentear. Algunos nemertinos utilizan el interesante método de lanzar la proboscide, agarrándose por medio del estilete, y entonces arrastra el cuerpo hasta la posición fija.

Alimentación y digestión

Los nemertinos son carnívoros y voraces, y comen presas vivas o muertas. Para asir su presa disparan la proboscide cubierta

de moco, que se pega a ella enrollándose alrededor (Figura 15-24A). El estilete también penetra y retiene la presa. Entonces, al retraer la proboscide, el nemertino arrastra a su víctima hacia la boca, donde es englobada por el esófago, que sale a su encuentro.

El tubo digestivo es completo y se extiende recto en toda la longitud del cuerpo hasta el ano terminal, en posición ventral con respecto a la vaina de la proboscide. El esófago es recto y se abre en una parte dilatada del tracto, el estómago. El extremo anterior ciego del intestino, así como el intestino principal, están provistos de pares de **ciegos laterales**. El tubo digestivo está revestido por un epitelio ciliado, y en la pared del esófago hay células glandulares.

La digestión en el tubo intestinal es fundamentalmente extracelular, y cuando la comida está lista para la absorción, pasa a través del revestimiento celular del tracto intestinal al interior del sistema vascular sanguíneo. El material no digerible sale por el ano (Figura 15-24B), en contraste con los platelmintos, que lo eliminan por la boca.

Circulación

El aparato circulatorio es simple y cerrado, con un único vaso dorsal y dos vasos laterales (Figura 15-25B) conectados por

vasos transversales. Los tres vasos longitudinales se unen anteriormente para formar una especie de collar. En general, la sangre es incolora y contiene corpúsculos nucleados. No obstante, en algunos nemertinos la sangre es roja, verde, amarilla o naranja, por la presencia de pigmentos cuya función es desconocida. No hay corazón, y la sangre es impulsada por las paredes musculares de los vasos sanguíneos y los movimientos corporales.

Excreción y respiración

El sistema excretor contiene un par de tubos laterales con muchas ramificaciones y células flamígeras (Figura 15-25B). Cada tubo lateral se abre al exterior por uno o más poros. Las células flamígeras recogen los desechos de los espacios parenquimáticos y de la sangre, que después son transportados al exterior a través de los conductos excretores. Muchos de los protonefridios están tan estrechamente asociados con el aparato circulatorio que su función parece verdaderamente excretora, en contraste con su papel aparentemente osmorregulador en los platelmintos. La respiración se realiza a través de la superficie del cuerpo.

Sistema nervioso

Está formado por un cerebro compuesto por cuatro ganglios fusionados, un par dorsal y un par ventral, unidos por comisuras (nervios comisurales). Desde el cerebro se extienden posteriormente cinco nervios longitudinales —un gran tronco lateral a cada lado del cuerpo, troncos pares dorsolaterales y un tronco mediodorsal—. Están conectados por un plexo de fibras nerviosas. Desde el cerebro hay nervios que van hacia la probóscide, los ocelos y otros órganos sensoriales, y hacia la boca y el esófago. Además de los ocelos hay otros órganos sensoriales, como papilas táctiles, fosetas y surcos sensoriales y, probablemente, órganos auditivos.

Reproducción y desarrollo

El sistema reproductor en *Amphiporus* es dioico. Las gónadas en ambos sexos se localizan entre los ciegos intestinales (Figura 15-24). Desde cada gónada sale un corto conducto (gonoporo) hacia la

superficie dorsolateral del cuerpo. Los huevos y el espermatozoides se descargan en el agua, donde se produce la fecundación. La producción de huevos en las hembras se acompaña generalmente de la degeneración de otros órganos viscerales.

Los nemertinos tienen segmentación espiral determinada (Figuras 7-7 C y 7-10). El mesodermo procede en parte del endodermo y en parte del ectodermo. El rincocelo se desarrolla en el mesodermo como una cavidad y es, por tanto, técnicamente una cavidad celomática, pero no es homóloga del celoma de las formas superiores.

Se desarrolla una larva pilidio (Figura 15-23), que tiene forma de casco y lleva una punta dorsal de cilios fusionados y un par de lóbulos laterales. Toda la larva está cubierta de cilios y tiene boca y tubo digestivo, pero carece de ano. En algunos nemertinos, el cigoto se desarrolla directamente sin sufrir metamorfosis. La especie dulciacuícola *Prostoma rubrum* es hermafrodita. Unos pocos nemertinos son vivíparos.

Regeneración

Los nemertinos tienen un gran poder de regeneración. En ciertas estaciones, algunos se fragmentan por autotomía y, a partir de cada fragmento, se desarrolla un nuevo individuo. Esto es especialmente notable en el género *Lineus*. Los fragmentos de la región anterior producirán un nuevo individuo más rápidamente que los de la parte posterior. A veces la probóscide es lanzada con tal fuerza que se separa del cuerpo. En tal caso se desarrolla una nueva probóscide en poco tiempo.

CLASIFICACIÓN DE LOS NEMERTINOS

Clase Enopla (*G. enoplos*, armado). Probóscide generalmente armada con estiletes; boca abierta delante del cerebro. Ejemplos: *Amphiporus*, *Prostoma*.

Clase Anopla (*G. anoplos*, no armado). La probóscide carece de estiletes; la boca se abre debajo o por detrás del cerebro. Ejemplos: *Cerebratulus*, *Tubulanus*, *Lineus*.

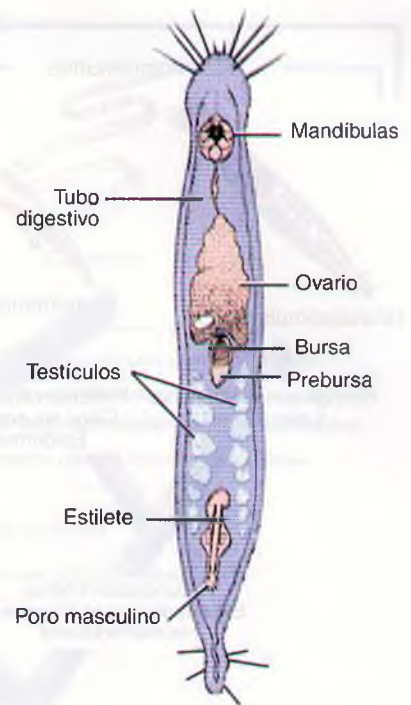


Figura 15-26

Gnathostomula jeneri (filo Gnatostomúlidos) es un pequeño miembro de la fauna intersticial entre los granos de arena o de fango. Las especies en esta familia están entre las encontradas tanto en aguas someras como a varios cientos de metros de profundidad.

FILO GNATOSTOMÚLIDOS

La primera especie de los Gnatostomúlidos (*G. gnathos*, mandíbula + *stoma*, boca + *L. ulus*, sufijo dim.) fue observada en el Báltico en 1928, pero su descripción no fue publicada hasta 1956. Desde entonces se han encontrado en muchas partes del mundo, incluyendo la costa atlántica de los Estados Unidos, y se han descrito unas 80 especies de 18 géneros.

Los gnatostomúlidos son animales delicados con aspecto de gusano que tienen entre 0,5 y 1 mm de longitud (Figura 15-26). Viven en los espacios intersticiales de los sedimentos de la costa de arena muy fina y en el fango, pudiendo soportar condiciones de muy bajo contenido en oxígeno. Se encuentran con frecuencia en gran número y en asociación con gastrotricos, nematodos, ciliados, tardígrados y otras pequeñas formas.

Al carecer de pseudocelo, aparato circulatorio y ano, los gnatostomúlidos muestran algunas similitudes con los turbelarios y, al principio, fueron incluidos

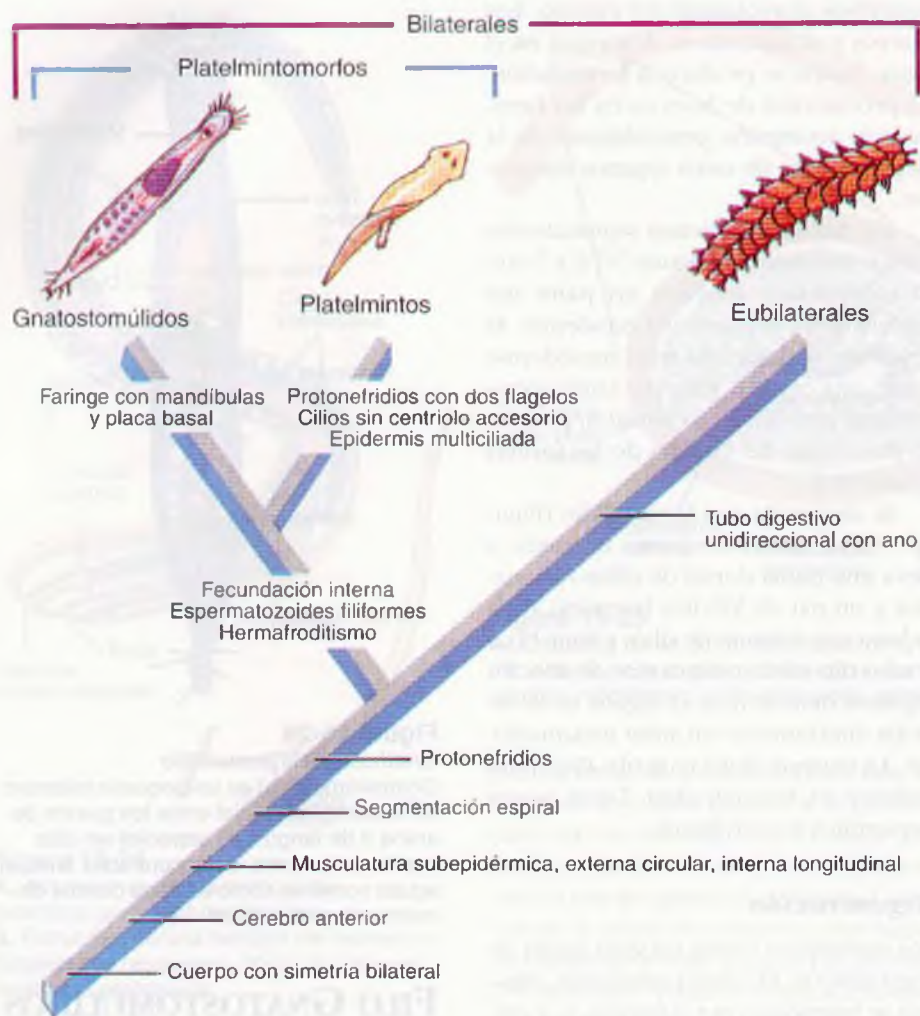


Figura 15-27

Cladograma que muestra las relaciones de los acelomados y otros animales bilaterales, con algunos de los caracteres que apoyan la hipótesis. Los caracteres derivados compartidos del primer antecesor de los bilaterales se indican en la base. Este ancestro también tenía células epidérmicas monociliadas y protonefridios con un único flagelo, caracteres conservados por los Gnatostomúlidos, mientras que los Platyhelminthes desarrollaron células epidérmicas multiciliadas y protonefridios multiflagelados a partir de un estado biflagelado. El espermatozoide filiforme especializado, compartido por Platyhelminthes y Gnatostomúlidos, es una fuerte evidencia del origen común de ambos grupos.

Basado en P. Ax, en *The Origins and Relationship of Lower Invertebrates*, editado por M. S. Conway, J. D. George, R. Gibson y H. M. Platt. Clarendon Press, Oxford, 1985.

en este grupo. No obstante, su parénquima está poco desarrollado y su faringe recuerda al mástax de los rotíferos. La faringe está armada con un par de mandíbulas laterales que utilizan para raspar hongos y bacterias del sustrato. Y, aunque la epidermis es ciliada, cada célula ciliada tiene un único cilio, una condición que se encuentra rara vez en los animales bilaterales inferiores, excepto en algunos gastrotricos.

Los gnatostomúlidos pueden deslizarse, nadar haciendo lazos y espirales, y encorvar la cabeza de un lado a otro.

Los estados sexuales pueden incluir machos, hembras y hermafroditas. La fecundación es interna.

FILOGENIA Y RADIACIÓN ADAPTATIVA

FILOGENIA

Caben pocas dudas sobre el hecho de que los turbelarios con simetría bilateral hayan derivado de un antecesor radial, tal vez uno muy similar a la plánula de los cnidarios. Algunos investi-

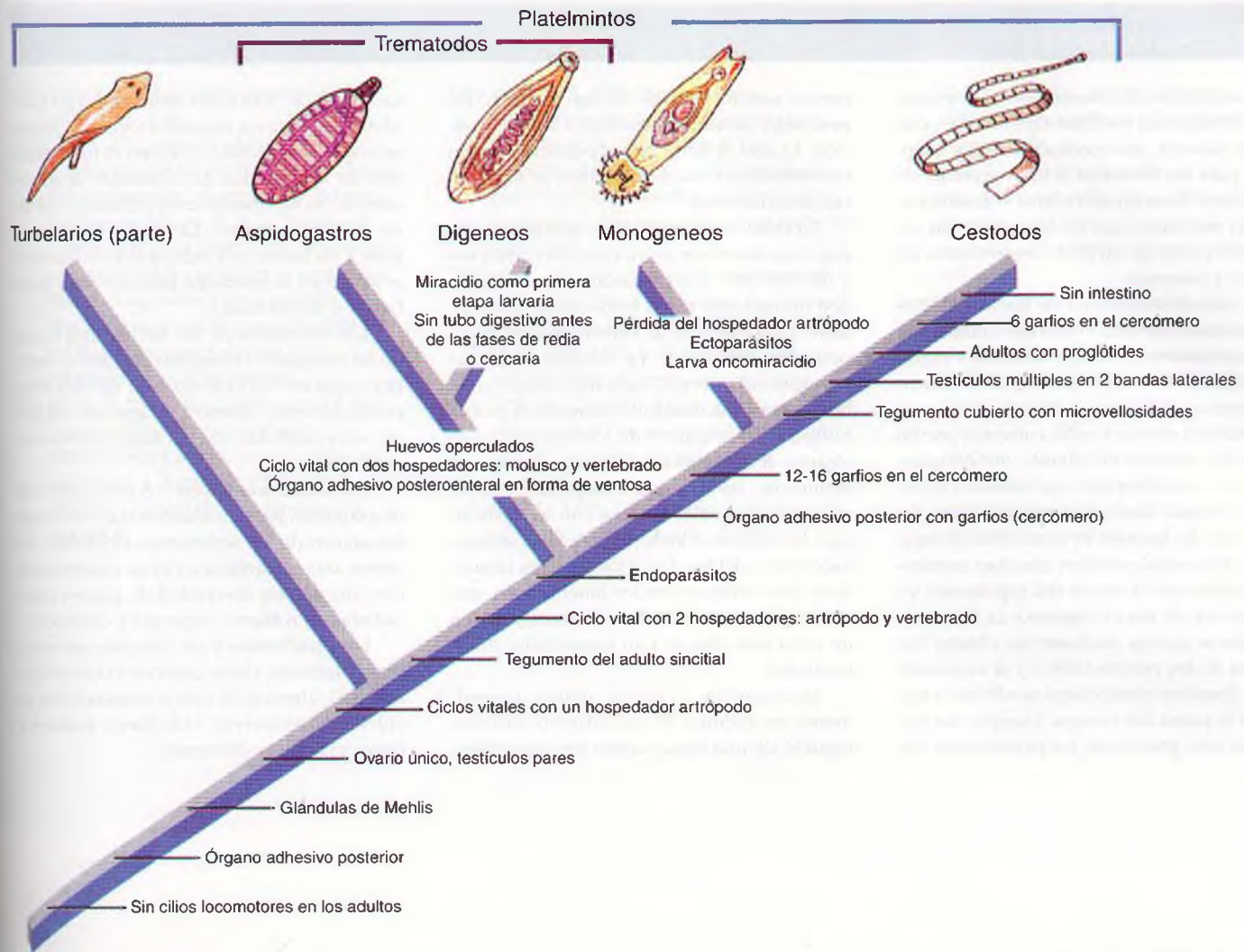
gadores creen que este **antecesor planuloide** puede haber dado origen a una rama de descendientes sésiles o libres flotadores y radiales, que originaron los cnidarios, y a otra rama que adquirió hábitos reptadores y simetría bilateral, lo que es una ventaja selectiva para los animales reptantes y nadadores, ya que las estructuras sensoriales se concentran en el extremo anterior, el primero que encuentra los estímulos ambientales (cefalización).

De acuerdo con Ax (1985) una rama temprana de la línea bilateral habría dado lugar a platelmintos y gnatostomúlidos (cuyo conjunto constituye los platelmintomorfos, Figura 15-27), convertidos así en taxón hermano del resto de los animales bilaterales (eubilaterales). El esquema de la Figura 15-27 separa a platelmintos y nemertinos, considerados tradicionalmente muy próximos, debido a la presencia en estos últimos de un tubo digestivo completo, con boca y ano. Si este punto de vista es correcto, los nemertinos se habrían separado de los bilaterales inmediatamente después de la aparición de este tubo digestivo unidireccional.

Entre los platelmintos, parece claro que los turbelarios son parafiléticos (Ehlers, 1985), pero por el momento mantenemos el grupo porque presentar una clasificación basada en una aplicación estricta del cladismo requeriría introducir taxones y caracteres que quedan fuera del alcance de este libro. Por ejemplo, los turbelarios ectolecitos deberían estar junto a trematodos y cestodos en un grupo hermano de los turbelarios endolecitos. Algunos turbelarios ectolecitos comparten otros caracteres derivados con trematodos y cestodos, y han sido situados por Brooks (1989) en un grupo denominado Cercómeros (*G. kerkos*, cola + *meros*, parte) (Figura 15-28). La exclusiva estructura del tegumento en trematodos y cestodos, denominado «neodermis» por Brooks y otros, indica que muy probablemente estos grupos comparten un antecesor común.

RADIACIÓN ADAPTATIVA

El plan estructural de los platelmintos, con su adaptación a la reptación, marcaba un avance selectivo junto con la simetría bilateral y el posterior desarrollo de

**Figura 15-28**

Relaciones hipotéticas entre los platelmintos parásitos. La clase Turbellarios, admitida tradicionalmente, es parafilética. Algunos turbelarios tienen desarrollo ectolecito y junto con los trematodos, monogeneos y cestodos, forman una rama monofilética y grupo hermano de los turbelarios endolecitos. En aras de la simplicidad, se han omitido las sinapomorfías de los turbelarios y los aspidogastros, así como muchas otras citadas por Brooks (1989). Todos estos organismos constituyen una rama (Cercómeros) con un órgano adhesivo posterior.

Modificado de D. R. Brooks, «The phylogeny of the Cercómeria (Platyhelminthes: Rhabdocoela) and general evolutionary principles» en *Journal of Parasitology* 75:606-616 (1989).

la cefalización, las regiones ventrodorsales y la diferenciación caudal. Por la forma de su cuerpo y sus requerimientos metabólicos, los turbelarios primitivos deben haber estado bien preadaptados al parasitismo, y tienden hacia las líneas simbióticas en numerosas ocasiones. Estas líneas han dado descendientes que radiaron abundantemente como parásitos, y muchos platelmintos han llegado a estar altamente especializados para esta forma de vida.

Los nemertinos han basado su diversidad evolutiva en la probóscide. Su utilización para la captura de presas puede haber surgido secundariamente de su función original como un órgano eminentemente sensorial para la exploración del entorno. Aunque los nemertinos han avanzado más que los platelmintos en su complejidad de organización, han sido marcadamente menos prósperos como grupo. Tal vez la posesión de la probóscide era muy eficaz como herramienta

depredadora, pero no era selectivamente apropiada para el parasitismo, o tal vez simplemente no estaban presentes algunas preadaptaciones críticas.

Igualmente, los gnatostomúlidos no han radiado ni han sido tan prósperos como los platelmintos. No obstante, han explotado el ambiente marino intersticial, particularmente zonas de muy baja concentración de oxígeno.

Resumen

Los Platelminetos, los Nemertinos y los Gnatostomúlidos son los filos más simples con simetría bilateral, una condición de valor adaptativo para los animales activos reptantes o nadadores. Carecen de celoma o pseudoceloma y, por tanto, son acelomados. Son triblásticos y con un nivel de organización de órganos y sistemas.

La superficie externa de los turbelarios está cubierta por una epidermis ciliada que contiene numerosas células mucosas y rabditos en forma de varilla, que actúan juntos en la locomoción. Los miembros de las demás clases de platelmintos están cubiertos por un tegumento sincitial no ciliado, con citoplasma distal vesicular y cuerpos celulares debajo de las capas musculares superficiales. En la mayoría, la digestión es extracelular e intracelular; los cestodos deben absorber nutrientes predigeridos a través del tegumento ya que carecen de tracto digestivo. La osmorregulación se realiza mediante las células flammígeras de los protonefridios y la expulsión de los desechos metabólicos se efectúa a través de la pared del cuerpo. Excepto los turbelarios más primitivos, los platelmintos tie-

nen un sistema nervioso de tipo escalera, con neuronas motoras, sensoriales y de asociación. La mayor parte de los platelmintos son hermafroditas y muchos también se reproducen asexualmente.

La clase Turbelarios es un grupo parafilético, con miembros en su mayoría carnívoros y de vida libre. Los trematodos digéneos tienen un molusco como hospedador intermediario y casi siempre un vertebrado como hospedador definitivo. La enorme tasa de reproducción asexual que tiene lugar en el hospedador intermediario aumenta la probabilidad de que alguno de los descendientes alcance al hospedador definitivo. Aparte del tegumento, los digéneos comparten muchos rasgos estructurales básicos con los turbelarios. Los digéneos incluyen muchos parásitos importantes del hombre y los animales domésticos. Esto contrasta con los monogéneos, que son importantes parásitos de peces y tienen un ciclo vital directo (sin hospedador intermediario).

Los cestodos, o tenias, tienen generalmente un escólex en su extremo anterior, seguido de una larga cadena de proglótides,

cada uno de los cuales tiene un juego completo de órganos reproductores de ambos sexos. Como adultos, viven en el tubo digestivo de vertebrados. La superficie de absorción de su tegumento está aumentada debido a los microtricos. La larva, con cáscara, pasa a las heces, y el individuo joven se desarrolla en un hospedador intermediario vertebrado o invertebrado.

Los miembros de los Nemertinos tienen un tubo digestivo completo con ano y verdadero aparato circulatorio. Son de vida libre, principalmente marinos, y capturan sus presas enredándolas con su larga probóscide extensible.

Los Gnatostomúlidos son un curioso filo de pequeños gusanos marinos que viven entre los granos de los sedimentos del fondo. No tienen ano, y comparten ciertas características con una amplia diversidad de grupos como turbelarios, rotíferos, esponjas y cnidarios.

Los platelmintos y los cnidarios proceden, probablemente, de un antecesor común (planuloide), algunos de cuyos descendientes se volvieron sésiles o de vida libre y radiales, y otros reptantes y bilaterales.

Cuestionario

- ¿Por qué la simetría bilateral tiene valor adaptativo para los animales activamente móviles?
- Empareje los términos de la columna de la derecha con las clases de la columna izquierda:

— Turbelarios	a) Endoparásito
— Monogéneos	b) Vida libre y
— Trematodos	comensal
— Cestodos	c) Ectoparásito
- Cite diez características de los platelmintos.
- Diferencie dos mecanismos mediante los cuales los platelmintos proporcionan el vitelo a sus embriones. Evolutivamente, para los platelmintos, ¿cuál es ancestral y cuál derivado?
- Describe brevemente el plan de organización de los turbelarios.
- ¿Qué comen las planarias y cómo lo digieren?
- Describe brevemente el sistema osmorregulador, el sistema nervioso y los órganos sensoriales de las planarias.
- Compare la reproducción asexual de turbelarios, trematodos y cestodos.
- Compare el ciclo de vida típico de los monogéneos con el de un trematodo digéneo.
- Describe y compare el tegumento de los turbelarios y las otras clases de platelmintos. ¿Podría esto evidenciar que los trematodos, monogéneos y cestodos forman una rama dentro de los platelmintos? ¿Por qué?
- Responda a las siguientes preguntas respecto a *Clonorchis* y *Schistosoma*:
 - ¿Cómo infestan al hombre?
 - ¿Cuál es su distribución geográfica general?
 - ¿Qué enfermedad principal producen?
- ¿Por qué es más peligrosa la infestación de *Taenia solium* que la de *Taeniarhynchus saginatus*?
- Cite dos cestodos que tengan al hombre como hospedador intermediario.
- Defina los términos siguientes: escólex, microtricos, proglótides, estróbilo.
- Señale tres diferencias entre nemertinos y platelmintos.
- ¿Dónde viven los gnatostomúlidos?
- Explique cómo podrían haber surgido de un antecesor planuloide los cnidarios y los platelmintos.
- ¿Qué carácter importante de los nemertinos puede sugerir que el filo está más próximo a los otros protostomos bilaterales que a los platelmintos? ¿Qué características de los nemertinos sugieren que comparten un antecesor con los platelmintos?

Bibliografía

- Ver también la Bibliografía general de la Parte III, p. 631.
- Ax, P. 1985. The position of the Gnathostomulida and Platyhelminthes in the phylogenetic system of the Bilateria. En Conway Morris, S., J. D. George, R. Gibson and H. M. Platt (eds). The origins and relationships of lower invertebrates. Oxford, Clarendon Press. *Análisis cladista que apoya la consideración de los Plathelminthomorfos como taxón hermano de los Eubilaterales.*
- Brooks, D. R. 1989. The phylogeny of the Cercomeria (Platyhelminthes: Rhabdocoela) and general evolutionary principles. J. Parasitol. **75**:606–616. *Análisis cladista de los platelmintos parásitos.*
- Desowitz, R. S. 1981. New Guinea tapeworms and Jewish grandmothers. New York, W. W. Norton & Co. *Relación de parásitos y enfermedades parasitarias del hombre. Entretenida e instructiva. Recomendada para todos los estudiantes.*
- Ehlers, U. 1985. Phylogenetic relationships within the Platyhelminthes. En Conway Morris, S., J. D. George, R. Gibson and H. M. Platt (eds.). The origins and relationships of lower invertebrates. Oxford, Clarendon Press. *Presenta las relaciones de los grupos generalmente asignados al taxón parafilético Turbellarios.*
- Schell, S. C. 1985. Handbook of trematodes of North America north of Mexico. Moscow, Idaho, University Press of Idaho. *Bueno para la identificación de trematodos.*
- Schmidt, G. D. 1985. Handbook of tapeworm identification. Boca Raton, Florida, CRC Press. *El manual más actualizado para la identificación de cestodos.*
- Smyth, J. D. and D. P. McManus. 1989. The physiology and biochemistry of cestodes. Cambridge, Cambridge University Press. *Un resumen, que cubre mucha bibliografía.*
- Strickland, G. T. 1991. Hunter's tropical medicine, ed. 7. Philadelphia, W. B. Saunders Co. *Una fuente de información valiosa sobre parásitos de importancia médica.*

16

Los animales pseudocelomados

Filo Rotíferos

Filo Gastrotricos

Filo Kinorrincos

Filo Loricíferos

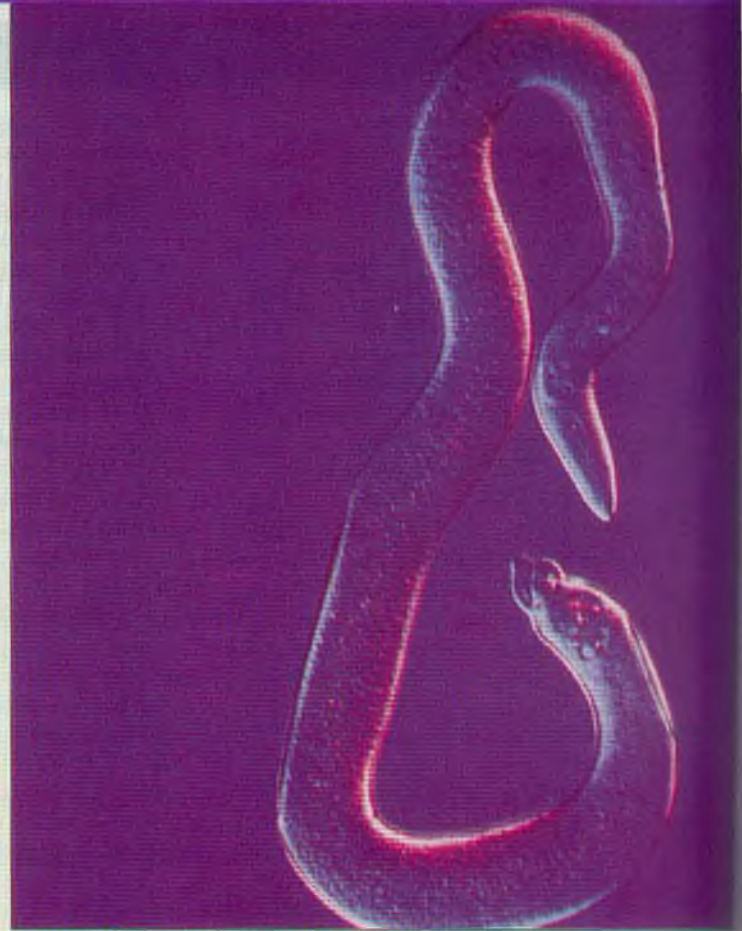
Filo Priapúlidos

Filo Nematodos

Filo Nematomorfos

Filo Acantocéfalos

Filo Endoproctos



Un mundo de nematodos

Sin la menor duda, los nematodos son los animales pseudocelomados más importantes, tanto por su número como por su impacto sobre el hombre. Los nematodos son abundantes en casi todas las partes del mundo, aunque la mayoría de la gente solamente los conoce, y los teme, como posibles parásitos del hombre o de sus mascotas. No nos damos cuenta de los millones de estos organismos que habitan en el suelo, en el océano y en las aguas dulces, en las plantas y en toda clase de animales. Su impresionante abundancia llevó a N. A. Cobb* a escribir en 1914:

«Si toda la materia del universo, excepto los nematodos, desapareciera, todavía podríamos reconocer nuestro

mundo, y si, como espíritus sin cuerpo, pudiéramos investigarlo, encontraríamos sus montañas, colinas, valles, lagos, ríos y océanos representados por una delgada capa de nematodos. Los árboles todavía formarían filas fantasmales, representando nuestras calles y avenidas, y todavía podríamos localizar nuestras ciudades y pueblos, porque por cada masa de seres humanos habría una masa correspondiente de ciertos nematodos. La situación de ciertas plantas y animales sería aún descifrable y, con la suficiente información, incluso podríamos determinar sus especies mediante el examen de sus nematodos parásitos característicos.» ■

*Tomado de N. A. Cobb, 1914. Yearbook of the United States Department of Agriculture, p. 472.

POSICIÓN EN EL REINO ANIMAL

En los nueve filos tratados en este capítulo, el blastocele original del embrión persiste como un espacio o cavidad del cuerpo, entre el tubo digestivo y la pared del cuerpo. Esta cavidad se denomina **pseudocèle**, ya que carece del revestimiento peritoneal que se encuentra en los verdaderos celomados, y los animales que la poseen se denominan

pseudocelomados. Estos pertenecen a la división protóstoma de los animales bilaterales, pero son polifiléticos (no derivan de un antecesor común).

APORTACIONES BIOLÓGICAS

1. El pseudocèle es un nuevo avance en el plano corporal comparado con la estructura sólida del cuerpo de los acelomados. El pseudocèle puede estar lleno de fluido o contener una sustancia gelatinosa con algunas células mesenquimáticas. Presenta, en común con un verdadero celoma, ciertos potenciales adaptativos, aunque éstos no se realizarán de igual modo en todos los representantes del grupo: 1) mayor libertad de movimientos; 2) espacio para el desarrollo y la diferenciación de los sistemas digestivo, excretor y

reproductor; 3) un medio simple para la circulación o la distribución de materiales a través del cuerpo; 4) un lugar de almacenamiento para los productos de desecho que son vertidos al exterior por los conductos excretores; y 5) un órgano hidrostático.

Ya que muchos pseudocelomados son bastante pequeños, las funciones más importantes del pseudoceloma son, probablemente, la circulación y el mantenimiento de una presión hidrostática interna alta.

2. Estos filos y todos los filos más complejos presentan un tubo digestivo completo, de boca a ano.

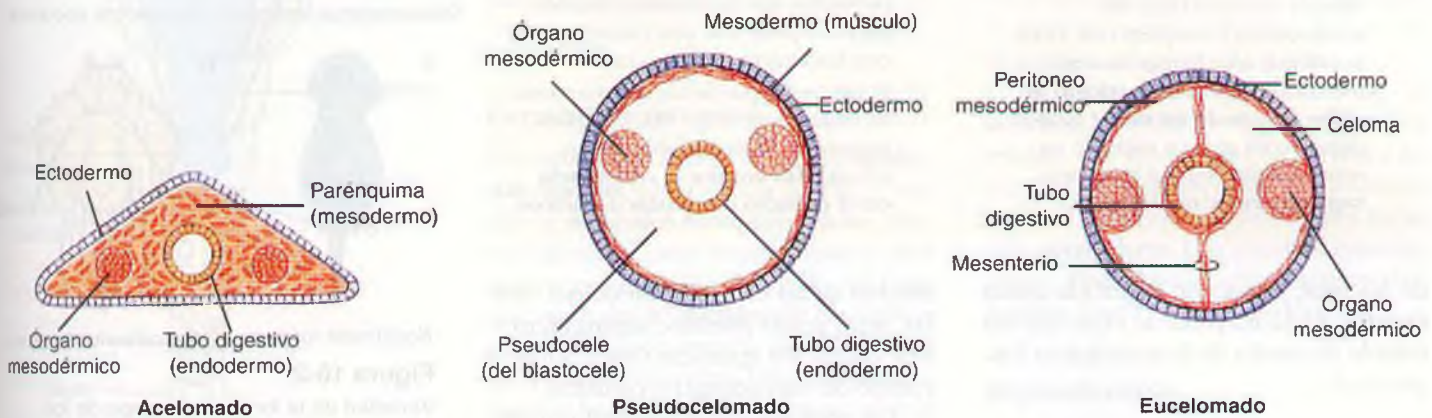


Figura 16-1

Planes estructurales de animales acelomados, pseudocelomados y eucelomados.

LOS PSEUDOCÉLOMADOS

Los vertebrados y los invertebrados superiores tienen un verdadero **celoma**, o cavidad peritoneal, que se forma en el mesodermo durante el desarrollo embrionario y, por tanto, está revestido de una capa de epitelio mesodérmico, el **peritoneo** (Figura 16-1). Los filos pseudocelomados tienen un pseudocèle en lugar de un verdadero celoma, que deriva del blastocele embrionario en lugar de derivar de una cavidad secundaria del interior del mesodermo. Es un espacio no revestido de peritoneo, entre el tubo digestivo y los componentes mesodérmicos y ectodérmicos de la pared del cuerpo.

A la categoría pseudocelomados pertenecen nueve grupos distintos: Rotíferos, Gastrotricos, Kinorincos, Nematodos, Nematomorfos, Loricíferos, Priapulidos, Acantocéfalos y Endoproctos. Los cinco primeros grupos tienen ciertas

semejanzas que han llevado a algunos autores a situarlos como clases de un filo denominado Asquelmintos (*G. askos*, ampolla o saco + *helmins*, gusano). No obstante, difieren tanto entre sí que algunas relaciones filogenéticas son muy discutibles, y otros autores prefieren considerarlos como filos separados. Algunos agrupan juntos a los cinco como filos individuales independientes en el superfilo Asquelmintos. Los endoproctos se han reunido a veces con los ectoproctos, denominando al conjunto briozoos (animales musgo). No obstante, los ectoproctos se consideran un filo independiente, ya que tienen un verdadero celoma, y el término «briozoos» se usa actualmente excluyendo de él a los endoproctos.

Sea cual sea su clasificación, los pseudocelomados son un conjunto heterogéneo de animales. La mayoría son pequeños, muchos microscópicos, otros bastante grandes. Algunos, como los

nematodos, se encuentran en hábitat dulciacuícolas, marinos, terrestres y parásitos; otros, como los acantocéfalos, son estrictamente parásitos. Algunos tienen características únicas, como el sistema lagunar de los acantocéfalos o la corona ciliada de los rotíferos.

Pero incluso siendo un grupo tan diverso, comparten algunas características. Todos tienen una pared del cuerpo con epidermis (con frecuencia sincitial), dermis y musculatura que rodea al pseudocèle. El tubo digestivo completo (excepto en los acantocéfalos) se halla en el interior del pseudocèle, junto con las gónadas, los órganos excretores y el líquido perivisceral. En muchos, la epidermis secreta una cutícula inerte con algunas especializaciones, como cerdas o espinas.

En los individuos de ciertas especies, o en partes de su cuerpo, es frecuente tener un número constante de células o

CARACTERÍSTICAS DE LOS FILOS PSEUDOCЕЛОMADOS

1. Simetría bilateral; sin segmentación; triblásticos (tres capas blastodérmicas).
2. La cavidad del cuerpo es un **pseudocoele**.
3. En general de tamaño pequeño; algunos microscópicos; unos pocos de más de un metro de largo.
4. Cuerpo vermiforme; la pared del cuerpo es una epidermis **sincitial** o celular con una cutícula engrosada, a veces con muda; capas musculares principalmente de **fibras longitudinales**; los cilios faltan en varios filos.
5. Sistema digestivo (falta en acantocéfalos) completo con boca, intestino y ano; faringe muscular y bien desarrollada; **disposición de «tubo dentro de un tubo»**; tubo digestivo en general sólo con un revestimiento epitelial y con una **capa muscular no definida**.

6. Carecen de órganos respiratorios y circulatorios.
7. En algunos, sistema excretor de canales y protonefridios; puede presentarse una cloaca que recibe los productos excretores, reproductores y digestivos.
8. Sistema nervioso de ganglios cerebroideos o con un anillo nervioso circumentérico conectado a nervios anteriores y posteriores; órganos sensoriales en fosetas ciliares, papilas, cerdas y en algunos, también ojos.
9. Aparato reproductor con gónadas y conductos que pueden ser simples o dobles; sexos casi siempre separados, con los machos generalmente más pequeños que las hembras; huevos microscópicos con una cáscara que con frecuencia contiene quitina.
10. El desarrollo puede ser directo o estar incluido en un ciclo vital complejo, segmentación principalmente en mosaico; **es común la constancia en el número de células o núcleos**.

de núcleos, condición conocida como **eutelia**. En la mayoría de ellos hay un notable desarrollo de la musculatura longitudinal.

FILO ROTÍFEROS

El nombre de los rotíferos (L. *rota*, rueda + *fera*, los que llevan) proviene de la corona ciliada característica, **corona** o **troca**, que cuando bate da con frecuencia la impresión de una rueda girando. Los rotíferos oscilan entre 40 µm y 3 mm de longitud, pero muchos están entre 100 y 500 µm. Algunos tienen bonitos colores, aunque muchos son transparentes y tienen formas extrañas (Figura 16-2). A menudo sus formas están correlacionadas con su modo de vida. En general, los flotantes son globosos y con forma de saco; los reptantes y los nadadores son algo alargados y con forma de gusano; y los tipos sésiles por lo general tienen forma de saco con una epidermis engrosada por fuera (loriga). Algunos son coloniales. Uno de los géneros mejor conocidos es *Philodina* (G. *philos*, ser amigo de + *dinos*, girar) (Figura 16-3), que se usa con frecuencia para estudio.

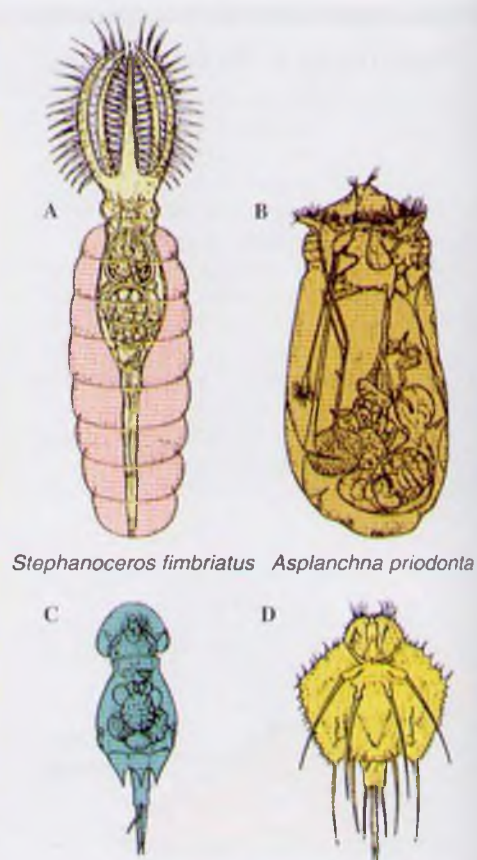
Los rotíferos son un grupo cosmopolita de unas 1500 especies, algunas de las cuales se encuentran en todo el mundo.

Muchas de las especies son dulciacuícolas, unas pocas marinas, algunas terrestres y otras son epizoicas (viven sobre el cuerpo de otro animal) o parásitas.

Los rotíferos están adaptados a muchos tipos de condiciones ecológicas. Muchas especies son bentónicas y viven en el fondo o en la vegetación de las charcas o a lo largo de las orillas de los lagos, donde nadan o se arrastran sobre la vegetación. Una gran proporción de las especies que viven en la capa de agua que existe empapando las arenas de las playas (meioplana) son rotíferos. Las formas pelágicas (Figura 16-2B) son comunes en la superficie del agua de los lagos y en los estanques, y pueden presentar ciclomorfosis, esto es, variaciones estacionales en la forma del cuerpo.

Muchas especies de rotíferos pueden soportar periodos de desecación, durante los cuales parecen granos de arena. Mientras están desecados, los rotíferos son muy tolerantes a las variaciones de temperatura, especialmente aquellos que habitan en musgos. Sólo en unos pocos rotíferos ocurre el verdadero enquistamiento. Si se añade agua a un rotífero desecado reanuda su actividad.

Las especies estrictamente marinas son más bien poco numerosas. Algunas de las especies del litoral marino (inter-



Stephanoceros fimbriatus *Asplanchna priodonta*

Squatinella rostrum *Macrochaetus longipes*

Figura 16-2

Variedad de la forma del cuerpo de los rotíferos. **A**, *Stephanoceros* tiene cinco largos lóbulos en forma de dedo y en corona con verticilos de cortas cerdas. Captura sus presas cerrando su embudo cuando los organismos que constituyen su alimento nadan dentro de él, y los lóbulos con cerdas evitan que la presa escape. **B**, *Asplanchna* es un género pelágico depredador sin pie. **C**, *Squatinella* tiene una extensión como una capucha transparente, no retráctil, semicircular, que le cubre la cabeza. **D**, *Macrochaetus* es aplanado dorsoventralmente.

mareales) podrían ser dulciacuícolas capaces de adaptarse al agua del mar.

FORMA Y FUNCIÓN

Caracteres externos

El cuerpo de un rotífero está compuesto de una cabeza que lleva una corona ciliada, un tronco y una cola posterior, o pie. Está cubierto por una cutícula* no ciliada, excepto en la corona.

* N. del T. La microscopía electrónica ha demostrado que la llamada «cutícula» de los rotíferos es en realidad una red intracelular, más o menos desarrollada, de fibras semejantes a la actina.

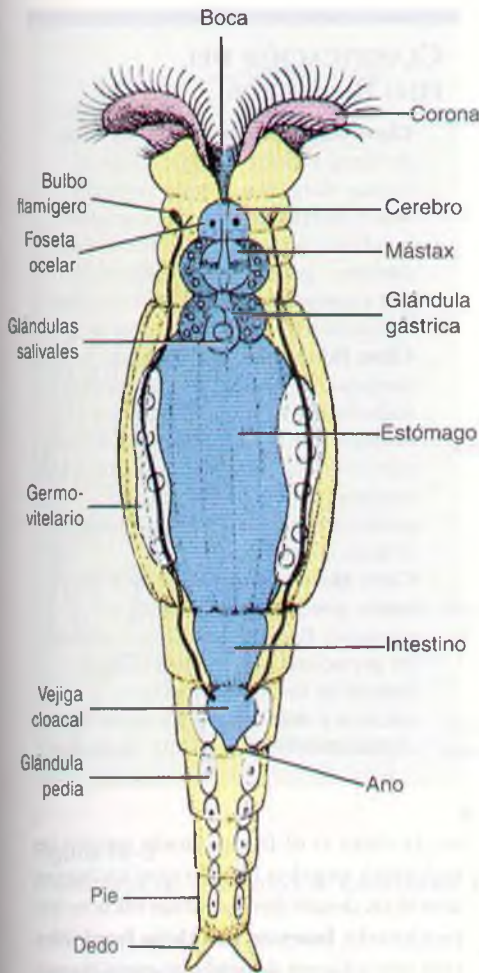


Figura 16-3
Estructura del rotífero *Philodina*.

La corona ciliada rodea un área central de la cabeza, no ciliada, que puede llevar cerdas sensoriales o papilas. La apariencia de la cabeza depende del tipo de coronas que lleve, generalmente algún tipo de círculo, o un par de discos trocales (coronales) (el término *trocal* proviene de una palabra griega que significa rueda). Los cilios de la corona baten en sucesión, dando la impresión de una rueda giratoria o de un par de ellas. La **boca** está situada en la corona, en la cara medio-ventral. Los cilios de la corona se usan para la locomoción y para la alimentación.

El cuerpo puede ser alargado, como en *Philodina* (Figura 16-3), o con forma de saco (Figura 16-2). Contiene los órganos viscerales y con frecuencia lleva antenas sensoriales. La pared del cuerpo de muchas especies está anillada superficialmente, lo que parece una segmentación. Aunque algunos rotíferos segregan una verdadera cutícula, todos tienen una capa fibrosa en su epidermis. En algunos

esta capa fibrosa es bastante gruesa y forma una especie de escudo o **loriga**, a veces dividida en placas o anillos.

El **pie** es más estrecho y por lo general lleva de uno a cuatro **dedos**. Su cutícula puede estar anillada y es retráctil telescópicamente. Está afilado gradualmente en algunas especies (Figura 16-3) y de una manera brusca en otras (Figura 16-2). El pie es un órgano de fijación, contiene **glándulas pedias** que segregan un material adhesivo usado por las formas sésiles y reptantes. En las formas pelágicas nadadoras, el pie está por lo general reducido.

Los rotíferos se mueven por reptación con movimientos parecidos a los de las sanguijuelas, ayudados por el pie, o por natación con los cilios de la corona, o por ambos.

Caracteres internos

Por debajo de la cutícula está la **epidermis sincitial**, que secreta la cutícula, y bandas de **músculos subepidérmicos**, algunos circulares, otros longitudinales y otros que cruzan el pseudocoele hacia los órganos viscerales. El **pseudocoele** es amplio y ocupa el espacio entre la pared del cuerpo y las vísceras. Está lleno de líquido, algunas bandas musculares y una red de células ameboideas mesenquimáticas.

El tubo digestivo es completo. Algunos rotíferos comen arrastrando pequeñas partículas orgánicas o algas hacia la boca con el batido de los cilios de la corona. Los cilios son capaces de separar y ordenar las partículas no apropiadas. La faringe (**mástax**) dispone de una porción muscular que está equipada con mandíbulas duras (**trofos**) para succionar y moler las partículas alimenticias. La faringe, en masticación constante, es con frecuencia una característica distintiva de estos animales. Las especies carnívoras se alimentan de protozoos y de pequeños metazoos que capturan, engulléndolos o sujetándolos. Las engullidoras tienen un área con forma de embudo alrededor de la boca. Cuando las presas nadan al interior del embudo, los lóbulos se pliegan hacia dentro, las capturan y las retienen hasta que son arrastradas hacia la boca y la faringe. Las especies cazadoras tienen trofos que se pueden sacar y usar como pinzas para asir la presa, llevándola al interior de la faringe, y entonces la perforan y dividen de modo que las porciones

comestibles puedan ser consumidas y el resto eliminadas. Se cree que las **glándulas salivales** y **gástricas** segregan enzimas para la digestión extracelular. La absorción se produce en el estómago.

El sistema excretor consta típicamente de un par de **túbulos protonefridiales**, que tienen cada uno unas **células flamígeras** que descargan en una vesícula común. La vesícula se vacía por pulsaciones en la **cloaca**, en la que también se abren el intestino y los oviductos. El ritmo rápido de pulsación del protonefridio —una a cuatro veces por minuto— podría indicar que el protonefridio es un importante órgano osmorregulador. Apparently el agua entra a través de la boca en lugar de atravesar la epidermis; incluso las especies marinas vacían sus vesículas a intervalos frecuentes.

El sistema nervioso consta de un **cerebro** bilobulado, dorsal respecto al mástax, que envía pares de nervios a los órganos sensoriales, mástax, músculos y vísceras. Los órganos sensoriales incluyen **ojos pares** (en algunas especies como *Philodina*), cerdas sensoriales, papilas, fosetas y antenas dorsales.

Reproducción

Los rotíferos son dioicos y por lo general los machos son más pequeños que las hembras. En la clase Bdelloideos los machos no se conocen y en los Monogonontos parece que sólo los hay durante unas pocas semanas al año.

El sistema reproductor femenino de los bdelloideos y de los monogonontos consta de ovarios combinados con glándulas de vitelo (**germovitelario**) y oviductos que abren en la cloaca. El vitelo es suministrado al óvulo en desarrollo por medio de un flujo a través de puentes citoplasmáticos, en lugar de por células de vitelo independientes como en muchos platelmintos.

El término mictico (G. *miktos*, mezclado) se refiere a la capacidad de los huevos haploides de ser fecundados (esto es, «mezclados») por los espermatozoides masculinos para formar un embrión diploide. Los huevos amicticos («sin mezcla») son ya diploides, y solamente pueden desarrollarse por partenogénesis.

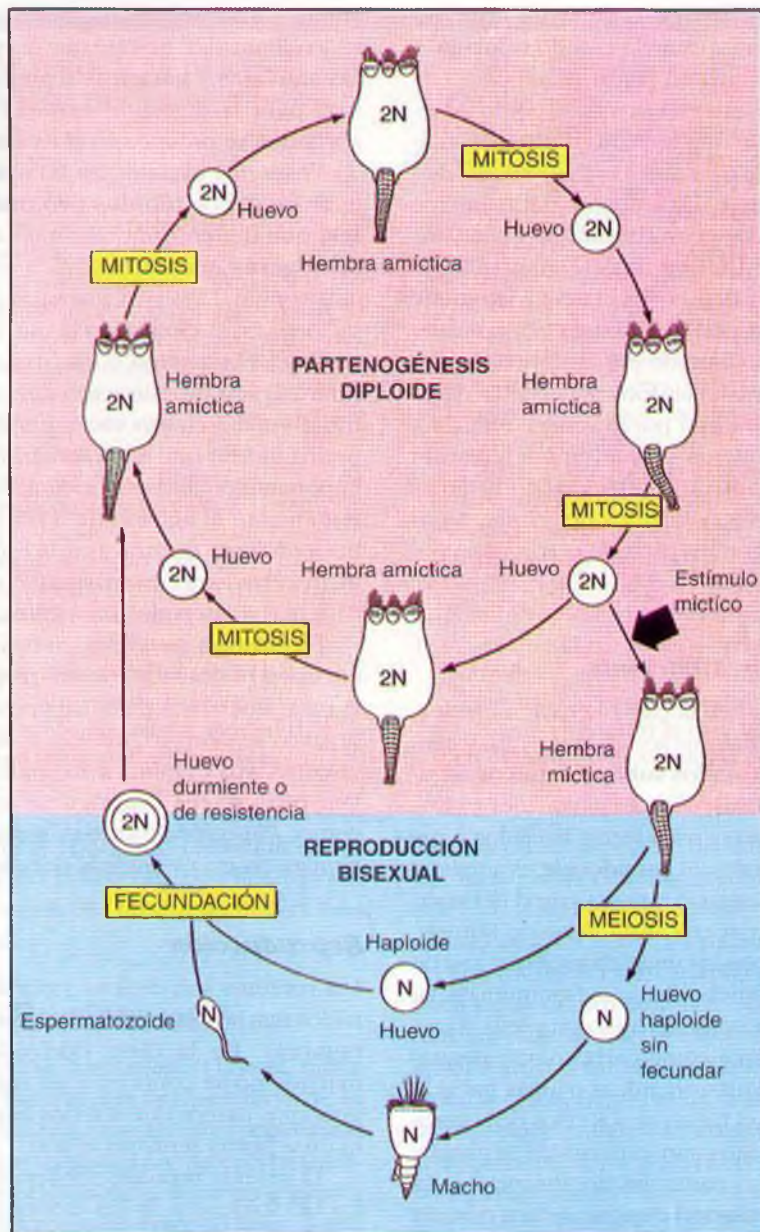


Figura 16-4

La reproducción de algunos rotíferos (Clase Monogonontos) es partenogenética durante la parte del año en que las condiciones ambientales son apropiadas. Como respuesta a ciertos estímulos, las hembras comienzan a producir huevos haploides (N). Si el huevo haploide no es fecundado, eclosionan machos haploides. Estos proporcionan esperma para fecundar otros huevos haploides, que dan lugar luego a huevos (zigotos) diploides ($2N$), que en estado latente pueden resistir los rigores del invierno. Cuando vuelven las condiciones apropiadas, los huevos en estado latente continúan su desarrollo y producen hembras.

En los bdelloideos (*Philodina* por ejemplo), todas las hembras son partenogenéticas y producen huevos diploides que eclosionan dando hembras diploides. Estas alcanzan la madurez en pocos días. En la clase Seisonáceos, las hembras producen huevos haploides que deben ser fecundados y que se desarrollan como machos o como hembras. En cambio en los monogonontos las hembras producen dos tipos

de huevos (Figura 16-4). Durante la mayor parte del año, las hembras diploides producen **huevos amicticos diploides** con una cáscara delgada, que darán partenogenéticamente hembras amicticas diploides. No obstante, estos rotíferos viven con frecuencia en charcas temporales o en lagos y son cíclicos en sus modelos reproductores. Cualquiera de los varios factores ambientales, por ejemplo, el hacinamiento

CLASIFICACIÓN DEL FILO ROTÍFEROS

Clase Seisonídeos (*G. seison*, vasija de tierra + *eidos*, forma). Marinos; formas alargadas; corona vestigial; sexos de tamaños y formas similares; hembras con un par de ovarios y sin vitelario; género único (*Seison*) con dos especies; epizoicos de branquias de crustáceos (*Nebalia*).

Clase Bdelloídeos (*G. bdella*, sanguijuela + *eidos*, forma). Formas nadadoras o reptantes; extremo anterior; corona normalmente con un par de discos trocales; no se conocen machos; partenogenéticos; dos germovitelarios. Ejemplos: *Philodina* (Figura 16-3), *Rotaria*.

Clase Monogonontos (*G. monos*, uno + *gonos*, glándula sexual primaria). Formas nadadoras o sésiles; un germovitelario; machos enanos; huevos de tres tipos (amicticos, micticos y durmientes). Ejemplos: *Asplanchna* (Figura 16-2B), *Epiphanes*.

to, la dieta o el fotoperíodo (según las especies), pueden inducir que los huevos amicticos desarrollen hembras micticas que producirán **huevos micticos haploides** con una cáscara delgada. Si estos huevos no son fecundados, darán machos haploides. Pero si son fecundados, producen una cáscara espesa y resistente, y entran en un período latente. Sobreviven al invierno («huevos de invierno») o hasta que las condiciones ambientales sean apropiadas de nuevo, y entonces eclosionan dando hembras diploides. Con frecuencia, los huevos en estado latente se dispersan por el aire o por medio de las aves, lo que explica la peculiar distribución de los rotíferos.

El aparato reproductor masculino consta de un solo testículo y un conducto espermático ciliado que continúa hasta el poro genital (en general, los machos carecen de cloaca). El final del conducto está especializado como órgano copulador. La cópula es generalmente hipodérmica, esto es, el pene puede penetrar por cualquier parte de la pared del cuerpo de la hembra e inyecta el esperma directamente en el pseudocoele.

Las hembras nacen con los caracteres del adulto y necesitan sólo unos pocos días de crecimiento para alcanzar la madurez. Con frecuencia los machos no crecen y son sexualmente maduros al nacer.

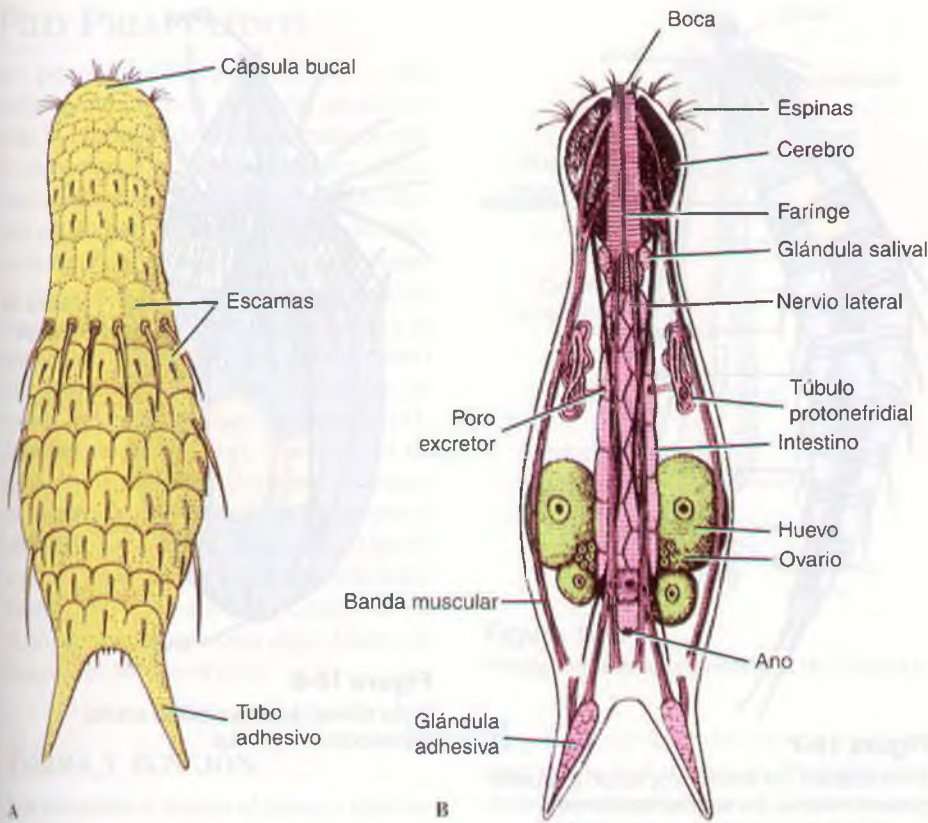


Figura 16-5

Chaetonotus, un gastrotríco. A, Cara dorsal. B, Estructura interna, vista ventral.

Constancia nuclear

La mayor parte de las estructuras de los rotíferos son sincitiales, pero en varios órganos los núcleos muestran una constancia en número notable dentro de una misma especie (eutelia). Por ejemplo, E. Martini (1912) informó que en una especie de rotífero siempre encontraba 183 núcleos en el cerebro, 39 en el estómago, 172 en el epitelio de la corona y así sucesivamente. Los organismos con eutelia muestran un preciso control genético de la división y diferenciación nuclear. Los núcleos están programados para diferenciarse y dividirse un número exacto de veces, deteniéndose cuando se alcanza el número fijado.

FILO GASTROTRÍCOS

Los gastrotrícos (G. *gaster*, *gastros*, estómago, vientre + *thrix*, *trichos*, pelo) incluyen pequeños animales aplanados ventralmente de unos 65 a 500 μm de longitud, a veces parecidos a los rotíferos, pero sin corona ni mástax, y con cerdas y unas escamas características en el cuerpo. Se encuentran generalmente deslizándose en el fondo, en alguna planta

acuática o en un sustrato animal, por medio de sus cilios ventrales, o forman parte de la meiofauna de los espacios intersticiales entre las partículas del fondo.

Los gastrotrícos se encuentran en agua dulce y salada. Las 400 o más especies están repartidas por igual en ambos medios. Muchas especies son cosmopolitas, pero sólo unas pocas se encuentran simultáneamente en las aguas dulces y en el mar. Todavía queda mucho por saber de su distribución.

FORMA Y FUNCIÓN

Los gastrotrícos (Figuras 16-5 y 16-6) generalmente son alargados, con una superficie dorsal convexa que lleva un entramado de cerdas, espinas o escamas y una superficie ventral aplanada ciliada. Las células de la superficie ventral pueden ser monociliadas o multiciliadas. La cabeza es frecuentemente lobulada y ciliada y el extremo caudal puede estar bifurcado.

Por debajo de la cutícula se encuentra una epidermis sincitial. La musculatura longitudinal está mejor desarrollada que la circular y en la mayor parte de los

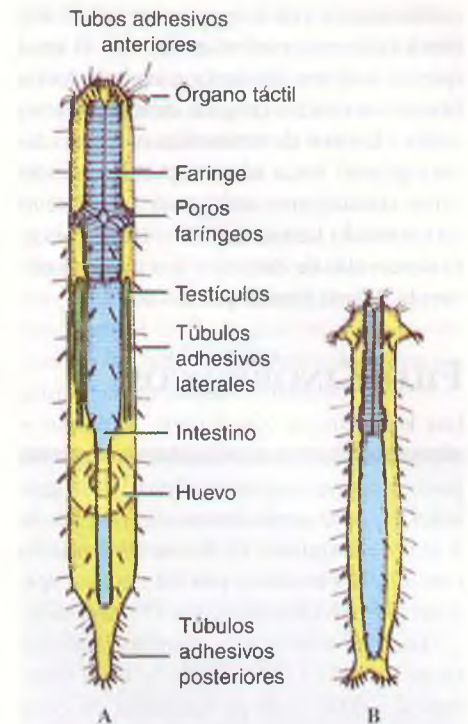


Figura 16-6

Gastrotrícos del orden Macrodasyoideos, A, *Macrodasys*, B, *Turbanella*.

casos es lisa. Los tubos adhesivos segregan una sustancia para la fijación. Se presenta un sistema doble de glándulas para la fijación y la liberación, similar al descrito para los turbelarios (p. 285). El pseudoceloma está en ocasiones reducido y no contiene amebocitos.

El tubo digestivo es completo y está compuesto de boca, faringe muscular, estómago-intestino y ano (Figura 16-5B). La alimentación consiste en algas, protozoos y detritos que son dirigidos hacia la boca por los cilios de la cabeza. La digestión puede ser extracelular. Los protonefridios están equipados con **solenocitos** en lugar de con células flamígeras. Los solenocitos tienen un único flagelo encerrado en un cilindro de varillas citoplasmáticas.

El sistema nervioso incluye un cerebro cercano a la faringe y un par de cordones nerviosos laterales. Las estructuras sensoriales son similares a las de los rotíferos, excepto en que por lo general carecen de ojos. Las cerdas sensoriales, a menudo concentradas en la cabeza, son cilios modificados.

Los gastrotrícos son hermafroditas, aunque el aparato masculino de algunos es

rudimentario, por lo que las hembras son funcionalmente partenogenéticas. Al igual que los rotíferos, los gastrotricos producen huevos de cáscara delgada de rápido desarrollo y huevos de resistencia con una cáscara gruesa. Estos últimos pueden resistir duras condiciones ambientales y sobrevivir en estado latente durante algunos años. El desarrollo es directo y los jóvenes tienen la misma forma que los adultos.

FILO KINORRINCOS

Los kinorrincos (*G. kinein*, moverse + *rhynchos*, pico) son animales marinos un poco mayores que los rotíferos y los gastrotricos, pero generalmente de no más de 1 mm de longitud. El filo se ha llamado también *Echinodera*, por su cuello espinoso. Se han descrito unas 175 especies.

Los kinorrincos son cosmopolitas que viven de polo a polo, desde la zona intermareal a 6000 m de profundidad. Muchos viven en el fango o en arena fangosa, pero a veces se han encontrado entre masas de algas, esponjas u otros invertebrados. Se alimentan fundamentalmente de diatomeas. Entre los géneros mejor conocidos de los kinorrincos podemos citar *Echinoderes*, *Pycnophyes* y *Kinorhynchus*.

FORMA Y FUNCIÓN

El cuerpo de los kinorrincos está dividido en 13 segmentos, que llevan espinas pero no cilios (Figura 16-7). La cabeza retráctil tiene un círculo de espinas y una pequeña probóscide extensible. El cuerpo es plano ventralmente y convexo dorsalmente. La pared del cuerpo está compuesta por una cutícula, una epidermis sincitial y unos cordones epidérmicos longitudinales muy parecidos a los de los nematodos. La disposición de los músculos está correlacionada con los segmentos y se presentan bandas circulares, longitudinales y diagonales.

Un kinorrinco no puede nadar. En los sedimentos y en el lodo, donde vive normalmente, cava extendiendo la cabeza en el fango y anclándose con las espinas. Entonces tira del cuerpo hacia delante hasta que la cabeza se retrae dentro del cuerpo. Cuando son molestados, los kinorrincos retraen la cabeza y la protegen mediante un sistema de cierre formado por placas cuticulares (Figura 16-7).

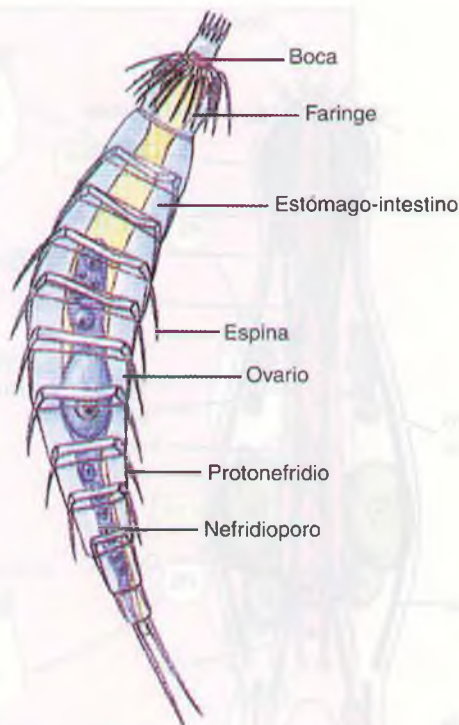


Figura 16-7

Echinoderes, un kinorrinco, es un pequeño gusano marino. La segmentación es superficial. La cabeza con su círculo de espinas es retráctil.

El tubo digestivo es completo, con una boca en el extremo de la probóscide, una faringe, un esófago, un estómago-intestino y un ano. Los kinorrincos se alimentan de diatomeas o del material orgánico del lodo donde viven.

El pseudocoele está lleno de amebocitos que contienen fluido. El sistema excretor está formado por protonefridios con solenocitos multinucleados a cada lado de los segmentos 10 y 11 del animal. Cada solenocito tiene un flagelo largo y uno corto.

El sistema nervioso está en contacto con la epidermis, un cerebro multilobulado que rodea la faringe y un cordón nervioso ventral con ganglios que se extiende a través del cuerpo. Los órganos sensoriales están representados por ocelos en algunos y por cerdas sensoriales.

Los sexos están separados, con gónadas pares y gonoductos. Hay una serie de unos seis estados juveniles y un adulto definitivo que no sufre mudas.

FILO LORICÍFEROS

Los loricíferos (*L. lorica*, loriga, coraza + *G. phora*, llevar) constituyen un

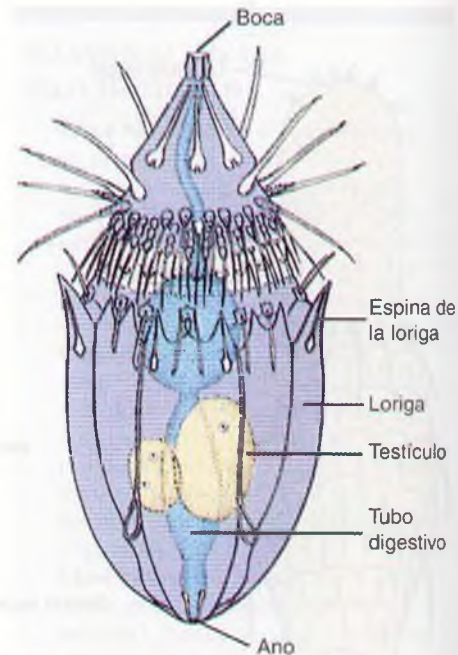


Figura 16-8

Vista dorsal de un loricífero adulto, *Nanalaricus mysticus*.

filo de animales recientemente descrito (1983). Estos diminutos animales (0,25 mm de longitud) viven en los espacios entre los granos de arena del fondo marino, a los que se adhieren fuertemente. Aunque la descripción original está basada en ejemplares de la costa francesa, parecen estar ampliamente distribuidos por todo el mundo.

FORMA Y FUNCIÓN

Los loricíferos tienen estiletes orales y escalidas bastante semejantes a las de los kinorrincos, y toda la parte anterior del cuerpo puede retraerse en el interior de la loriga circular (Figura 16-8). La naturaleza de su dieta se desconoce. El cerebro ocupa casi por completo la cabeza, y las escalidas están innervadas por nervios desde el cerebro y otros ganglios. Los sexos son separados, pero se desconocen detalles de la reproducción. Los jóvenes se parecen a los adultos en varios aspectos, pero presentan un par de apéndices caudales o pies que se cree tienen función locomotora.

FILO PRIAPÚLIDOS

Los priapúlidos (G. *priapos*, falo + *ida*, sufijo plural) son un pequeño grupo (de sólo 15 especies) de gusanos marinos que se encuentran principalmente en aguas frías de ambos hemisferios. Han sido citados en la costa del Atlántico, desde Massachusetts hasta Groenlandia y a lo largo de las costas del Pacífico desde California hasta Alaska. Viven en el fango y la arena del fondo marino, desde zonas intermareales hasta profundidades de varios miles de metros. *Tubiluchus* (L. *tubulus*, dim. de *tubus*, conducción de agua) es un diminuto detritívoro adaptado a la vida intersticial en sedimentos coralinos templados. *Maccabeus* (bautizado así en recuerdo de un patriota judío muerto 160 años antes de Cristo) es un pequeño animal tubícola descubierto en fangos del Mediterráneo.

FORMA Y FUNCIÓN

Los priapúlidos tienen el cuerpo cilíndrico, y raramente sobrepasan los 12 a 15 cm de longitud. La mayoría son depredadores y excavadores, que se orientan verticales en el sedimento con la boca dirigida hacia la superficie. Están adaptados a excavar mediante contracciones del cuerpo.

El cuerpo tiene una probóscide, un tronco y uno o dos apéndices caudales (Figura 16-9). La probóscide es eversible, está ornamentada con papilas y finaliza en unas filas de espinas curvas que rodean la boca. La utilizan para explorar el entorno así como para capturar presas pequeñas de cuerpo blando. *Maccabeus* tiene una corona de tentáculos braquiales alrededor de la boca.

El tronco no es metamérico pero está superficialmente dividido en 30 a 100 anillos y cubierto de espinas y tubérculos, probablemente estos últimos de función sensorial. El ano y los poros urogenitales se localizan en el extremo posterior del tronco. Los apéndices caudales son estructuras huecas, que se cree intervienen en la respiración, además de tener funciones quimiorreceptoras. El cuerpo está cubierto por una cutícula quitinosa que se muda periódicamente a lo largo de la vida.

El sistema digestivo consta de una faringe musculosa, un intestino y un recto (Figura 16-9). Hay un anillo nervioso alrededor de la faringe y un cordón medio

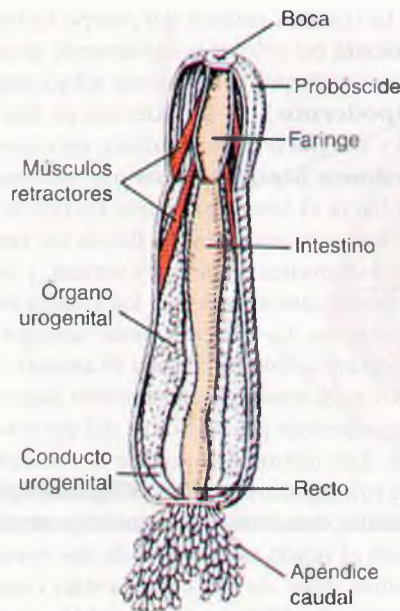


Figura 16-9
Principales estructuras internas de *Priapulus*.

ventral. La cavidad del cuerpo contiene amebocitos y, al menos en *Priapulus caudatus*, corpúsculos con un pigmento respiratorio denominado hemeritrina.

Los sexos son separados; los órganos urogenitales, pares, están constituidos cada uno por una gónada y grupos de solenocitos, ambos conectados a un tubo protonefridial que transporta al exterior tanto los gametos como los productos de desecho. Se conoce muy poco de la embriología. En algunos, el huevo sufre segmentación radial y da lugar a una esteogastrula. La larva de *Priapulus* cae al fondo y adquiere hábitos detritívoros.

Considerados durante mucho tiempo pseudocelomados, los priapúlidos fueron incluidos como celomados cuando se descubrieron núcleos en membranas que limitan la cavidad del cuerpo, lo que constituiría un peritoneo. Sin embargo, la microscopía electrónica ha demostrado que los núcleos de sus células musculares son periféricos y que estas células segregan una membrana extracelular, lo que da una apariencia falsa de un revestimiento epitelial.

FILO NEMATODOS: GUSANOS REDONDOS

Se han citado unas 12 000 especies de nematodos (G. *nematos*, hebra), pero se ha estimado que si se conocieran todas las que existen, su número sería de casi

500 000. Viven en el mar, en agua dulce y en el suelo, desde las regiones polares a los trópicos, y desde las montañas a las profundidades marinas. Un buen suelo de cultivo puede contener miles de millones de nematodos por acre. También los nematodos parasitan virtualmente todo tipo de animales y muchas plantas. Los efectos de la infestación de los nematodos en las cosechas, animales domésticos y en el hombre hacen de este filo uno de los más importantes de todos los grupos de animales parásitos.

En 1963, Sydney Brenner comenzó a estudiar un nematodo de vida libre, *Caenorhabditis elegans*, lo que constituyó el comienzo de una investigación enormemente provechosa. Actualmente, este nematodo se ha convertido en uno de los más importantes modelos experimentales en biología. Se ha podido seguir el origen y destino de todas y cada una de sus células, desde el cigoto hasta el adulto, y se conoce el esquema completo de su sistema nervioso, con todas sus neuronas y sus correspondientes conexiones. Se ha mapeado su genoma casi por completo, y los científicos están trabajando en la secuenciación del genoma completo (unos tres millones de bases). Se han llevado a cabo, y se llevarán aún más, muchos descubrimientos básicos utilizando *C. elegans*.

Los nematodos de vida libre se alimentan de bacterias, levaduras, hifas de hongos y de algas. Pueden ser saprozoicos o coprozoicos (viven en la materia fecal). Las especies depredadoras pueden comer rotíferos, tardígrados, pequeños anélidos y otros nematodos. Muchas especies se alimentan de los jugos de las plantas superiores, en las que penetran, causando a veces daños de grandes proporciones en la agricultura. Los mismos nematodos pueden ser presa de ácaros, larvas de insectos y hasta de hongos que los capturan. Uno de los nematodos de vida libre, *Caenorhabditis elegans*, es fácil de cultivar en el laboratorio y se ha convertido en un modelo inapreciable para el estudio básico de la biología del desarrollo.

Virtualmente todas las especies de vertebrados y muchos invertebrados sirven como hospedadores a uno o más tipos de

nematodos parásitos. Los nematodos parásitos del hombre producen muchas molestias, enfermedades y la muerte, y para los animales domésticos son una fuente de grandes pérdidas económicas.

FORMA Y FUNCIÓN

Los caracteres distintivos de este grupo de animales son su forma cilíndrica, su cutícula flexible e inerte, su carencia de cilios móviles o flagelos (excepto en una especie), los músculos de la pared del cuerpo, que tienen características inusuales, como el hecho de que sólo discurren en dirección longitudinal, y la eutelia. Los nematodos no tienen protonefridios, hecho relacionado con su carencia de cilios; su sistema excretor consta de una o más células glandulares grandes que abren en el poro excretor, o en un sistema de canales sin células glandulares, o con células y canales juntos. Su faringe es típicamente muscular, con una luz trirradiada que recuerda a la faringe de los gastrotricos y de los kinorinicos. El uso del pseudocoele como órgano hidrostático está muy extendido en los nematodos, y gran parte de su morfología funcional puede entenderse mejor en el contexto de la **alta presión hidrostática** (turgescencia) del pseudocoele.

La mayoría de los nematodos tienen menos de 5 cm de longitud y muchos son microscópicos, pero algunos alcanzan más de 1 m de longitud.

La cubierta externa del cuerpo es una **cutícula** no celular relativamente gruesa secretada por la epidermis subyacente (**hipodermis**). La hipodermis es sincitial y sus núcleos se localizan en cuatro **cordones hipodérmicos** que sobresalen hacia el interior (Figura 16-10). Los cordones dorsal y ventral llevan los nervios longitudinales dorsal y ventral, y los cordones laterales llevan los conductos excretores. La cutícula tiene una gran importancia funcional para el animal, al servir para resistir la alta presión hidrostática ejercida por el fluido del pseudocoele. Las distintas capas de la cutícula son principalmente de **colágeno**, una proteína estructural que también abunda en el tejido conjuntivo de los vertebrados. Tres de las capas están compuestas de fibras entrecruzadas, que confieren al animal cierta elasticidad longitudinal, pero que limitan considerablemente su capacidad para la expansión lateral.

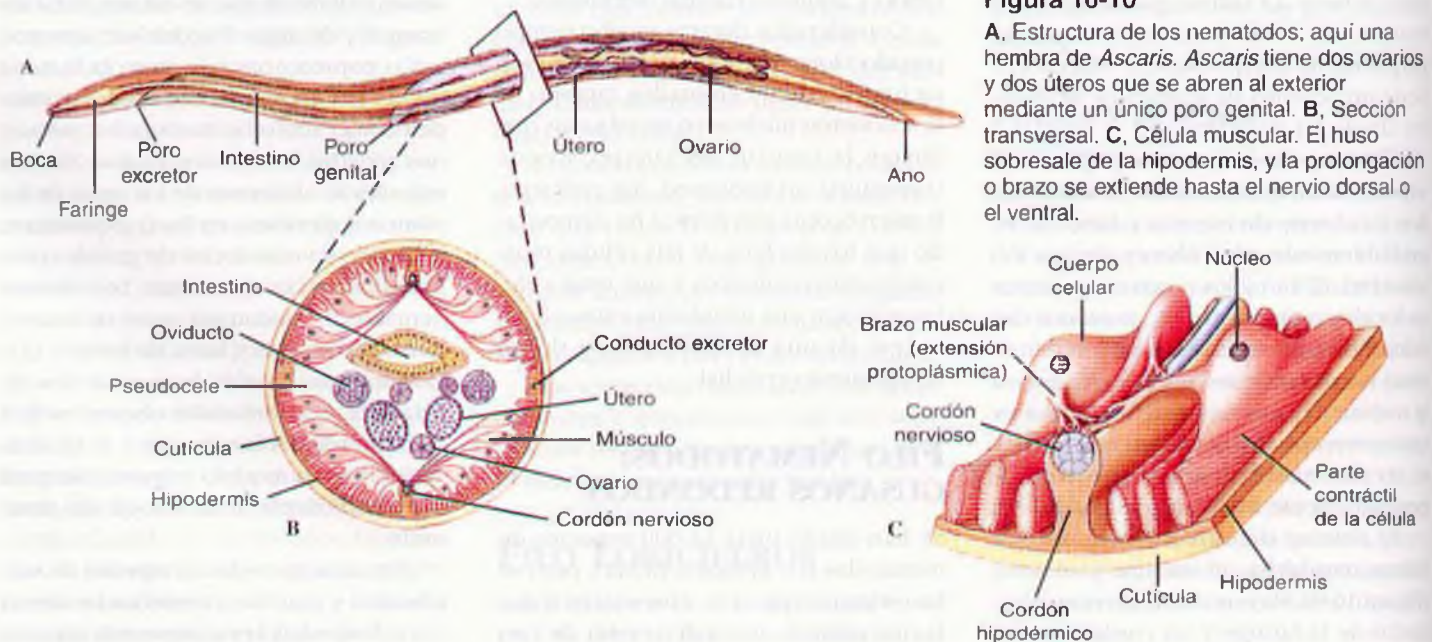
Los músculos de la pared del cuerpo de los nematodos son poco comunes. Se sitúan por debajo de la hipodermis y sólo se contraen longitudinalmente. No existe musculatura circular en la pared del cuerpo. Los músculos están dispuestos en cuatro bandas, o cuadrantes, marcadas por los cuatro cordones hipodérmicos (Figura 16-10). Cada célula muscular tiene una porción **fibrilar** contráctil (o **huso muscular**) y una porción **sarcomérica** no contráctil (cuerpo celular).

El huso es distal y está confinado a la hipodermis, y los cuerpos celulares sobresalen hacia el pseudocoele. El huso es estriado con bandas de actina y miosina, lo que recuerda al músculo esquelético de los vertebrados (Figura 10-7, p. 189, y 647). El cuerpo celular contiene el núcleo y es el principal depósito del glucógeno almacenado en el animal. De cada cuerpo celular se extiende un saliente o **brazo muscular** hacia los nervios ventral o dorsal. Aunque no es exclusiva de los nematodos, esta disposición es muy curiosa; en muchos animales las prolongaciones nerviosas (axones, p. 722) se extienden hasta el músculo, en lugar de lo contrario.

El fluido que rellena el pseudocoele, que baña los órganos internos, constituye un esqueleto hidrostático que está presente en muchos invertebrados, y que presta soporte para la transmisión de la fuerza de la contracción muscular al fluido encerrado no comprimible. Normalmente, la disposición muscular es antagonista, de forma que el movimiento se efectúa en una dirección por la contracción de un grupo de músculos y el movimiento en el sentido opuesto por el grupo de músculos antagonistas. No obstante, como los nematodos no tienen musculatura circular en la pared del cuerpo para que actúe en antagonismo con la musculatura longitudinal, es la cutícula la que debe realizar esa función. Cuando se contraen los músculos de un lado

Figura 16-10

A, Estructura de los nematodos; aquí una hembra de *Ascaris*. *Ascaris* tiene dos ovarios y dos úteros que se abren al exterior mediante un único poro genital. B, Sección transversal. C, Célula muscular. El huso sobresale de la hipodermis, y la prolongación o brazo se extiende hasta el nervio dorsal o el ventral.



del cuerpo, comprimen a la cutícula y la fuerza de contracción es transmitida (por el fluido del pseudocel) al otro lado del nematodo, dilatando su cutícula. Esta compresión de la cutícula en el lado de la contracción muscular y el estiramiento del lado opuesto son las fuerzas que vuelven al cuerpo a su posición de reposo cuando los músculos se relajan; esto produce el característico movimiento de sacudida de los nematodos. Un incremento en la eficacia de este sistema puede ser llevado a cabo sólo por un aumento en la presión hidrostática. En consecuencia, la presión hidrostática del pseudocel de un nematodo es mucho más alta que la encontrada en otros tipos de animales con esqueleto hidrostático, pero que además poseen músculos antagonísticos.

El tubo digestivo de un nematodo está compuesto de boca (Figura 16-10), faringe muscular, un intestino largo no muscular, un recto corto y un ano terminal. El alimento es succionado al interior de la faringe cuando los músculos de la porción anterior se contraen rápidamente y abren su luz. La relajación de los músculos por delante del bolo alimenticio cierra la luz de la faringe, empujando la comida hacia atrás en el intestino. Éste es monoestratificado. La comida avanza en sentido antero-posterior por movimientos del cuerpo y es empujada por la comida adicional que pasa al intestino a través de la faringe. La defecación se efectúa mediante músculos que abren el ano, y la fuerza de expulsión procede de la presión del pseudocel que rodea las vísceras.

Los adultos de muchos nematodos parásitos tienen un metabolismo energético anaerobio; así, el ciclo de Krebs y el sistema citocrómico característicos del metabolismo aeróbico faltan. La energía procede de la glicolisis y probablemente a través de alguna secuencia de transporte de electrones conocida incompletamente. Es interesante que algunos nematodos de vida libre y los estados libres de algunos nematodos parásitos sean aerobios obligados, y tengan ciclo de Krebs y sistema citocrómico.

Alrededor de la faringe existe un **anillo de tejido nervioso y ganglios** que envían pequeños nervios hacia el extremo anterior y a los dos **cordones nerviosos**, uno dorsal y otro ventral. Las **papilas sensoriales** se concentran alre-

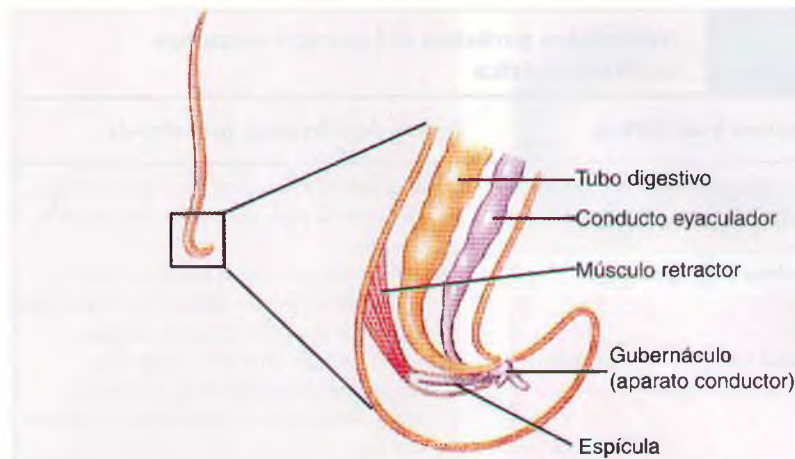


Figura 16-11

Extremo posterior de un nematodo macho.

dedor de la cabeza y de la cola. Los **anfidios** son órganos sensoriales complejos que abren a cada lado de la cabeza, un par o a veces más, casi al mismo nivel que el círculo cefálico de papilas. Las aberturas anfidiales conducen al interior de un orificio cuticular profundo con terminaciones sensoriales de cilios modificados. En general, los anfidios están reducidos en los zooparásitos, pero muchos nematodos parásitos llevan un par de **fasmidios** bilaterales cerca del extremo posterior, que tienen una estructura similar a la de los anfidios.

La mayoría de los nematodos son dioicos. El macho es más pequeño que la hembra y, en general, su extremo posterior lleva un par de **espinas copuladoras** (Figura 16-11). La fecundación es interna, y los huevos generalmente se almacenan en el útero hasta su puesta. Después del desarrollo embrionario, el huevo eclosiona dando un individuo juvenil. Los cuatro estados embrionarios están separados por un cambio, o muda, de la cutícula. Muchos nematodos parásitos tienen estados juveniles de vida libre. Otros requieren un hospedador intermediario para completar su ciclo vital.

ALGUNOS NEMATODOS PARÁSITOS

Como ya mencionamos anteriormente, casi todos los vertebrados y muchos invertebrados son parasitados por nematodos. Unos cuantos son patógenos importantes de la especie humana y de los animales domésticos. En Norteaméri-

Las espinas copuladoras de los nematodos machos no son verdaderos órganos de penetración, ya que no conducen el esperma, sino que son otra adaptación frente a la alta presión hidrostática interna. Las espículas deben mantener abierta la vulva de la hembra mientras que los músculos eyaculadores superan la presión hidrostática de la hembra, e inyectan rápidamente esperma en su conducto reproductor. Además los espermatozoides de los nematodos son los únicos, entre los estudiados en el reino animal, que carecen de flagelo y acrosoma. En el interior del tracto reproductor femenino, el esperma se vuelve ameboideo y se mueve mediante movimientos pseudopodiales. ¿Podría ser esto otra adaptación a la alta presión hidrostática del pseudocel?

ca, algunos son parásitos comunes del hombre (Tabla 16-1), pero estos mismos y muchos otros abundan en general en los países tropicales. En esta discusión sólo mencionaremos unos pocos.

Ascaris lumbricoides: la lombriz intestinal grande del hombre

Ascaris (*G. askaris*, gusano intestinal) se selecciona con frecuencia como modelo en estudios de Zoología, así como para trabajos experimentales. Por eso es probable que se sepa mucho más de la estructura, fisiología y bioquímica de *Ascaris* que de cualquier otro nematodo. Este género incluye varias especies. Una

Tabla 16-1

Nematodos parásitos del hombre comunes en Norteamérica

Nombres comunes y científicos	Forma de infección; prevalencia
Anquilostomas (<i>Ancylostoma duodenale</i> y <i>Necator americanus</i>)	Contacto en el suelo con los juveniles que perforan la piel; común en los estados del Sur.
Oxiuro (<i>Enterobius vermicularis</i>)	Inhalación de polvo con huevos y por contaminación con los dedos; el parásito más común en los Estados Unidos.
Lombriz intestinal (<i>Ascaris lumbricoides</i>)	Ingestión de huevos embrionados en alimentos contaminados; común en áreas rurales de los Apalaches y estados del Sur.
Triquina (<i>Trichinella spiralis</i>)	Ingestión de carne de cerdo infestada; ocasional en el hombre en toda Norteamérica.
Tricuro (<i>Trichuris trichiura</i>)	Ingestión de alimentos contaminados o por hábitos no higiénicos; en general, común en donde se encuentra <i>Ascaris</i> .



A



B

Figura 16-12

A, Lombriz intestinal *Ascaris lumbricoides*, macho y hembra. El macho, arriba, es más pequeño y tiene el extremo posterior doblado de forma característica. Las hembras de este nematodo pueden alcanzar hasta 30 cm de longitud. B, Intestino de un cerdo, completamente bloqueado por *Ascaris suum*. Una infestación tan fuerte es también relativamente común en el hombre con *Ascaris lumbricoides*.

de las más comunes *Ascaris megalocephala*, se encuentra en el intestino de los caballos. *A. lumbricoides* (Figura 16-12) es uno de los parásitos más comunes del hombre; cálculos recientes han mostrado una prevalencia superior al 64% en algunas áreas del sureste de los Estados Unidos y alrededor de mil millones de personas en todo el mundo. El nematodo mayor del cerdo, *A. suum*, es muy cercano morfológicamente a *A. lumbricoides*, y se consideraron durante mucho tiempo como la misma especie.

Una hembra de *Ascaris* puede poner 200 000 huevos diarios, que pasan a las heces del hospedador. En condiciones apropiadas del suelo, el desarrollo se completa en dos semanas. La luz directa del sol y las altas temperaturas los matan con

rapidez, pero los huevos tienen una tolerancia asombrosa a otras condiciones adversas, como la desecación o la carencia de oxígeno. Los huevos pueden permanecer viables en el suelo durante meses o incluso años. La infección por lo general ocurre cuando los huevos son ingeridos con vegetales no cocinados o cuando los niños se meten en la boca los dedos sucios o juguetes. La costumbre de defecar en el campo, abandonando sin más las heces, «siembra» el suelo, y los huevos viables permanecerán mucho tiempo en él después de que hayan desaparecido todos los signos de material fecal.

Cuando un hospedador se traga los huevos con embriones, las larvillas quedan libres, perforan la pared intestinal hasta el interior de las venas o de los

Otros ascáridos son comunes en animales salvajes y domésticos. Por ejemplo, las especies de *Toxocara* se encuentran en perros y gatos. Su ciclo vital es por lo general similar al de *Ascaris*, pero los juveniles con frecuencia no completan su migración a través de los tejidos en el perro adulto, permaneciendo en el cuerpo del hospedador en estado latente del desarrollo. Sin embargo, la preñez de la hembra estimula a los jóvenes a migrar, e infestar dentro del útero a los embriones. Los cachorros nacen con el parásito. Estos ascáridos también sobreviven en el hombre, pero sin completar su desarrollo, conduciendo en los niños a una situación ocasionalmente sería conocida como *larvas viscerales emigrantes*. ¡Este es un buen argumento para que los propietarios de los animales domésticos se deshagan de una forma higiénica de las heces caninas!

vasos linfáticos por donde son conducidas hacia el corazón y los pulmones. Allí rompen los alvéolos y suben por los bronquios hasta la tráquea. Si la infección es grande, se puede producir una neumonía grave en esa fase. Cuando alcanzan la faringe, los jóvenes son tragados, pasan a través del estómago y maduran, unos dos meses después de haber sido ingeridos. En el intestino, donde se alimentan de los contenidos intestinales, provocan molestias abdominales y reacciones alérgicas y, si se presentan en gran número, pueden producir bloqueo intestinal. No es rara la perforación intestinal, que desemboca en una peritonitis, y los ejemplares erráticos pueden salir ocasionalmente a través del ano o de la garganta, o pueden entrar en la tráquea o en las trompas de Eustaquio y en el oído medio.

Anquilostomas

El nombre de los anquilostomas hace referencia al hecho de que su extremo anterior se curva dorsalmente a modo de gancho. La especie más común es *Necator americanus* (L. *necator*, matador), cuyas hembras superan los 11 mm de longitud. Los machos pueden alcanzar 9 mm. En la boca poseen grandes placas (Figura 16-13) con las que cortan la mucosa intestinal del hospedador para chupar y bombear sangre hacia su intes-



Figura 16-13

Sección del extremo anterior de un anquilostoma sujeto al intestino de un perro. Las mandíbulas de la boca oprimen una porción de la mucosa de la que la gruesa faringe muscular succiona sangre. La glándula esofágica segrega un anticoagulante que impide la coagulación de la sangre.

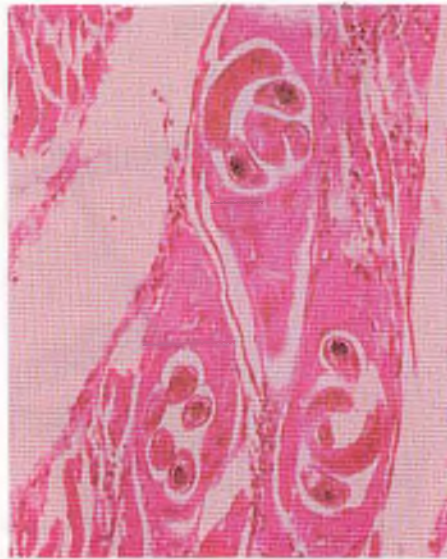


Figura 16-14

Sección de un músculo humano, infestado con *Trichinella spiralis*. Los juveniles se encuentran en el interior de las células musculares que los animales han inducido a transformarse en células nodrizas (conocidas comúnmente como quistes). Es evidente una reacción inflamatoria alrededor de las células nodriza. Los jóvenes pueden vivir entre 10 y 20 años, y las células nodriza pueden calcificarse.



Figura 16-15

Oxiuro, *Enterobius vermicularis*. A, Hembra adulta del intestino grueso humano (ligeramente aplanada en la preparación), aumentada unas 20 veces. B, Grupos de huevos de oxiuro, que se depositan por la noche alrededor del ano del hospedador, quien, al rascarse, dormido, puede contaminarse con las uñas de los dedos y la ropa. Este puede ser el helminto parásito más común y más extendido del hombre.

tino, en donde es digerida parcialmente y se absorben los nutrientes. Succionan mucha más sangre de la que necesitan para alimentarse y por eso las infecciones masivas causan anemia al paciente. La enfermedad producida por el anquilostoma puede provocar en los niños retraso en el crecimiento físico y mental y una pérdida general de energía.

Los huevos pasan a las heces y los jóvenes salen de ellos en el suelo, en donde se alimentan de bacterias. Cuando la piel humana entra en contacto con el suelo, los jóvenes excavan en ella y son transportados por la sangre hacia los pulmones y finalmente hasta el intestino de una manera similar a la descrita para *Ascaris*.

Triquina

Trichinella spiralis (G. *trichinos*, de pelo + *ella*, sufijo dim.) es un pequeño nematodo responsable de la **triquinosis**, enfermedad potencialmente mortal. Los adultos perforan en la mucosa del intestino delgado donde la hembra produce larvillas. Estas crías penetran en los vasos sanguíneos y son transportadas por el

organismo, donde pueden aparecer en cualquier localización. En algún momento, penetran en las células musculares dando lugar a uno de los mayores parásitos intracelulares conocidos. Los jóvenes causan una asombrosa redirección de la expresión génica de la célula hospedadora, que pierde su estríación y se vuelve una **célula nodriza** que alimenta al parásito (Figura 16-14). Cuando se ingiere carne que contiene estas larvas, éstos se liberan en el intestino, donde maduran.

Además de al hombre, *T. spiralis* puede infestar a otros muchos mamíferos, incluyendo cerdos, ratas, gatos y perros. El perro puede infestarse al comer desperdicios que contengan resto de cerdo con quiste, o al comer ratas infestadas. Se conocen otras cuatro especies de *Trichinella* que se diferencian en la distribución geográfica, ineffectividad a las distintas especies de hospedadores y resistencia a la congelación.

Las invasiones masivas pueden causar la muerte, pero las ligeras son mucho más frecuentes: alrededor de un 2,4% de la población de los Estados Unidos está infestada.

Lombrices intestinales (oxiuros, lombrices blancas)

Las lombrices intestinales, *Enterobius vermicularis* (G. *enteron*, intestino + *bios*, vida), que provocan una enfermedad leve, son el parásito helminto más común del hombre en los Estados Unidos. Su porcentaje se calcula en un 30% en los niños y un 16% en los adultos. Los parásitos adultos (Figura 16-15) viven en el intestino grueso y en el ciego. Las hembras, de más de 12 mm de longitud, migran por la noche a la región anal para poner los huevos (Figura 16-15). Al rascarse por el picor producido, se contaminan eficazmente las manos y la ropa. Los huevos se desarrollan con rapidez y se convierten en infestivos en seis horas a la temperatura del cuerpo. Cuando se tragan, eclosionan en el duodeno y maduran en el intestino grueso.

Los miembros de este orden de nematodos tienen **haplodiploidía**, una característica mostrada por muy pocos grupos de animales, notablemente en muchos insectos himenópteros (p. 426). Los machos son haploides y producidos partenogenéticamente; las hembras son diploides ya que provienen de huevos fecundados.

Generalmente el diagnóstico de muchos nematodos intestinales se lleva a cabo mediante el examen al microscopio de una pequeña porción de heces para encontrar los huevos característicos. No obstante, los huevos de los oxiuros no se encuentran con frecuencia en las heces, ya que la hembra los deposita en la piel de los alrededores del ano. El método de la cinta adhesiva es más efectivo. Se aplica el lado pegajoso de una cinta de celulosa alrededor del ano para recoger los huevos, luego se coloca un vidrio portaobjetos y se examina al microscopio. Existen varios fármacos efectivos contra este parásito, pero todos los miembros de la familia deben ser tratados al mismo tiempo, ya que el parásito se propaga con facilidad a toda la familia.

Filarias

Existen al menos ocho especies de filarias parásitas del hombre y algunas de ellas causan parasitosis muy extendidas. En países tropicales están infectados con *Wuchereria bancrofti* (dedicada a Otto Wucherer) o con *Brugia malayi* (dedicada a S. L. Brug) alrededor de 250 millones de personas, lo que sitúa a estas especies entre los azotes de la Humanidad. Los gusanos viven en el sistema linfático, y la hembras alcanzan 100 mm de longitud. Los síntomas de la enfermedad están asociados con la inflamación y la obstrucción del sistema linfático. Las hembras liberan diminutas larvillas, las **microfilarias**, a la sangre y a la linfa. Las microfilarias son recogidas por un mosquito cuando éste se alimenta y es en él donde se desarrolla el estado infectivo. Éste escapa del mosquito cuando pica de nuevo a una persona, penetrando por la herida producida por la picadura del insecto.

Las manifestaciones extremas de elefantiasis se producen ocasionalmente después de largos y repetidos contactos con el parásito, y se caracterizan por un crecimiento excesivo del tejido conjuntivo y una enorme hinchazón de la parte afectada, como el escroto, piernas, brazos, y más raramente, la vulva y el pecho (Figura 16-16).

Otra filaria puede causar la ceguera del río (oncocercosis) y se transmite por la mosca negra. Infesta más de 30 millones de personas en partes de África, Arabia, América Central y América del Sur.



Figura 16-16

Elefantiasis en la pierna producida por la filaria adulta *Wuchereria bancrofti*, que vive en los conductos linfáticos y bloquea el flujo de la linfa. Los mosquitos recogen con la sangre que les alimenta a las larvillas denominadas microfilarias, que desarrollan entonces un estado infectivo que puede ser transmitido a un nuevo hospedador.

En los Estados Unidos la filaria más común probablemente sea el gusano del corazón de los perros, *Dirofilaria immitis* (Figura 16-17). Transmitida por mosquitos, puede infectar a otros cánidos, gatos, hurones, leones de mar, y ocasionalmente al hombre. A lo largo de los estados de la



Figura 16-17

Dirofilaria immitis, por dentro del ventrículo derecho y por la arteria pulmonar izquierda, de un setter irlandés de ocho años.

costa Atlántica y del Golfo y hacia el norte a lo largo del río Mississippi y a través de los estados del medio Oeste, la prevalencia es de un 45%, siendo menor en otros estados. Estos gusanos causan enfermedades muy graves a los perros, por lo que sus dueños deberían proporcionarles la

CLASIFICACIÓN DEL FILO NEMATODOS

La clasificación de los nematodos es casi satisfactoria a nivel de orden y de superfamilia; la división en clases se basa en características que no son acusadas y que son difíciles de distinguir para un principiante. La clasificación dada aquí es la propuesta por Adamson*, cuyo análisis indica que la tradicional clase Asmíscida es parafiletica.

Clase Rhabditia (*G. rhabdos*, una varilla). Con anfídios enrollados ventralmente o derivados de ellos; tres glándulas esofágicas; algunos con fasmidios; tanto formas libres como

parásitas. Ejemplos: *Caenorhabditis*, *Ascaris*, *Enterobius*, *Necator*, *Wuchereria*.

Clase Enoplea (*G. enoplos*, armado). Con anfídios generalmente bien desarrollados, en forma de saco. Cinco o más glándulas esofágicas; sin fasmidios; sistema excretor carente de canales laterales formado por una o más células glandulares ventrales, o completamente ausente; la mayoría de vida libre aunque incluyen parásitos. Ejemplos: *Dictyophyme*, *Trichinella*, *Trichuris*.

* Adamson, M. 1987. *Canad. J. Zool.* 65: 1478-1482.

medicación adecuada durante la época de mosquitos.

FILO NEMATOMORFOS

El nombre popular de los nematomorfos (*G. nema*, *nematos*, hebra + *morphe*, forma) es «gusano pelo de caballo», basado en la vieja superstición de que los animales surgían de los pelos de caballo que caían al agua. Fueron incluidos junto con los nematodos durante mucho tiempo ya que comparten con ellos la estructura de la cutícula, la presencia de cordones epidérmicos, poseer sólo musculatura longitudinal, y el tipo de sistema nervioso. No obstante, ya que la forma larvaria de algunas especies tiene un parecido sorprendente con la de los priapulidos, es imposible decidir con qué grupo están más estrechamente relacionados los nematomorfos.

Se han citado unas 250 especies de nematomorfos. Son animales de vida libre como adultos y parásitos de artrópodos en su fase larvaria. Los adultos no se alimentan, y viven casi en cualquier lugar mojado o en sus alrededores húmedos si hay oxígeno suficiente. Se piensa que los jóvenes de algunos géneros como *Gordius* (cuyo nombre alude al rey que anudó un intrincado nudo), un género cosmopolita, se enquistan en la vegetación que puede servir más tarde como alimento a un saltamontes o a otro artrópodo. En la forma marina *Nectonema* (*G. nektosi*, nadador + *nemai*, hebra), los jóvenes aparecen en los cangrejos ermitaños o en otros cangrejos.

FORMA Y FUNCIÓN

Los nematomorfos son extremadamente largos y delgados, y de cuerpo cilíndrico. Su longitud varía entre 10 y 70 cm pero su diámetro es solamente de 0,3 a 2,5 mm. Por lo general el extremo anterior es redondeado y el extremo posterior es similar o tiene dos o tres lóbulos caudales (Figura 16-18).

La pared del cuerpo es muy parecida a la de los nematodos; una cutícula diferenciada por secreción; una hipodermis y solamente **musculatura longitudinal**. Los cordones epidérmicos se presentan ventrales o dorsales y ventrales, pero no laterales. En muchos nematomorfos el cordón nervioso ventral está conectado

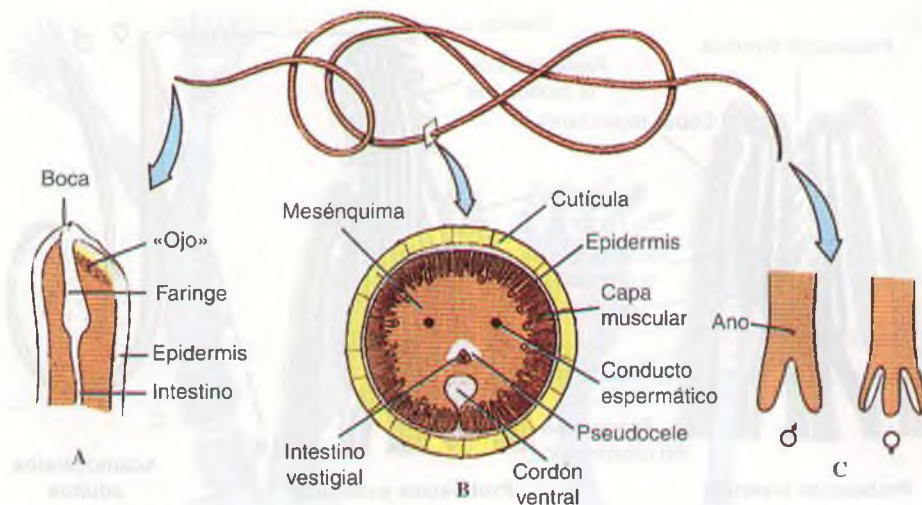


Figura 16-18

Estructura de *Paragordius*, un nematomorfo. **A**, Sección longitudinal a través del extremo anterior. **B**, Sección transversal. **C**, Extremo posterior de un macho y de una hembra. Los nematomorfos son muy largos y muy delgados. Su faringe es generalmente un cordón sólido de células y no es funcional. *Paragordius*, cuya faringe se comunica con el intestino, es raro a este respecto, y también por la posesión de un órgano fotorreceptor («ojo»).

con el cordón ventral hipodérmico por la **lamela nerviosa**.

El sistema digestivo es vestigial. La faringe es un cordón sólido de células y el intestino no se abre en la cloaca. Las formas larvarias absorben el alimento del artrópodo hospedador a través de la pared del cuerpo; los adultos viven, al parecer, de nutrientes almacenados.

Carecen de sistema circulatorio, respiratorio y excretor. Hay un anillo nervioso alrededor de la faringe y un cordón nervioso medioventral.

Los jóvenes no emergen del hospedador artrópodo a menos que haya agua en los alrededores. Con frecuencia, los adultos se ven serpenteando lentamente alrededor de los charcos. Cada sexo tiene un par de gónadas y un par de gonoductos que desembocan en la cloaca. La hembra pone sus huevos en el agua en largos cordones. Los jóvenes salen de los huevos y entran de algún modo en el artrópodo hospedador. Después de varios meses en el hemocelo del hospedador, el adulto escapa al agua. Curiosamente, si el hospedador es un insecto terrestre, es estimulado por un mecanismo desconocido para buscar el agua.

FILO ACANTOCÉFALOS

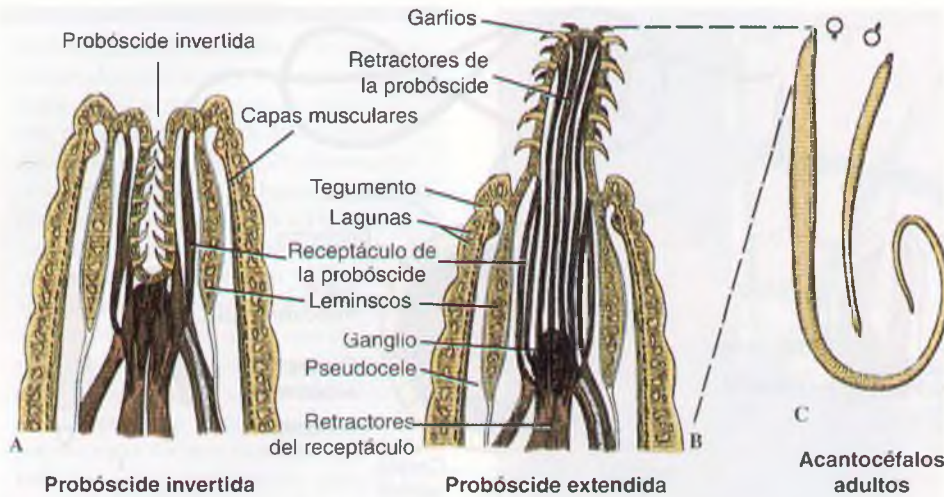
Los miembros de este filo (*G. akantha*, espina o gancho + *kephale*, cabeza) son

conocidos vulgarmente como los «gusanos de cabeza espinosa». El nombre del filo deriva de una de sus características más distintivas, una probóscide cilíndrica invaginable que lleva hileras de espinas curvas, con la que se sujetan al intestino del hospedador. Todos los acantocéfalos son parásitos y viven de adultos en el intestino de los vertebrados.

El tamaño de algunas especies oscila entre menos de 2 mm y más de 1 m de longitud, siendo la hembra, en general, mayor que el macho. Por lo general el cuerpo es aplanado bilateralmente, con numerosos surcos laterales. Por lo común son de color crema pero pueden ser amarillentos o pardos como resultado de la absorción de pigmentos del contenido intestinal.

Los acantocéfalos causan daños traumáticos al penetrar en la pared intestinal con las espinas de la probóscide. En muchos casos hay poca inflamación, pero la respuesta inflamatoria del hospedador para algunas especies es intensa. La infestación por estos gusanos puede producir grandes daños, en particular si la pared intestinal es perforada completamente.

Se conocen más de 500 especies, muchas de las cuales parasitan peces, aves y mamíferos, y el filo tiene una distribución mundial. No obstante, ninguna especie parasita al hombre, aunque en alguna rara ocasión se han dado casos de infestación humana por especies que apa-

**Figura 16-19**

Estructura de un acantocéfalo (Filo Acantocéfalos). A y B. Probóscide retráctil espinosa por la que el parásito se fija al intestino del hospedador y que con frecuencia produce grandes daños. Dado que carece de tubo digestivo, absorbe el alimento a través del tegumento. C, Típicamente el macho es más pequeño que la hembra.

recen con frecuencia en otros hospedadores. *Macracanthorhynchus hirudinaceus* (G. *makros*, largo, grande + *akantiba*, espina, pincho + *rhynchos*, pico) se encuentra en todo el mundo en el intestino delgado de cerdos y, ocasionalmente, de otros mamíferos.

Según las especies de acantocéfalos, las larvas se desarrollan en artrópodos, tanto crustáceos como insectos.

FORMA Y FUNCIÓN

En vida, el cuerpo es algo aplanado; no obstante, es bastante común que los individuos que se han tratado con agua corriente antes de la fijación, tengan el cuerpo turgente y cilíndrico (Figura 16-19C).

La pared del cuerpo es sincitial y la superficie está perforada por pequeñas cavidades de 4 a 6 μm de profundidad, que incrementan mucho el área de la superficie tegumentaria. Un 80% aproximadamente de la anchura del grosor del tegumento es una zona de fibras radiales que contienen un **sistema lagunar** de canales rellenos de líquido (Figura 16-19A y B). Curiosamente, los músculos de la pared del cuerpo tienen apariencia de tubos y están rellenos de fluido. La luz de los músculos se continúa con el sistema lagunar; por tanto, la circulación del fluido lagunar podría transportar nutrientes y evacuar productos de excreción de los músculos. No presentan corazón ni sistema circulatorio, y la contracción muscu-

lar serviría para mover el fluido lagunar a través de los canales y los músculos. Presentan en la pared del cuerpo musculatura longitudinal y circular.

La probóscide que lleva hileras de espinas curvas, está fija en la región del cuello (Figura 16-19) y puede retraerse al interior de un **receptáculo de la probóscide** mediante músculos retractores. Fijados a la región del cuello (pero no dentro de la probóscide) hay dos **lemniscos** alargados (extensiones del tegumento y sistema lagunar) que podrían funcionar como reservorios de fluido lagunar de la probóscide cuando este órgano está invaginado.

No hay sistema respiratorio. Cuando existe, el sistema excretor consiste en un par de **protonefridios** con células flámigeras. Estas unidades forman un tubo común que desemboca en el conducto espermático o en el útero.

El sistema nervioso tiene un ganglio central en el interior del receptáculo de la probóscide, y unos nervios que parten hacia la probóscide y hacia el cuerpo. Hay terminaciones sensoriales en la probóscide y en la bolsa genital.

Como los acantocéfalos no tienen tubo digestivo, deben absorber todos los nutrientes a través de su tegumento. Pueden absorber varias moléculas por mecanismos de transporte de membrana específico, y otras sustancias pueden atravesar su membrana tegumentaria por pinocitosis (probablemente potocitosis). El tegu-

**Figura 16-20.**

Esquema del aparato selector genital de una hembra de acantocéfalo. Es un mecanismo peculiar para separar los huevos maduros fecundados de los inmaduros. Los huevos que contienen larvas entran en la campana uterina y pasan desde el útero al exterior. Los huevos inmaduros se desvían al interior del saco ligamentario ventral o al pseudocelo para continuar su posterior desarrollo.

mento contiene algunas enzimas, como peptidasas, que pueden romper varios dipéptidos, y los aminoácidos son entonces absorbidos por el animal. Al igual que los cestodos, los acantocéfalos requieren un hospedador con una dieta de carbohidratos, pero su mecanismo de absorción de glucosa es diferente. Tan pronto como la glucosa es absorbida, se fosforila y se fragmenta rápidamente, de tal forma que se crea un «sumidero» metabólico por el que puede fluir la glucosa del medio. La glucosa se difunde por un gradiente de concentración en el interior del animal, ya que es continuamente liberada según entra.

Los acantocéfalos son dioicos. Posteriormente se extienden desde el extremo del receptáculo de la probóscide un par de **ligamentos genitales** tubulares, o **sacos ligamentarios**. El macho tiene un par de testículos, cada uno con un conducto deferente y un conducto eyaculador común que termina en un pene pequeño. Durante la cópula el esperma se inyecta en la vagina a través del conducto genital y se introduce en el pseudocelo.

En la hembra, el tejido del ovario en el saco ligamentario se desmenuza para formar **bolas ováricas** que se desprenden y quedan libres en el pseudocelo. Uno de los sacos ligamentarios conduce a una **campana uterina** con forma de saco que recibe a los huevos embrionados con cáscara que están en desarrollo y los pasa hacia el útero (Figura 16-20).

Los huevos embrionados con cáscara que se descargan con las heces del vertebrado hospedador, no eclosionan hasta que no son ingeridos por el hospedador intermediario. Éste es, para *M. birudinaceus*, una de las varias especies de larvas de escarabajos que habitan en el suelo, especialmente las de escarabeidos. Con frecuencia las larvas del escarabajo de junio (*Phyllophaga*) son hospedadores. En ellos la larva (**acantor**) perfora el intestino y se transforma en joven (**cistacanto**). El cerdo se infesta al comer los escarabajos. Las infestaciones múltiples pueden causar daños considerables en el intestino del cerdo y provocar perforaciones.

FILO ENDOPROCTOS

Los endoproctos (G. *entos*, dentro de + *proktos*, ano) son un pequeño filo de alrededor de 150 especies de diminutos animales sésiles que externamente recuerdan a los cnidarios hidroideos, pero que poseen tentáculos ciliados que tienden a enrollarse hacia dentro (Figura 16-21). La mayoría de los endoproctos son microscópicos y ninguno tiene más de 5 mm de longitud. Son formas sésiles y pedunculadas; algunos son coloniales y otros solitarios. Todos son microfagos.

Con la excepción del género *Urnatella* (L. *urna*, urna + *ellus*, sufijo diminutivo) todos los endoproctos son formas marinas que tienen una distribución amplia desde las regiones polares hasta los trópicos. La mayoría de las especies marinas están restringidas a las aguas salobres y a las costas y, con frecuencia, crecen en conchas y algas. Algunos son comensales de anélidos marinos. Los endoproctos dulciacuícolas se encuentran bajo piedras en las corrientes. *U. gracilis* es la única especie de agua dulce común en Norteamérica (Figura 16-21A).

FORMA Y FUNCIÓN

El cuerpo, o **cáliz**, de un endoprocto tiene forma de copa, con una corona o círculo de tentáculos ciliados y puede estar fijo al sustrato por un único pedúnculo y un disco de fijación con glándulas adhesivas, como en los solitarios *Loxosoma* y *Loxosomella* (G. *loxos*, encorvado + *soma*, cuerpo) (Figura 16-21B), o por

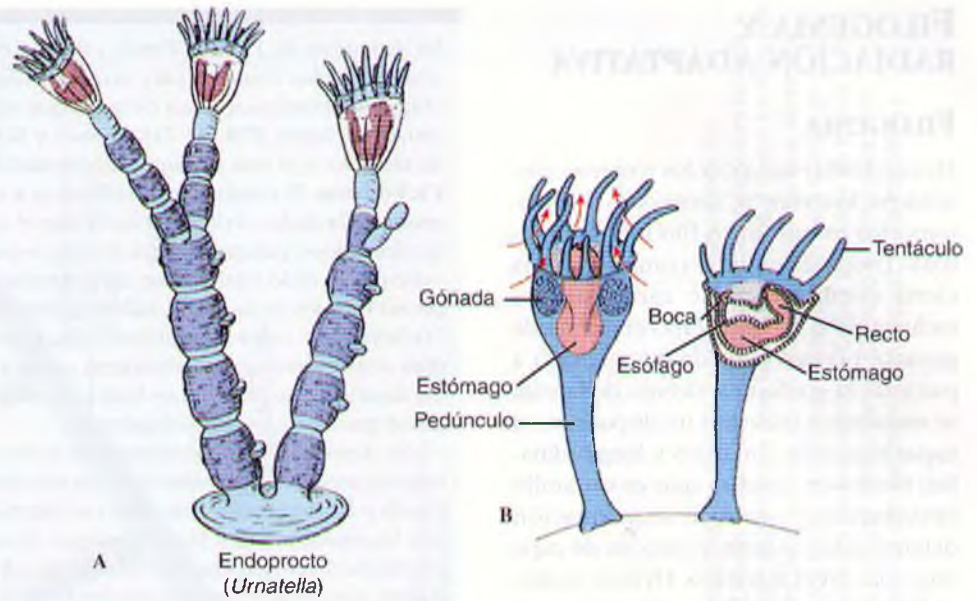


Figura 16-21

A, *Urnatella*, un endoprocto de agua dulce, forma pequeñas colonias de dos o tres pedúnculos en una lámina basal. **B**, *Loxosomella*, un endoprocto solitario. Los endoproctos solitarios y coloniales pueden reproducirse por gemación y sexualmente.

dos o más pedúnculos en las formas coloniales. Tanto los tentáculos como el pedúnculo son prolongaciones de la pared del cuerpo. Hay entre 8 y 30 tentáculos, que pueden moverse individualmente, forman la corona que es ciliada en sus superficies laterales e interna. Los tentáculos pueden curvarse hacia el interior para cubrir y proteger la boca y el ano, pero no pueden retraerse dentro del cáliz.

Por lo general, en los endoproctos los movimientos son restringidos, pero *Loxosoma*, que vive en los tubos de los anélidos marinos, se ha descrito como bastante activo, moviéndose libremente sobre el anélido y su tubo.

El intestino tiene forma de **U** y es ciliado, tanto la boca como el ano se abren en el interior de la corona de tentáculos. Los endoproctos son **microfagos** (se alimentan por **filtración ciliar**). Los largos cilios de los lados de los tentáculos mantienen una corriente de agua que contiene protozoos, diatomeas y partículas de detritos que se mueven entre los tentáculos. Los cilios cortos de las superficies internas capturan el alimento y lo dirigen hacia la boca.

La pared del cuerpo está formada por una cutícula, una epidermis celular y una musculatura longitudinal. El

pseudocelo está relleno de parénquima gelatinoso, en el que están embebidos un par de protonefridios y sus conductos, que se unen para desembocar cerca de la boca. Hay un **ganglio nervioso** bien desarrollado en la cara ventral del estómago, y la superficie del cuerpo lleva cerdas y fosetas sensoriales. Carecen de órganos circulatorios y respiratorios. El intercambio de gases se produce por la superficie del cuerpo, probablemente en gran parte a través de los tentáculos.

Hay especies monoicas, algunas dioicas y otras parecen protándricas; esto es, la gónada produce en primer lugar espermatozoides y más tarde huevos. Los gonoductos se abren en el interior del círculo de los tentáculos.

Los huevos fecundados se desarrollan en una depresión, o bolsa incubadora, situada entre el gonoporo y el ano. Los endoproctos tienen un modelo de segmentación espiral modificado con blastómeros en mosaico. La gástrula se forma por invaginación. La larva, parecida a la trocófora (p. 329) es ciliada y nadadora. Tiene un penacho apical de cilios en el extremo anterior y una corona ciliada alrededor del borde ventral del cuerpo. Eventualmente, la larva se fija al sustrato y sufre una inversión para formar el adulto.

FILOGENIA Y RADIACIÓN ADAPTATIVA

FILOGENIA

Hyman (1951) agrupó a los rotíferos, gastrotricos, kinorincos, nematodos y nematomorfos en un único filo (Asquelmintos). Todos estos filos comparten una cierta combinación de características incluyendo la de un cuerpo en forma de gusano; poseen cutícula diferenciada a partir de la epidermis, debajo de la cual se encuentran músculos no dispuestos en capas regulares, circulares y longitudinales; tienen un cerebro que es un anillo circumentérico; poseen segmentación determinada y eutelia, y carecen de capa muscular en el intestino. Hyman sostiene que las pruebas de las relaciones eran tan concretas y específicas que no podían ser ignoradas. Sin embargo, muchos autores consideran actualmente que las diferencias entre los grupos son suficientes como para considerar a cada uno como un filo independiente, aunque algunos aceptan el concepto de asquelmintos como superfilo. Estos filos podrían haber derivado originalmente de la línea protóstoma por medio de un antecesor común acelomado.

Los loricíferos tienen semejanzas con kinorincos, larvas de priapulidos, larvas de nematomorfos, rotíferos y tardígrados (p. 442). Aunque los loricíferos son poco conocidos, el análisis cladístico sugiere que forman un grupo hermano con los kinorincos y que estos dos filos juntos son el grupo hermano de los priapulidos (Figura 16-22).

Los acantocéfalos son parásitos altamente especializados con una estructura única que han mantenido sin duda durante millones de años. Algún antecesor u otro grupo relacionado que pudiera proporcionar algún indicio sobre las relaciones de los acantocéfalos se extinguió probablemente hace mucho tiempo. Al igual que los cestodos, los acantocéfalos no tienen tubo digestivo, y deben absorber los nutrientes a través del tegumento, pero los tegumentos de ambos grupos difieren mucho en su estructura. Por otra parte, los acantocéfalos son pseudocelomados y presentan eutelia, al igual que los nematodos, aun-

En diciembre de 1995, P. Funch y R. M. Kristensen comunicaron que habían encontrado unas pequeñas criaturas muy extrañas adheridas a las piezas bucales de la cigala (*Nepherops norvegicus*), tan extrañas que no encontraron un filo conocido donde situarlas (Nature **378**:711-714). Funch y Kristensen concluyeron que estos organismos, de tan sólo 0,35 mm de largo, representaban un nuevo filo al que denominaron **Ciclióforos**. El nombre hace referencia a una corona de cilios compuestos, que recuerda la de los rotíferos, con la que el organismo se alimenta. Están descritos como «acelomados», aunque no está claro que puedan tener un pseudocele, y tienen una cutícula. Su ciclo vital parece muy extraño. Los estados sésiles, que se alimentan en las piezas bucales de la cigala, sufren gemación interna para producir formas móviles: (1) larvas que contienen nuevas formas que se alimentan; (2) machos enanos, que se fijan a las formas que se alimentan y que a su vez contienen hembras en desarrollo; (3) hembras que también se fijan a las piezas bucales de la cigala y después producen larvas que se dispersan y degeneran.

Se desconoce si se mantendrá el nuevo filo propuesto después de las futuras investigaciones y es posible que las relaciones con otros filos sean bastante dudosas. Funch y Kristensen piensan que los organismos son protóstomos y observan afinidades con los endoproctos y los ectoproctos. Resulta un poco asombroso, sin embargo, su abundancia sobre las piezas bucales de un hospedador tan conocido como la cigala. ¿Cómo han podido los biólogos no haberse dado cuenta de su presencia antes? Cuando la destrucción de un hábitat conduce a la extinción, al mismo tiempo, de muchas especies cada año, nos preguntamos si existen filos que sufren el mismo destino. S. Conway Morris (Nature **378**:661-662) pondera la posibilidad de futuros filos no descubiertos sugiriendo que el lector necesitaría un par de textos de zoología y un microscopio decente cuando vaya la próxima vez a cenar marisco en su restaurante favorito: «¿Quién sabe qué podría encontrarse escondido bajo la lechuga?».

que en esto también presentan grandes diferencias estructurales y de desarrollo.

Los endoproctos se incluían antiguamente junto con el filo Ectoproctos en un filo denominado Briozoos, pero los ectoproctos son animales celomados y muchos zoólogos prefieren considerarlos como un grupo independiente. Los ectoproctos se denominan aún briozoos. Este filo podría estar lejanamente relacionado con los ectoproctos, pero hay muy pocas pruebas de una relación estrecha. Los endoproctos podrían haberse originado como una rama temprana de la misma estirpe que los ectoproctos. Estas relaciones permanecen controvertidas.

RADIACIÓN ADAPTATIVA

Ciertamente, los nematodos presentan la radiación adaptativa más impresionante de este grupo. Son, con mucho, el grupo con mayor número de individuos y de especies, y son capaces de adaptarse a casi cualquier hábitat adecuado para la vida animal. La estructura de su cuerpo

es básicamente pseudocelomada, con la cutícula, el esqueleto hidrostático y la musculatura longitudinal; presentan suficiente generalización y plasticidad como para adaptarse a una enorme variedad de condiciones físicas. Las estirpes de vida libre han producido formas parásitas al menos en varias ocasiones y, virtualmente, han explotado todos los hospedadores potenciales. Presentan todos los tipos de ciclo vital: desde el simple y directo al complejo, con hospedadores intermediarios; desde la reproducción normal dioica a la partenogénesis, el hermafroditismo, y la alternancia de generaciones de vida libre y parásitas. El factor que más contribuye al oportunismo evolutivo de los nematodos ha sido su extraordinaria adaptabilidad para sobrevivir en condiciones subóptimas para la viabilidad; por ejemplo, el desarrollo se detiene en muchas especies de vida libre y en parásitos de animales, y tienen gran capacidad para sufrir criptobiosis (sobrevivir en condiciones severas asumiendo un ritmo metabólico muy bajo) muchas especies de vida libre y parásitas de plantas.

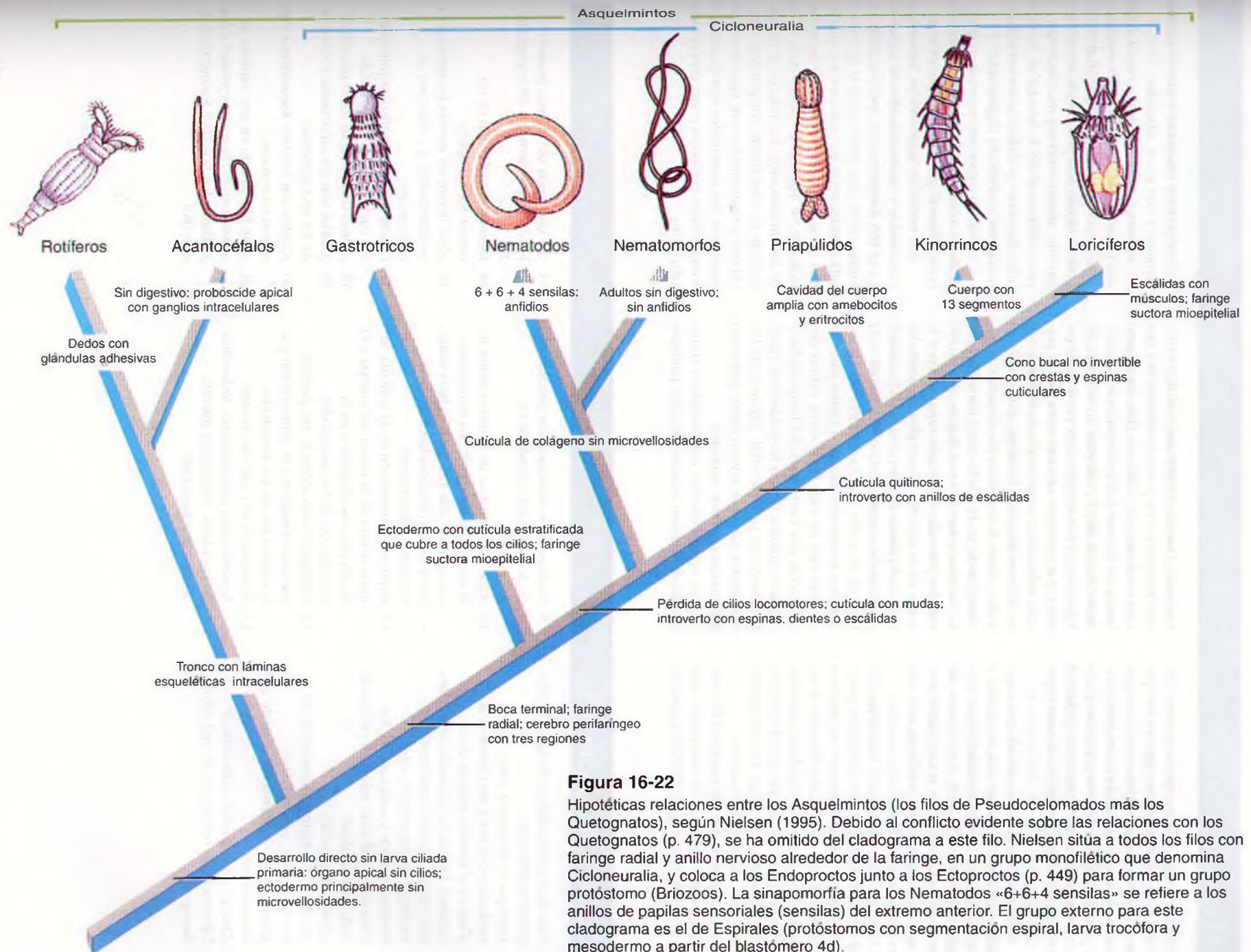


Figura 16-22

Hipotéticas relaciones entre los Aschelminths (los filos de Pseudocelomados más los Quetognatos), según Nielsen (1995). Debido al conflicto evidente sobre las relaciones con los Quetognatos (p. 479), se ha omitido del cladograma a este filo. Nielsen sitúa a todos los filos con faringe radial y anillo nervioso alrededor de la faringe, en un grupo monofilético que denomina Cycloneuralia, y coloca a los Endoproctos junto a los Ectoproctos (p. 449) para formar un grupo protóstomo (Briozoa). La sinapomorfía para los Nematodos «6+6+4 sensilas» se refiere a los anillos de papilas sensoriales (sensilas) del extremo anterior. El grupo externo para este cladograma es el de Espirales (protóstomos con segmentación espiral, larva trocófora y mesoderma a partir del blastómero 4d).

Resumen

Los filos tratados en este capítulo poseen una cavidad corporal denominada pseudocoele, que deriva del blastocoele embrionario más que como una cavidad secundaria del mesodermio (celoma). Varios grupos presentan eutelia, esto es, un número constante de células o núcleos en el individuo adulto de una especie dada.

El filo Rotíferos está constituido por organismos fundamentalmente dulciacuáticos y pequeños, con una corona ciliada que produce una corriente de agua que arrastra alimento planctónico hacia la boca. Ésta se abre en una faringe muscular, o mástax, que está provista de mandíbulas.

Gastrotricos, Kinorincos y Loricíferos son pequeños filos de animales acuáticos pseudocelomados. Los gastrotricos se mueven mediante cilios o glándulas adhesivas, y los kinorincos se fijan y se impulsan mediante las espinas de su introverto. Los loricíferos pueden retraerse en su loriga. Los priapulidos son gusanos marinos excavadores.

Los nematodos son con mucho el filo más grande y representativo de este grupo, que podría contar con más de 500 000 especies.

Son más o menos cilíndricos, con los extremos terminados en punta y cubiertos por una cutícula resistente y diferenciada. La musculatura de la pared del cuerpo es exclusivamente longitudinal y encierra un volumen de líquido en el pseudocoele a alta presión hidrostática que interviene en la locomoción. La presión hidrostática tiene un efecto fundamental en diversas funciones fisiológicas de los nematodos, como la ingestión de alimento, la eliminación de las heces, la excreción y la cópula. Muchos nematodos son dioicos, con cuatro estados juveniles cada uno separado por la muda de la cutícula. Casi todos los animales y muchas plantas tienen nematodos parásitos, pero muchos otros nematodos son de vida libre en el suelo y en las plantas acuáticas. Algunos nematodos parásitos tienen parte de su ciclo vital de vida libre, otros sufren una migración por los tejidos del hospedador y algunos también tienen hospedadores intermediarios en su ciclo vital. Algunos de los nematodos parásitos causan daños graves en los humanos y otros animales.

Los nematomorfos, relacionados con los nematodos, tienen estados juveniles parásitos

de artrópodos y un estado adulto de vida libre, acuático y que no se alimenta.

En estado adulto todos los acantocéfalos son parásitos del intestino de los vertebrados y sus estados juveniles se desarrollan en artrópodos. Tienen una probóscide anterior invaginable armada con espinas, que fijan a la pared intestinal del hospedador. No tienen tubo digestivo, y deben absorber todos los nutrientes a través del tegumento.

Los endoproctos son animales pequeños, sésiles y acuáticos con una corona de tentáculos ciliados que rodean la boca y el ano.

Los rotíferos, gastrotricos, kinorincos, nematodos y nematomorfos se incluyeron en el filo Aschelminths, pero muchos biólogos creen que estos grupos no están lo suficientemente relacionados como para formar un solo filo. Es posible que hayan derivado de un antecesor común en la estirpe de los protóstomos. Las relaciones filogenéticas de los loricíferos, priapulidos, acantocéfalos y endoproctos son muy oscuras. De estos filos, los nematodos han alcanzado un enorme éxito evolutivo y una gran radiación adaptativa.

Cuestionario

1. Cite siete características de los animales pseudocelomados.
2. Explique la diferencia entre un verdadero celoma y un pseudocoele.
3. ¿Cuál es el tamaño normal de un rotífero? ¿Dónde se encuentran? ¿Cuáles son sus principales características?
4. Explique las diferencias entre los huevos micticos y amicticos de los rotíferos. ¿Cuál es el valor adaptativo de cada uno de ellos?
5. ¿Qué es la eutelia?
6. ¿Cuál es la longitud aproximada de los loricíferos, priapulidos, gastrotricos y kinorincos? ¿Dónde se encuentran?
7. ¿Qué es un esqueleto hidrostático?
8. Diferencie un solenocito de una célula flamígera.
9. Explique dos características peculiares de la pared del cuerpo de los nematodos.
10. ¿Qué característica de la musculatura de la pared del cuerpo de los nematodos requiere de una alta presión hidrostática en el fluido pseudocelomático para funcionar eficazmente?
11. Explique la interacción de la cutícula, la musculatura de la pared del cuerpo y el fluido pseudocelomático en la locomoción de los nematodos.
12. Explique cómo afecta la alta presión pseudocelomática a la alimentación y a la defecación en los nematodos.
13. Resuma el ciclo vital de *Ascaris lumbricoides*, anquilostoma, *Enterobius vermicularis*, *Trichinella spiralis*, *Wuchereria bancrofti*.
14. ¿En qué lugar del cuerpo humano se localizan los ejemplos de la pregunta 13?
15. Resuma el ciclo vital de un nematomorfo típico.
16. ¿Qué tienen en común los nematodos y nematomorfos y cuáles son sus diferencias?
17. Describa las características principales del cuerpo de un acantocéfalo.
18. ¿Cómo se alimentan los acantocéfalos?
19. ¿Cuáles son las características distintivas de los endoproctos?
20. ¿Cuáles son los filos Aschelminths y qué tienen en común?
21. ¿Qué filo tratado en este capítulo ha radiado en la mayor diversidad? ¿Cómo afectan a los hombres los miembros de este filo?

Bibliografía

Véase también la Bibliografía general de la Parte III p. 631.

Bird, A. F. and J. Bird. 1991. The structure of nematodes, ed. 2. New York, Academic Press. *La cita disponible más autorizada sobre la morfología de los nematodos. Muy recomendada.*

Bundy, D. A. P. and E. S. Cooper. 1989. *Trichuris* and trichuriasis in humans. In J. R. Baker and R. Muller (editors), *Advances in parasitology*, vol. 28. London, Academic Press. *Estimaciones recientes cifran en 687 millones las personas infectadas por Trichuris en todo el mundo. Este número es sólo superado entre los nematodos por los*

ankilostomas (932 millones) y Ascaris (1260 millones).

Despommier, D. D. 1990. *Trichinella spiralis*: the worm that would be virus. *Parasitol. Today* **6**:193-196. *Los primeros estados juveniles de Trichinella se encuentran entre los mayores parásitos intracelulares.*

Duke, B. O. L. Onchocerciasis (river blindness) – can it be eradicated? *Parasitol. Today* **6**:82-84. *A pesar de la introducción de un fármaco muy eficaz, el autor predice que este parásito no se erradicará a corto plazo.*

Ogilvie, B. M., M. E. Selkirk, and R. M. Maizels. 1990. The molecular revolution

and nematode parasitology: yesterday, today, and tomorrow. *J. Parasitol.* **76**: 607-618. *La moderna biología molecular ha introducido grandes cambios en las investigaciones sobre los nematodos.*

Poinar, G. O. Jr. 1983. The natural history of nematodes. Englewood Cliffs, N. J., Prentice-Hall, Inc. *Contiene gran cantidad de información sobre estas fascinantes criaturas, tanto de vida libre como parásitos de animales y plantas.*

Roberts, L. 1990. The worm project. *Science* **248**:1310-1313. *Un nematodo, Caenorhabditis elegans, ha sido de gran valor en estudios de embriología genética.*

17

Los moluscos

Filo Moluscos**Un espacio sugestivo**

Hace mucho tiempo, en el Precámbrico, los animales más evolucionados de los mares eran acelomados. Cavadores ineficaces, fueron incapaces de explotar la infrasuperficie del limo. Cualquiera que desarrollara en el interior de su cuerpo espacios llenos de fluido, tendría una sustancial ventaja evolutiva; sirven como esqueleto hidrostático y proporcionan una excavación eficaz.

El más sencillo, y probablemente, el primer modo de conseguir en el interior del cuerpo un espacio lleno de líquido fue la retención del blastocoele embrionario, como ocurre en los pseudocelomados. No fue la mejor solución evolutiva porque, por ejemplo, los órganos quedan sueltos en la cavidad del cuerpo.

Algunos descendientes de los acelomados precámbricos desarrollaron un espacio lleno de líquido en el *interior* del

mesodermo, el *celoma*. El espacio estaba limitado por mesodermo y los órganos se encontraban suspendidos por membranas mesodérmicas, los *mesenterios*. No sólo podían servir como un eficaz esqueleto hidrostático, con músculos de la pared del cuerpo circulares y longitudinales que actúan como antagonistas, sino también para una distribución más estable de los órganos. Los mesenterios proporcionarían un lugar ideal para las redes de vasos sanguíneos, y el tubo digestivo podría hacerse más muscular, más especializado y más diversificado, sin interferir con otros órganos.

El desarrollo del celoma constituyó un paso importante en la evolución de las formas más grandes y más complejas. En los capítulos que siguen, todos los grupos principales son celomados. ■

POSICIÓN EN EL REINO ANIMAL

1. Los moluscos son uno de los principales grupos de los verdaderos **celomados**.
2. Pertenecen a la estirpe de los **protóstomos** o celomados esquizocélicos, y tienen huevos con segmentación en espiral y desarrollo determinado (mosaico).
3. Muchos moluscos tienen una **larva trocófora** semejante a la larva trocófora de los anélidos marinos y otros protóstomos marinos. Evidencias del desarrollo indican que los moluscos y los anélidos tienen un ancestro común.
4. Puesto que los moluscos no son metaméricos, posiblemente divergieron del antecesor común con los anélidos antes de la aparición del metamerismo.
5. Presentan todos los **sistemas de órganos** y éstos están bien desarrollados.

APORTACIONES BIOLÓGICAS

1. En los moluscos el intercambio de gases tiene lugar no sólo a través de la superficie del cuerpo, como en los

- filos vistos anteriormente, sino también en **órganos respiratorios** especializados, en forma de **branquias** o de **pulmones**.
2. En la mayoría de las clases, tienen un **sistema circulatorio abierto**, con un **corazón** que bombea y vasos y senos sanguíneos. En la mayoría de los cefalópodos el sistema circulatorio es cerrado.
 3. La eficacia de los sistemas respiratorio y circulatorio en los cefalópodos ha permitido un mayor tamaño corporal. Entre los invertebrados, los cefalópodos son los que alcanzan un mayor tamaño.
 4. Tienen un **manto** carnoso, que en la mayor parte de los casos segrega una concha, y está modificado de modo variado para cierto número de funciones.
 5. La **rádula** y el **pie** muscular son caracteres peculiares del filo.
 6. El **ojo** directo, muy evolucionado, de los cefalópodos es semejante al ojo indirecto de los vertebrados, pero se origina a partir de un derivado tegumentario en contraste con el ojo de los vertebrados, originado a partir del encéfalo.

LOS MOLUSCOS

Este filo (*L. molluscus*, blando) después de los artrópodos es uno de los mayores filos animales. Existen unas 50 000 especies vivientes y en torno a las 35 000 fósiles. El nombre de molusco señala una de sus características distintivas, el cuerpo blando. Este grupo, muy diversificado (Figura 17-1), incluye los quitones, dentulios o conchas colmillo, caracoles, babosas, nudibranchios, mariposas de mar, almejas, mejillones, ostras, calamares, pulpos y nautilus. El grupo abarca desde formas muy simples hasta algunos de los invertebrados más complejos: y, en tamaño, desde casi microscópicos, hasta el calamar gigante *Architeuthis*. Estos gigantes moluscos pueden alcanzar una longitud de 18 m, incluidos los tentáculos, y llegan a pesar 450 kg. Las conchas de algunas almejas gigantes como *Tridacna gigas*, que viven en los arrecifes de coral de la región indopacífica, llegan a 1,5 m de largo y a los 225 kg. Éstos son casos extremos; sin embargo, probablemente el 95% de los moluscos, en conjunto, tienen conchas cuyo tamaño máximo es de me-

nos de 5 cm. El filo incluye algunos de los más lentos, y algunos de los más rápidos y activos de todos los invertebrados. Comprende formas herbívoras que pacen o ramonean, carnívoras y depredadoras, filtradoras microfágicas, detritívoras y también parásitas.

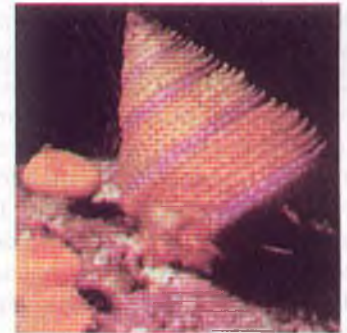
Los moluscos se encuentran en una amplia variedad de hábitat, desde los trópicos a los mares polares, en altitudes que superan los 7000 m, en charcas, lagos y aguas corrientes, en lagunas y aguas cenagosas, en los charcos marinos costeros, y en el mar abierto, desde la superficie a profundidades abisales. La

Figura 17-1

Moluscos: una variedad de formas de vida. El plan básico de este antiguo grupo se ha adaptado de muy diversa manera a medios diferentes. **A**, Un quitón (*Tonicella lineata*), clase Poliplacóforos. **B**, Un caracol marino (*Calliostoma annulata*), clase Gasterópodos. **C**, Un nudibranchio (*Chromodoris* sp.), clase Gasterópodos. **D**, Almeja gigante del Pacífico (*Panope abrupta*), con los sifones a la izquierda, clase Bivalvos. **E**, Un pulpo (*Octopus dofleini*) clase Cefalópodos, pastando en un lecho de algas.



A



B



C



D



E

mayoría de ellos viven en el mar y presentan una gran variedad de formas de vida, que incluyen a los bentónicos, rastreadores del fondo, excavadores, perforadores, y a los de hábitat pelágicos.

De acuerdo con los datos paleontológicos, los moluscos se originaron en el mar, y allí han permanecido la gran mayoría de ellos. Gran parte de su evolución tuvo lugar en los bordes costeros, en donde abundaba el alimento y los hábitat eran variados. Únicamente los bivalvos y los gasterópodos se extendieron hacia hábitat salobres y dulciacuícolas. Como filtradores microfágicos, los bivalvos han sido incapaces de abandonar los ambientes acuáticos. Sólo los caracoles (gasterópodos) han invadido de manera efectiva el medio terrestre. Pero los caracoles terrestres tienen limitado su grado de dispersión debido a sus necesidades de humedad, resguardo y presencia de sales cálcicas en el suelo.

Una amplia variedad de moluscos se utilizan como alimento. Los botones de nácar se obtienen a partir de conchas de bivalvos. En Estados Unidos, las cuencas de los ríos Mississippi y Missouri han proporcionado el material para la mayor parte de esta industria; no obstante, los propios suministros están tan agotados que se están haciendo intentos de propagar artificialmente los bivalvos. Las perlas, naturales y cultivadas, se producen en ciertas almejas y ostras, la mayor parte de ellas en una ostra marina, *Meleagrina*, que hay en las regiones costeras del este de Asia.

Algunos moluscos son destructores. Las bromas perforadoras, que son bivalvos de varias especies (Figura 17-27), causan grandes daños a los barcos y embarcaderos de madera. Para prevenir sus destrozos, los embarcaderos se tratan con creosota o se construyen de hormigón (desgraciadamente, a algunos no les afecta la creosota y otros perforan el hormigón). Caracoles y babosas destrozan a menudo jardines y otros tipos de vegetación. Además, los caracoles sirven de hospedadores intermediarios a varios parásitos importantes. El caracol perforador *Urosalpinx* rivaliza con la estrella de mar en la destrucción de las ostras.

En este capítulo examinaremos los diferentes y principales grupos de moluscos, incluyendo aquellos que aparentemente tienen poco éxito evolutivo (clases Caudofoveados, Solenogastros,

CARACTERÍSTICAS DEL FILO MOLUSCOS

1. Cuerpo con simetría bilateral (asimetría en algunos); sin segmentar; por lo general con cabeza definida.
2. Pared del cuerpo ventral especializada como un **pie** muscular, diversamente modificado pero utilizado, sobre todo, para la locomoción.
3. Pared del cuerpo dorsal que forma un par de pliegues llamados **manto**, que encierran la **cavidad del manto**, provista de **branquias** o **pulmones** y que segrega la **concha** (que falta en algunos).
4. Epitelio superficial por lo general ciliado y con glándulas mucosas y terminaciones nerviosas sensoriales.
5. **Celoma** limitado principalmente al área que rodea el corazón y, quizás, la luz de las gónadas y parte de los riñones.
6. Sistema digestivo completo, por lo común con un órgano raspador (**radula**); el ano normalmente evacúa en la cavidad del manto.
7. **Sistema circulatorio abierto** (en los cefalópodos, casi todo cerrado), con corazón (normalmente tricameral), vasos sanguíneos y senos; pigmentos respiratorios en la sangre.
8. Intercambio gaseoso mediante **branquias**, **pulmones**, el **manto** o la **superficie del cuerpo**.
9. Uno o dos riñones (**metanefridios**) abiertos en la cavidad pericárdica, que ordinariamente desembocan en la cavidad del manto.
10. Sistema nervioso con pares de ganglios pleurales, cerebrales, pedios y viscerales, con cordones nerviosos y plexo subepidérmico; ganglios centralizados en un anillo nervioso en los gasterópodos y cefalópodos.
11. Órganos sensoriales del tacto, olfato, gusto, equilibrio y vista (en algunos); en cefalópodos, ojos muy desarrollados.
12. **Tractos ciliares** internos y externos muchas veces de gran importancia funcional.
13. Formas tanto **monoicas** como **dioicas**; **segmentación espiral**; la larva primitiva es una **trocófora**, algunos con larva **velígera**, y otros con desarrollo directo.

Monoplacóforos y Escafópodos). Los miembros de la clase Poliplacóforos (quitones) son animales marinos comunes e incluso abundantes, especialmente en la zona intermareal. Los bivalvos (clase Bivalvos) han desarrollado muchas especies, tanto marinas como dulciacuícolas. Los mayores y más inteligentes de todos los invertebrados pertenecen a la clase Cefalópodos (calamares, pulpos y otros). No obstante, los moluscos más abundantes y extendidos son los caracoles y sus afines (clase Gasterópodos). Aunque enormemente diversos, los moluscos tienen un modelo corporal común, que se describirá más adelante en este capítulo. Parece peculiar, sin embargo, que los moluscos hayan fracasado en la explotación del celoma. El celoma en los moluscos está limitado a un espacio alrededor del corazón, y quizás alrededor de las gónadas y parte de los riñones. Aunque se desarrolla de manera semejante al celoma de los anélidos, las consecuencias funcionales del espacio son totalmente diferentes. Algunos zoólogos creen que los moluscos se originaron, independientemente de los anélidos, de un

antecesor tipo platelminto y que sus celomas no son homólogos.

FORMA Y FUNCIÓN

La enorme variedad, gran belleza y fácil disponibilidad de las conchas de los moluscos han hecho del coleccionismo de conchas un pasatiempo popular. Sin embargo, muchos recolectores aficionados, aunque incluso puedan nombrar centenares de las conchas que adornan nuestras playas, conocen muy poco respecto a los animales vivos que las formaron y vivieron en ellas. Reducido a sus rasgos más simples, el modelo corporal del molusco puede decirse que consta de una región **cefálica**, de un **pie**, y de una **masa visceral** (Figura 17-2). La cabeza-pie es la zona más activa, comprende la entrada del tubo digestivo, los órganos sensoriales y los locomotores. Sus funciones dependen primariamente de la función muscular. La masa visceral es la porción que contiene los aparatos digestivo, circulatorio, respiratorio y reproductor ligados a conductos ciliados para su funcionamiento. Un doble pliegue

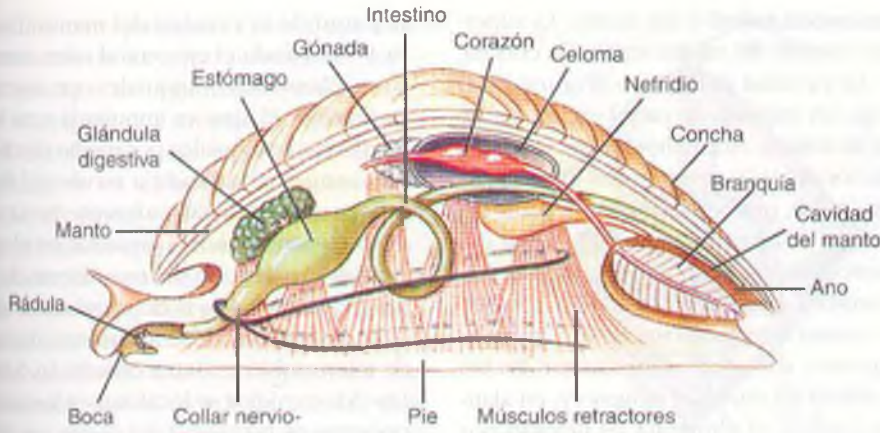


Figura 17-2

Modelo generalizado de molusco. Aunque esta figura se presenta frecuentemente como «molusco ancestral hipotético», la mayoría de los expertos rechazan hoy día esta interpretación. Por ejemplo, el molusco ancestral probablemente estuvo cubierto de espículas calcáreas, en lugar de una concha univalva. Sin embargo, un esquema así es útil para facilitar la descripción general del modelo del cuerpo de un molusco.

tegumentario, que se extiende sobre la pared dorsal del cuerpo, forma un **manto** protector o **palio**, que encierra un espacio entre él y la pared del cuerpo, denominado **cavidad del manto** (**cavidad paleal**). La cavidad del manto aloja las **branquias** (**ctenidios**) o un espacio pulmonar, y en muchos moluscos el manto segrega sobre la masa visceral una **concha** protectora. Las modificaciones de estas estructuras que comprenden cabeza-pie y la masa visceral, dan origen a la gran profusión de modelos diferentes que hacen de los moluscos uno de los grandes grupos animales. Se podrá observar en las diversas clases de moluscos un mayor énfasis en las porciones cabeza-pie y masa visceral.

CABEZA-PIE

La mayor parte de los moluscos tienen una cabeza bien desarrollada que lleva la boca y algunos órganos sensoriales especializados. Los receptores fotosensoriales varían desde los muy sencillos hasta los ojos complejos de los cefalópodos. Frecuentemente existen tentáculos. Dentro de la boca hay una estructura peculiar de los moluscos, la **rádula**, y, por lo general, detrás está el órgano locomotor principal o **pie**.

Rádula

Es este un órgano raspador que puede a veces extenderse hacia fuera en forma de lengua; existe en todos los moluscos,

excepto en los bivalvos y en casi todos los solenogastros. Es una membrana en forma de cinta sobre la que se disponen filas de diminutos dientes dirigidos hacia atrás (Figura 17-3). Músculos complejos mueven la rádula y sus cartílagos de soporte (**odontóforo**), hacia delante y hacia atrás mientras que la membrana gira parcialmente sobre las puntas de los cartílagos. Puede haber desde pocos dientes hasta 250 000, los cuales, cuando sobresalen, pueden raspar, perforar, rasgar o cortar. La función normal de la rádula es doble: raer en partículas pequeñas el material alimenticio, y servir de cinta transportadora para llevar las partículas en un flujo continuo hacia el tracto digestivo. Como la rádula se gasta por delante, continuamente se emplazan nuevas filas de dientes debido a la diferenciación en su extremo posterior. La disposición y número de dientes de cada fila son peculiares en cada especie y se utilizan en la clasificación de los moluscos. En varias formas aparecen especializaciones radulares muy interesantes, como la de perforar a través de materiales duros o arponear presas.

Pie

El pie de los moluscos (Figura 17-2) puede estar adaptado para la locomoción, para la fijación al sustrato o para una combinación de funciones. Por lo general, se trata de una estructura en forma de suela ventral, en la que las ondas de

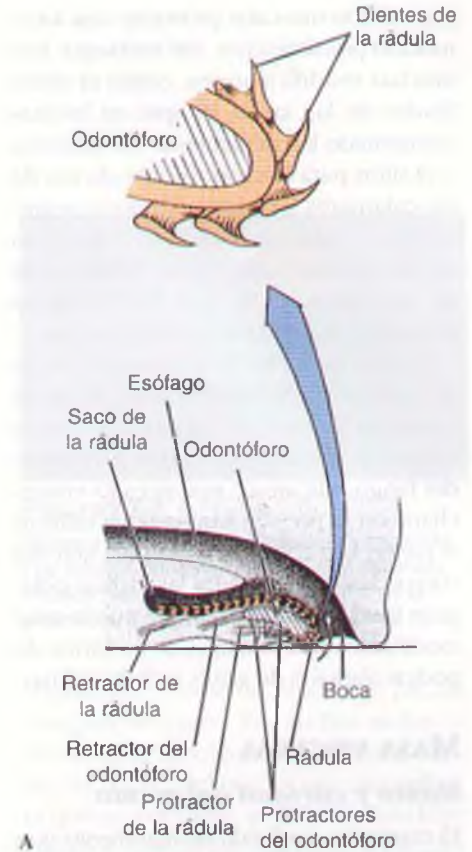


Figura 17-3

A, Esquema de una sección longitudinal de la cabeza de un gasterópodo que muestra la rádula y el saco radular. La rádula se mueve hacia atrás y adelante sobre el cartílago odontóforo. Cuando el animal come, abre la boca, el odontóforo es llevado hacia delante, la rádula raspa fuertemente hacia atrás, llevando los alimentos hacia atrás al interior de la faringe, y la boca se cierra. La secuencia se repite rítmicamente. Como la cinta de la rádula se desgasta por delante, se reemplaza continuamente por el lado posterior. **B**, Rádula de un caracol preparada para examen microscópico

contracción muscular provocan una locomoción por reptación. Sin embargo, hay muchas modificaciones, como el disco fijador de las lapas, el «pie en hacha» comprimido lateralmente de los bivalvos, o el sifón para la propulsión a chorro de los calamares y pulpos. El moco segregado se utiliza frecuentemente como ayuda a la adhesión o para la formación de una pista por la que los moluscos pequeños se deslizan mediante cilios.

En los caracoles y los bivalvos, el pie se expande hidráulicamente desde el cuerpo al llenarse de sangre. Las formas cavadoras pueden extender el pie dentro del fango o la arena, entonces lo ensanchan con la presión sanguínea y utilizan el pie repleto como un ancla para tirar del cuerpo hacia delante. En las formas pelágicas (nadadoras libres) el pie puede estar modificado para la natación, en forma de podios alados o de aletas móviles y finas.

MASA VISCERAL

Manto y cavidad del manto

El manto es una funda de tegumento que se extiende desde la masa visceral y que cuelga sobre cada lado del cuerpo; protege las partes blandas y crea entre ellas y la masa visceral el espacio denomina-

do cavidad paleal o del manto. La superficie externa del manto segrega la concha.

La cavidad del manto (Figura 17-2) juega un importante papel en la vida de los moluscos. Normalmente se alojan en ella los órganos respiratorios (branquias o pulmón), que se desarrollan a partir del manto, y la propia superficie libre del manto sirve también para el intercambio gaseoso. Dentro de la cavidad del manto se vierten los productos de los aparatos digestivo, excretor y reproductor. En los moluscos acuáticos, el oxígeno y, en algunas formas, el alimento, es llevado por una corriente continua de agua mantenida por cilios superficiales o por bombeo muscular; además, esta corriente expulsa los productos de desecho y lleva las células reproductoras al medio externo. En las formas acuáticas el manto suele presentar receptores sensoriales para captar el agua circundante. En los cefalópodos (calamares y pulpos) el manto muscular y sus cavidades crean la propulsión a chorro utilizada en la locomoción. Muchos, como protección, pueden ocultar la cabeza o el pie dentro de la cavidad paleal que queda recubierta por la concha.

En la forma original, el ctenidio del molusco (branquia) consiste en un eje aplanado y largo que se prolonga desde

la pared de la cavidad del manto (Figura 17-4). Desde el eje central salen numerosos filamentos branquiales con aspecto de láminas. El agua es impulsada entre los filamentos branquiales por medio de cilios y la sangre se difunde a través del filamento desde un vaso aferente hacia un vaso eferente, ambos situados en el eje central. La dirección del movimiento de la sangre es opuesta a la del movimiento del agua, estableciéndose así un mecanismo de intercambio a contracorriente (p. 521). Los dos ctenidios se localizan en los lados opuestos de la cavidad del manto y se distribuyen de tal manera que la cavidad está dividida funcionalmente en una cámara incurrente (inhalante) y una cámara excurrente (exhalante). Este tipo de branquia se encuentra en los gasterópodos más primitivos, pero en muchos moluscos se modifica enormemente.

Concha

La concha de los moluscos, cuando la hay, es segregada por el manto y está limitada por él. Típicamente hay tres capas (Figura 17-5A). El **periostraco** es la capa externa de aspecto córneo, constituida por una sustancia orgánica llamada conquiolina, formada por proteínas

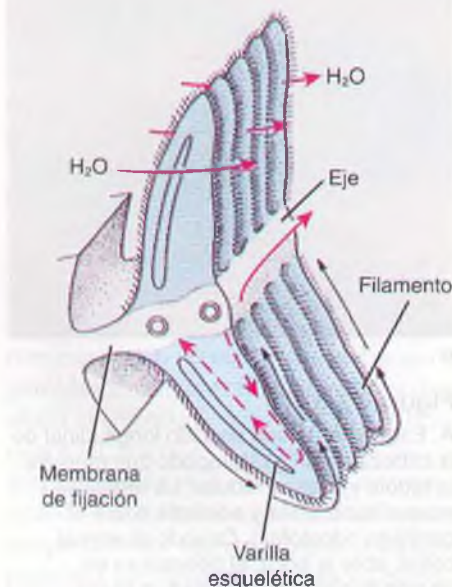


Figura 17-4

Condición primitiva del ctenidio de un molusco. La circulación del agua entre los filamentos de la branquia es debida al batido de los cilios, y la sangre se difunde a través del filamento desde el vaso aferente al vaso eferente. Las flechas negras indican corrientes ciliares para la limpieza.

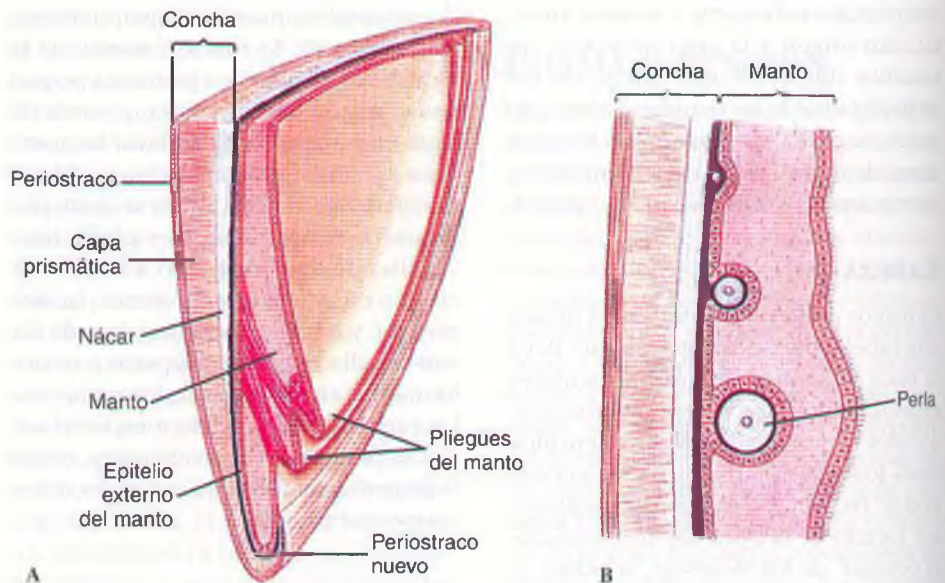


Figura 17-5

A, Esquema de una sección vertical de la concha y el manto de un bivalvo. El epitelio del manto externo secreta la concha; el epitelio interno por lo general es ciliado. **B**, Formación de una perla entre el manto y la concha, por un parásito o un trozo de arena que queda debajo y acaba cubierto de nácar.

curtidas con quinonas. Contribuye a la protección de las capas subyacentes contra el ataque de organismos perforantes. Es segregado por un pliegue del borde del manto y el crecimiento tiene lugar solamente en el borde de la concha. Sobre las partes más viejas de la concha el periostraco aparece muchas veces desgastado. La capa media, **capa prismática**, se compone de prismas de carbonato cálcico densamente empaquetados y depositados en una matriz proteica. Es secretada por el borde glandular del manto, y el aumento del tamaño de la concha tiene lugar en el margen de la misma a medida que crece el animal. La **capa nacarada** de la concha es la más interna, está adosada al manto y es secretada continuamente por la superficie del mismo, así que aumenta de grosor durante la vida del animal. El nácar calcáreo se deposita en capas finas. Las capas muy finas y onduladas producen las irisaciones nacaradas que vemos en la madreperla, abulones (*Haliotis*), en el nautilo de concha tabicada y muchos bivalvos. Tales conchas pueden contener desde 450 a 5000 capas delgadas paralelas de carbonato cálcico cristalino (aragonito) por cada centímetro de grosor.

Los moluscos de agua dulce tienen, por lo general, un periostraco grueso que da cierta protección ante los ácidos existentes en el agua, producidos por la putrefacción de restos vegetales. En muchos moluscos marinos el periostraco es relativamente fino y en algunos falta. Hay una gran variación en la estructura de la concha. El calcio para las conchas proviene del agua circundante, del suelo o del alimento. El esbozo de la concha aparece durante el período larvario (protoconcha) y crece continuamente a lo largo de la vida.

Estructura interna y función

El intercambio gaseoso tiene lugar a través de la superficie del cuerpo, particularmente del manto, y en órganos especializados como los ctenidios, branquias secundarias y pulmones. Hay un **sistema circulatorio abierto**, con un corazón bombeador, vasos sanguíneos y lagunas sanguíneas. La mayor parte de los cefalópodos tienen un sistema sanguíneo cerrado, con corazón, vasos y capilares. El tracto digestivo es complejo, y muy especializado según los hábitos alimentarios de los distintos

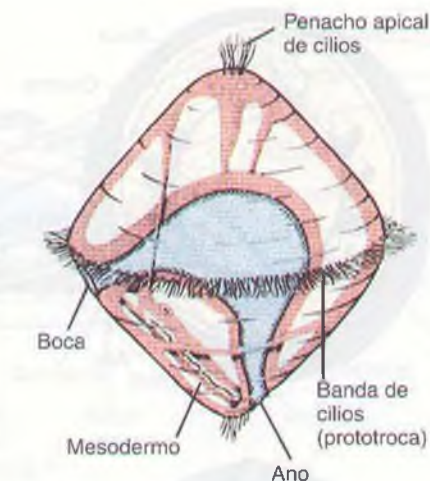


Figura 17-6

Esquema general de la larva trocófora. Los moluscos y anélidos con desarrollo embrionario primitivo tienen larva trocófora, así como algunos otros filos.

moluscos; en general está provisto de amplias porciones ciliadas. La mayor parte de los moluscos tienen un par de riñones (**metanefridios**, un tipo de nefridio en el que el extremo interno se abre al celoma por un **nefroestoma**); en muchas formas los conductos de los riñones sirven también para la descarga de los óvulos y de los espermatozoides.

El **sistema nervioso**, que consta de pares de ganglios conectados por cordones nerviosos, es en general más simple que el de los anélidos y los artrópodos. Se han identificado en él células neurosecretoras que, al menos en algunos caracoles (de respiración aérea), producen una hormona de desarrollo que funciona en la osmorregulación. Hay toda una gama de tipos de órganos sensoriales muy especializados.

REPRODUCCIÓN Y CICLO BIOLÓGICO

La mayor parte de los moluscos son dioicos, aunque hay algunos hermafroditas. La larva libre y nadadora que sale del huevo en los moluscos primitivos es la **trocófora**, que es también el tipo larvario primordial de los anélidos (Figura 17-6). La metamorfosis directa de la trocófora en un juvenil diminuto, como en los quitones, se considera como un carácter primitivo, pero la intervención de otro estado larvario nadador, la **velígera**, como sucede en muchos gasterópodos y bivalvos se considera un carácter derivado. La velígera



Figura 17-7

Velígera de un caracol *Pedicularia*, nadando. Los adultos parasitan corales. Los salientes ciliados (velo) se desarrollan a partir de la prototroca de la trocófora (Figura 17-6).

(Figura 17-7), tiene un esbozo de pie, de concha y de manto. En muchos moluscos el estado de trocófora se desarrolla dentro del huevo, del que ya sale una velígera que es, por tanto, el único estado libre nadador. Los cefalópodos, los caracoles de agua dulce y algunos caracoles marinos, así como algunos bivalvos de agua dulce, carecen de larva nadadora libre y del huevo sale un individuo joven.

La larva trocófora (Figura 17-6) es pequeña, translúcida y más o menos piriforme; tiene un prominente cinturón ciliado (prototroca) y a veces uno o dos cinturones accesorios. Se encuentra en moluscos y anélidos con desarrollo embrionario primitivo y es considerada como una de las pruebas de un origen filogenético común a ambos filos. Algunas formas de larvas trocoforarias se encuentran también en turbelarios marinos, nemertinos, braquiopodos, foronídeos, sipuncúlidos y equitridos; probablemente reflejan algunas relaciones filogenéticas entre todos estos filos.

CLASES DE MOLUSCOS

Durante más de 50 años se reconocieron cinco clases de moluscos vivientes: Anfi-neuros, Gasterópodos, Escafópodos, Bivalvos (también llamados Pelecípodos) y Cefalópodos. El descubrimiento de *Neopilina* en la década de los cincuenta añadió otra nueva clase (Monoplacóforos).

Hyman¹, sostiene que solenogastros y quitones constituyen dos clases independientes (Poliplacóforos y Aplacóforos), dando de lado así al concepto de Anfinuros. El reconocimiento de diferencias importantes entre organismos como *Chaetoderma* y los otros solenogastros ha llevado a la separación de los Aplacóforos en Caudofoveados y Solenogastros².

CLASE CAUDOFOVEADOS

Los miembros de la clase Caudofoveados son organismos marinos, vermiformes, con tamaño comprendido entre 2 y 140 mm de longitud (Figura 17-41). Son principalmente fosores (excavan en fondos blandos) y se orientan verticalmente con la cavidad del manto terminal y las branquias en la entrada de la galería. Se alimentan de microorganismos y detritos. No tienen concha, pero sus cuerpos están cubiertos de espículas o plaquitas calcáreas excepto en el escudo pedio oral, un órgano que está, aparentemente, asociado a la selección y succión del alimento. Suele haber una rádula, aunque reducida en algunos. Los sexos están separados. Este pequeño grupo tiene escasamente unas 70 especies; sin embargo, sus caracteres pueden estar más próximos al molusco ancestral que los de cualquier otro de los grupos vivientes.

CLASE SOLENOGASTROS

Los solenogastros (Figura 17-41) y los caudofoveados estuvieron en tiempos reunidos en la clase Aplacóforos, aunque algunos zoólogos retienen el nombre de aplacóforos para los solenogastros. Ambos son marinos, vermiformes, sin concha, con plaquitas o espículas calcáreas en el tegumento, con la cabeza reducida y sin nefridios. Los solenogastros, no obstante, carecen por lo general de rádula y de branquias (aunque sí puede haber estructuras respiratorias secundarias). Su pie está representado por un estrecho surco medio-ventral, el surco pedio. Son hermafroditas. Más que cavadores, los solenogastros viven libres sobre el fondo y a menudo sobre cnidarios, de los que se alimentan. Los solenogastros son también un pequeño grupo con cerca de 250 especies censadas.

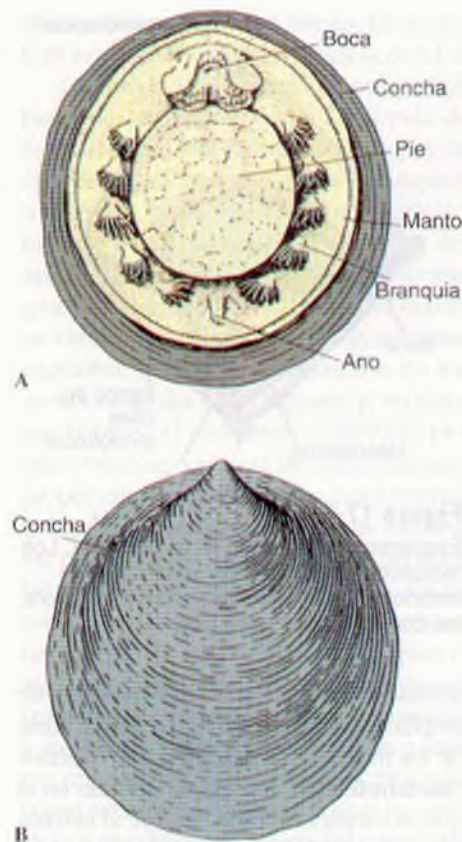


Figura 17-8

Neopilina, clase Monoplacóforos. Los ejemplares vivos miden desde 3 mm hasta 3 cm de longitud. A. Vista ventral. B. Vista dorsal.

CLASE MONOPLACÓFOROS

Hasta 1952 se creyó que los Monoplacóforos estaban extinguidos; se conocían solamente conchas del Paleozoico. Sin embargo, en el citado año se dragaron ejemplares vivos de *Neopilina* (G. *neo*, nuevo + *pilos*, gorro de fieltro) del fondo del océano, cerca del litoral de Costa Rica. Se conocen cerca de una docena de especies de monoplacóforos. Estos moluscos son pequeños, con una concha redondeada, baja, y un pie reptador (Figura 17-8). Tienen un parecido superficial con las lapas, pero a diferencia de la mayor parte de los otros moluscos, presentan varios órganos repetidos seriadamente. Tal repetición tiene lugar, en un grado más limitado, en los quitones. *Neopilina* tiene cinco pares de branquias, dos pares de aurículas, seis pares de nefridios, uno o dos pares de gónadas y un sistema nervioso escaliforme, con diez pares de nervios pedios. La boca lleva la rádula característica.

CLASE POLIPLACÓFOROS: QUITONES

Los quitones (G. capa de esmalte, túnica) (Figuras 17-9 y 17-10) representan un grupo de moluscos un poco más diversificado. Son algo aplanados dorsoventralmente y tienen una superficie dorsal convexa con ocho placas calcáreas o «valvas», de aquí su nombre Poli-placóforos («que lleva muchas placas»). Las placas están imbricadas en sentido anteroposterior y normalmente son de color mate, igual que las rocas a las que se pegan estos animales. Su cabeza y órganos sensoriales cefálicos están reducidos, pero las estructuras fotosensoriales (**estetes**), que en algunos quitones tienen forma de ojos, atraviesan las placas.

La mayor parte de los quitones son pequeños (2 a 5 cm); el mayor, *Cryptochiton* (G. *crypto*, oculto + *chiton*, capa de esmalte), raramente supera los 30 cm. Prefieren las superficies rocosas de las zonas intermareales, aunque algunos viven a grandes profundidades. Los quitones son organismos sedentarios, desplazándose a distancias muy cortas solamente para comer. En la alimentación, la rádula sale desde la boca para raspar las algas de las rocas. La rádula va reforzada con un mineral de hierro, la magnetita. Los quitones se adhieren vigorosamente a las rocas con su pie plano y ancho. Si se desprenden pueden enrollarse en bola, como un armadillo, para protegerse.

El manto forma un cinturón alrededor del borde de las placas, y en algunas especies los pliegues del manto cubren parte o todas las placas. Si se compara con la disposición primitiva, la cavidad del manto se ha extendido lateralmente a todo lo largo del pie y las branquias han aumentado en número. Así, las branquias quedan suspendidas del techo de la cavidad paleal a ambos lados y a lo largo del ancho pie ventral. Con el pie y el borde del manto adheridos fuertemente al sustrato, quedan unos surcos que llegan a ser cámaras cerradas, abiertas sólo en sus extremos. El agua penetra en el surco por delante, fluye a través de las branquias y sale por detrás, proporcionando un aporte continuo de oxígeno a aquéllas. Durante la marea baja, los bordes del manto pueden estar fuertemente presionados contra el sustrato para disminuir así la pérdida de agua.

¹ Hyman, L. H. 1967. The invertebrates, vol. VI. New York, McGraw-Hill Book Company.

² Boss, K. J. 1982. Mollusca. In Parker, S. P. ed., Synopsis and classification of living organisms, vol. 1. New York, McGraw Hill Book Company.

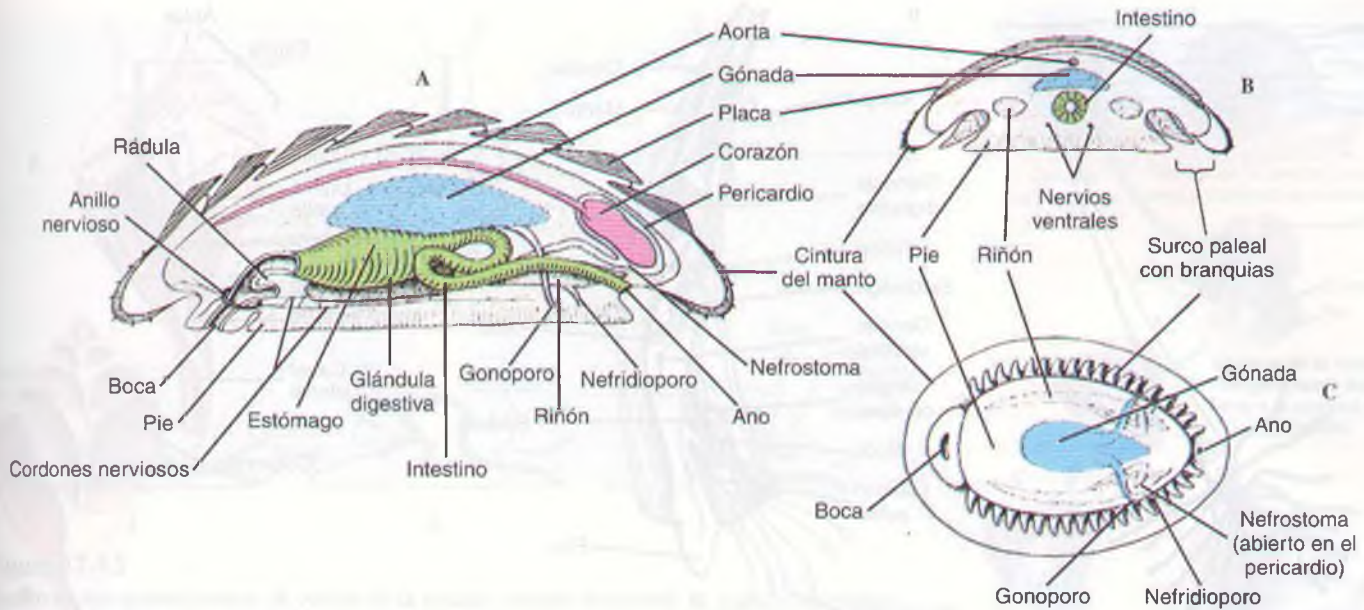


Figura 17-9

Anatomía de un quitón (clase Poliplacóforos). A, Sección longitudinal. B, Sección transversal. C, Vista ventral externa.



Figura 17-10

Quitón musgoso, *Mopalia muscosa*. La superficie superior del manto o «cinturón» está cubierta con sedas y filamentos, una adaptación defensiva.

pero bajo ciertas circunstancias, estos bordes pueden quedar abiertos para, de manera limitada, respirar aire atmosférico. En los surcos del manto cerca del ano de muchos quitones, se encuentran un par de **osfradios** (órganos sensoriales para catar el agua).

La sangre bombeada por el corazón tricameral llega a las branquias mediante una aorta y senos. Un par de riñones

(metanefridios) conducen los desechos desde la cavidad pericárdica al exterior. Conectados con la región bucal hay dos pares de cordones nerviosos.

En la mayor parte de los quitones los sexos están separados, y la larva trocófora se transforma directamente en un joven, sin pasar por una fase velígera.

CLASE ESCAFÓPODOS

Comúnmente conocidos como conchas colmillo o conchas diente, son moluscos bentónicos encontrados desde la zona submareal hasta cerca de 6000 m de profundidad. Tienen un cuerpo fino, enfundado por el manto, y una concha tubular abierta en ambos extremos. En los escafópodos el modelo estructural de molusco ha tomado una nueva dirección, con el manto enrollado y fusionado alrededor de las vísceras hasta formar un tubo. La mayor parte de los escafópodos tienen de 2.5 a 5 cm de longitud, aunque pueden variar entre 4 mm y 25 cm. *Dentalium* (L. *dentis*, diente), es un género común del Atlántico. El pie, que sale a través del extremo más ancho de la concha, le sirve para cavar en el fango o en la arena; el extremo pequeño de la concha está siempre expuesto al agua (Figura 17-11). El agua para la respiración circula a través de la cavidad del manto mediante movimientos del pie y por acción ciliar. El intercambio gaseoso tiene lugar en el

manto, pues no hay verdaderas branquias. Casi todo el alimento lo componen los detritos y protozoos del sustrato. El alimento es acarreado por los cilios del pie o sobre la cubierta mucosa de los botones ciliados de unas largas prolongaciones (**captáculos**), que se extienden desde la cabeza, y conducido a la boca cercana. Carecen de ojos y tentáculos. Los sexos están separados y la larva es una trocófora.

CLASE GASTERÓPODOS

Esta clase es la mayor y más diversa entre los moluscos; comprende cerca de 40 000 especies vivas y 15 000 fósiles. Existe tal diversidad de miembros que, en la lengua común, no hay un término aplicable a todos como grupo. Incluye a caracoles, lapas, babosas, caracolas, buñós, bígaros, babosas de mar, liebres de mar y mariposas de mar. Comprende desde formas marinas muy primitivas a los caracoles y babosas terrestres, de respiración aérea, muy evolucionados. Estos animales tienen básicamente simetría bilateral, pero a causa de la **torsión**, un proceso de giro que tiene lugar en la fase velígera, la masa visceral deviene asimétrica.

La concha, cuando existe, es siempre de una pieza (**univalva**) y puede estar arrollada o no. Comienza en el **ápice**, que contiene la **vuelta** más antigua y de

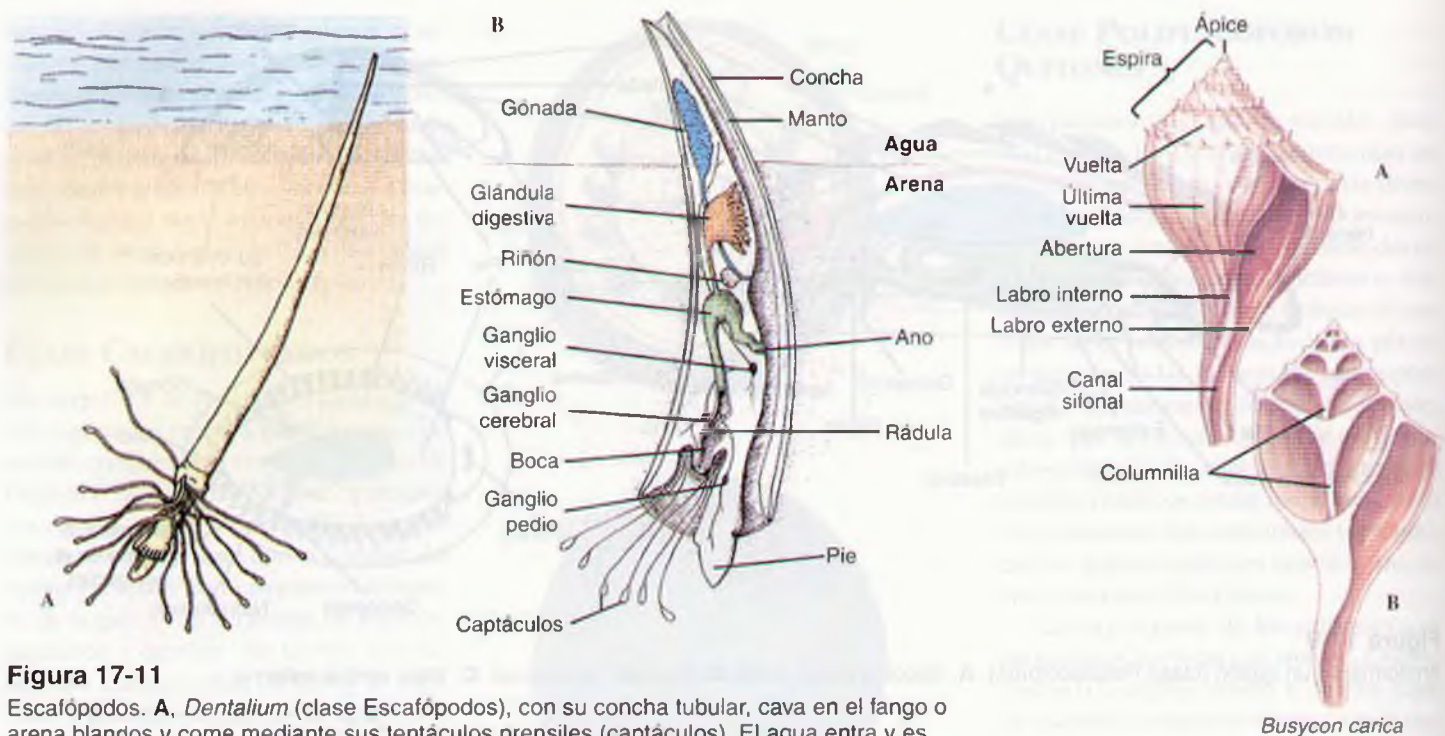


Figura 17-11

Escafópodos. A, *Dentalium* (clase Escafópodos), con su concha tubular, cava en el fango o arena blandos y come mediante sus tentáculos prensiles (captáculos). El agua entra y es conducida hacia la abertura posterior. B, Anatomía interna de *Dentalium*.

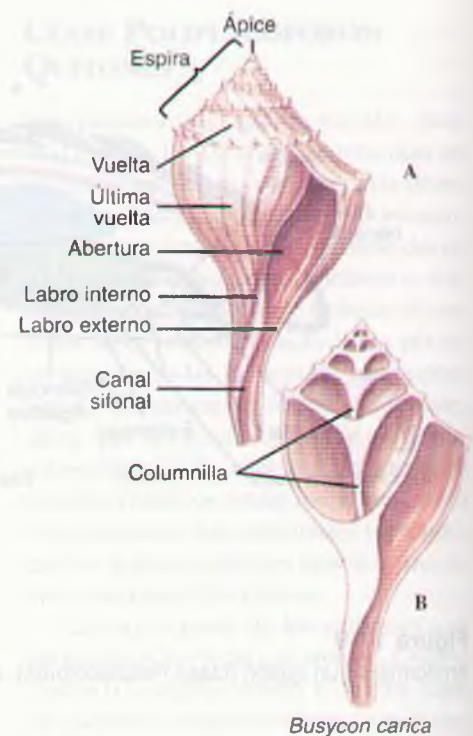
menor tamaño. Las vueltas se hacen sucesivamente mayores girando alrededor de un eje central o **columnilla** (Figura 17-12). La concha puede girar hacia el lado derecho (**dextrorsa**) o hacia el lado izquierdo (**sinestrorsa**), dependiendo de la dirección de arrollamiento. Las conchas dextrorsas son mucho más comunes. La dirección del arrollamiento está determinada genéticamente.

El tamaño de los gasterópodos va desde formas microscópicas a gigantes, como *Pleuroploca gigantea*, un caracol marino con la concha de hasta 60 cm de larga, y la liebre de mar *Aplysia* (Figura 17-21), alguna de cuyas especies alcanzan 1 m de longitud. No obstante, la mayor parte de ellos tienen entre 1 y 8 cm. Algunos gasterópodos fósiles tuvieron más de 2 m de largo.

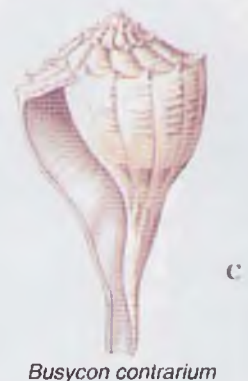
La variación de hábitat de los gasterópodos es amplia. Son comunes en el mar, tanto en las zonas litorales como a grandes profundidades, y bastantes son también pelágicos. Algunos se han adaptado a las aguas salobres y otros a las dulces. En tierra están restringidos por factores tales como el contenido mineral del suelo y las temperaturas, o la sequedad y la acidez extremas. Aun así están muy extendidos; se han encontrado bastantes a grandes altitudes y otros casi en las

regiones polares. Los caracoles ocupan casi toda clase de hábitat: charcos, lagos, bosques, pastos, bajo rocas, en los musgos, sobre acantilados, en los árboles, bajo tierra y sobre los cuerpos de otros animales. Han intentado con éxito todos los modos de vida, excepto la locomoción aérea.

Los gasterópodos son generalmente animales deslizantes, muy sedentarios, porque la mayoría tiene conchas pesadas y órganos locomotores lentos. Algunos están especializados para trepar, nadar o cavar. Las conchas son su defensa principal aunque también están protegidos por su colorido y sus secreciones. Muchos caracoles tienen un **opérculo**, una placa córnea que cubre la **abertura** de la concha cuando el cuerpo se introduce en ella. Otros carecen totalmente de concha. Algunos resultan repugnantes a otros animales; unos pocos, como *Strombus*, pueden proporcionar un fuerte golpe con el pie, que lleva un opérculo afilado. Son comidos por las aves, escarabajos, pequeños mamíferos, peces y otros depredadores. Sirven como huéspedes intermediarios a muchas clases de parásitos, especialmente a trematodos; los caracoles son a menudo dañados por los estados larvarios de los parásitos.



Busycon carica



Busycon contrarium

Figura 17-12

Concha del buccino *Busycon*. A y B. *Busycon carica*, una concha dextrorsa, o de arrollamiento derecho. Una concha es dextrorsa cuando al cogerla con el ápice hacia arriba y la abertura mirando al observador queda ésta en el lado derecho. C. *B. contrarium*, una concha sinestrorsa, o de arrollamiento a izquierdas.

Torsión

De todos los moluscos, solamente los gasterópodos experimentan la torsión. Esta es un fenómeno peculiar que mueve la cavidad del manto, que fue originalmente (primitivamente) posterior, hacia la región frontal del cuerpo, con lo cual los órganos viscerales giran tanto como de 90° a 180°. La torsión tiene lugar durante la fase velígera y, en algunas especies, la acción completa dura sólo

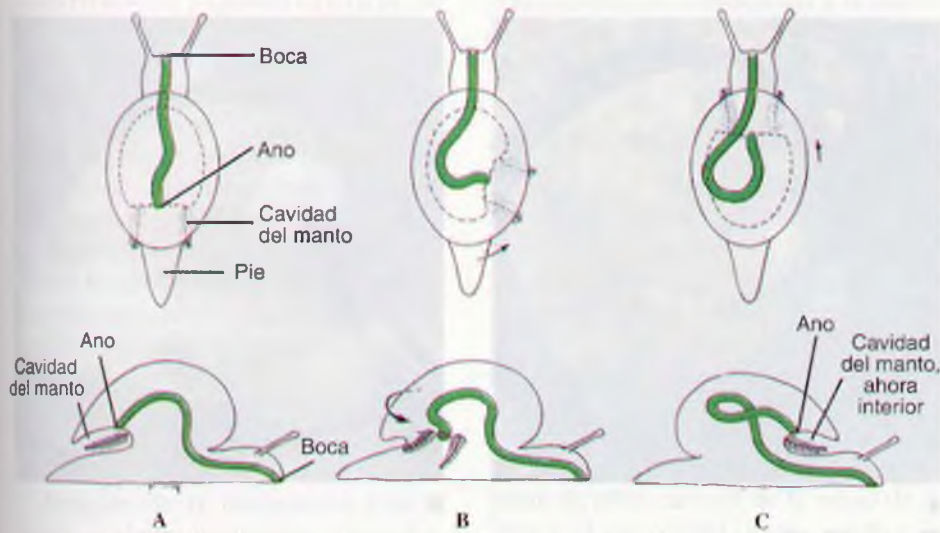


Figura 17-13

Torsión en los gasterópodos. **A**, Antes de la torsión, estado ancestral. **B**, Estado hipotético intermedio. **C**, Gasterópodo primitivo, torsión completa; la dirección de la reptación tiende ahora, a llevar los productos de desecho hacia atrás, al interior de la cavidad del manto, lo que provoca la contaminación.

unos minutos. Los segundos 90° tienen lugar durante un periodo más largo. Antes de que tenga lugar la torsión, la boca del embrión es anterior y el ano y la cavidad del manto posteriores (Figura 17-13). El cambio es provocado por un desigual crecimiento de los músculos derecho e izquierdo que unen la concha al complejo cabeza-pie.

Después de la torsión, el ano y la cavidad del manto cambian al lado anterior y abren encima de la cabeza y la boca. La aurícula, el riñón y la branquia izquierdos están ahora en el lado derecho, mientras que la aurícula, riñón y branquias del lado derecho quedan en el izquierdo; los conectivos nerviosos se han cruzado en forma de ocho. Debido al espacio disponible en la cavidad del manto, el extremo cefálico sensorial puede ahora ser arrastrado dentro y quedar protegido por la concha y formar con el pie una barrera hacia el exterior.

Se han observado varios grados de **detorsión** en los opisthobranquios y pulmonados, abriéndose el ano en el lado derecho e incluso en el lado posterior. No obstante, ambos grupos han derivado de ancestros comunes.

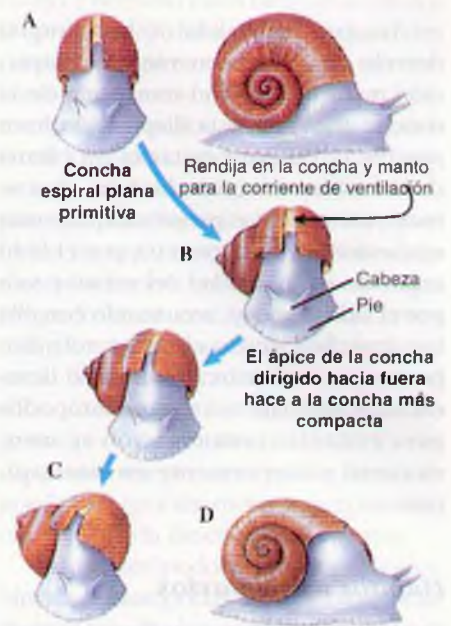
La curiosa disposición resultante de la torsión crea un problema higiénico importante al permitir que se viertan los desechos hacia atrás, sobre las branquias, lo que nos lleva a preguntar qué fuertes presiones evolutivas se han seleccionado para

tan extraña reordenación de la estructura del cuerpo. Se han producido algunas explicaciones, aunque ninguna satisfactoria por completo. Por ejemplo, los órganos sensoriales de la cavidad del manto (osfradíos) podrían catar mejor el agua cuando giran en la dirección del movimiento. Ciertamente las consecuencias de la torsión y la necesidad resultante de evitar la contaminación branquial han sido muy importantes en la evolución de los gasterópodos. En cualquier caso, estas consecuencias no pueden estudiarse hasta que no se haya descrito otro aspecto peculiar de los gasterópodos: el arrollamiento.

Arrollamiento

El arrollamiento o giro helicoidal de la concha y masa visceral no es lo mismo que la torsión. El arrollamiento puede producirse en el estado larvario a la vez que la torsión, pero el registro fósil muestra que al arrollamiento es un hecho evolutivo separado, y que apareció en los gasterópodos antes que la torsión. No obstante, todos los gasterópodos vivos descienden de antecesores arrollados y helicoidales, tanto si muestran o no estas características.

Los gasterópodos primitivos tienen una **concha espiral plana** con simetría bilateral; esto es, todas las vueltas quedan en un mismo plano (Figura 17-14A). Una concha así no era muy compacta, ya que cada vuelta tenía que quedar fuera



La concha se desplaza sobre el cuerpo para distribuir mejor el peso; en el lado comprimido, el derecho, se pierde la branquia, la aurícula y el riñón

Figura 17-14

Evolución de la concha en los gasterópodos. **A**, Las conchas con arrollamiento primitivo fueron planoespirales, cada vuelta queda completamente por fuera de la vuelta precedente. **B**, Una forma más compacta se consiguió en los caracoles en los que cada vuelta queda parcialmente por fuera de la vuelta precedente. **C** y **D**, Cuando la concha se desplazó hacia arriba y hacia atrás, se consiguió una mejor distribución del peso.

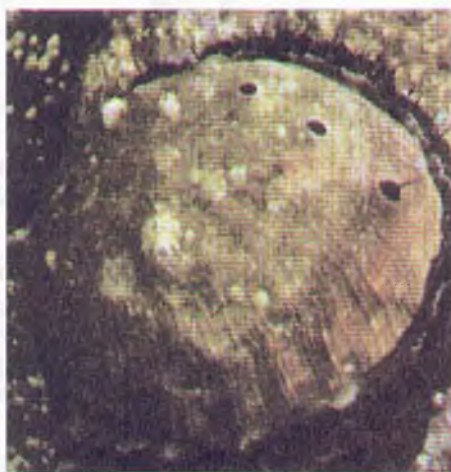
de la precedente. Curiosamente, unas pocas especies modernas han retornado a la forma planoespiral. El problema de la solidez de la concha espiral plana fue solventado por la forma **espiral cónica**, en la que cada vuelta sucesiva queda al lado de la precedente (Figura 17-14). Con todo, esta forma está claramente desequilibrada, colgando la mayor parte del cuerpo sobre un lado. Una mejor distribución del peso se consiguió con un cambio de dirección de la concha hacia arriba, y posteriormente, con el eje de la concha oblicuo respecto al eje longitudinal del pie (Figura 17-14). El peso y volumen de la vuelta principal del cuerpo, en la vuelta mayor de la concha, presiona sobre el lado derecho de la cavidad del manto y, aparentemente, interfiere con los órganos de este lado. En consecuencia, las branquias, aurícula y riñón del lado derecho faltan, excepto en los gasterópodos más primitivos, llegándose así a una condición de **asimetría bilateral**.

Aunque la pérdida de la branquia derecha es probablemente una adaptación mecánica para el transporte de la concha arrollada, esta disposición hace posible la vía para evitar el problema de la torsión —la contaminación— que se hace patente en los prosobranquios más modernos. El agua penetra por el lado izquierdo de la cavidad del manto y sale por el lado derecho, arrastrando con ella los desechos desde el ano y nefridioporo, que están cercanos al lado derecho. Los sistemas de otros gasterópodos para evitar la contaminación se mencionarán posteriormente en este capítulo.

Hábitos alimentarios

Son tan variados como sus formas y géneros de vida, pero todos incluyen alguna adaptación de la rádula. La mayoría de los gasterópodos son herbívoros, raspan partículas de las algas. Algunos herbívoros pacen, otros ramonean y algunos comen plancton. *Haliotis*, la oreja de mar (Figura 17-15A), coge las algas con el pie y las trocea con la rádula. Los caracoles de tierra mordisquean durante la noche la vegetación verde.

Algunos caracoles como *Bullia* y *Buccinum* son carroñeros, viven sobre carne putrefacta y cadáveres. *Melongena* se alimenta de almejas, especialmente de *Tagelus*, la navaja, introduciendo su probóscide entre la abertura de sus valvas. *Fasciolaria* y *Polinices* (Figura 17-15B) se alimentan de distintos moluscos, preferentemente bivalvos. *Urosalpinx cinerea*, el perforador de ostras, taladra agujeros a través de la concha de la ostra. Su rádula, que lleva tres filas longitudinales de dientes, comienza la acción taladradora, luego el animal se desliza hacia delante, saca un órgano perforador a través de un poro existente en la suela anterior de su pie y se agarra de nuevo fuertemente a la concha, utilizando un agente químico para ablandarla. Alternan periodos cortos de raspado con periodos largos de actividad química, hasta que completa un agujero limpio y redondo. Con su probóscide insertada a través del agujero, el caracol puede comer continuamente durante horas o días usando la rádula para desgarrar la carne blanda. *Urosalpinx* es atraído por sus presas desde cierta distancia por



A



B

Figura 17-15

A, La oreja de mar roja, *Haliotis rufescens*. Este caracol con aspecto de lapa grande es apreciado como alimento y muy comercializado. Las orejas de mar son vegetarianas estrictas, se alimentan especialmente de lechuga de mar y otras algas. **B**, Caracol luna, *Polinices lewisii*. Un habitante común de los bajos arenosos de la costa oeste americana, el caracol luna es un depredador de almejas y mejillones. Usa su rádula para hacer agujeros perfectos en las conchas de sus víctimas, a través de los cuales extiende la probóscide para comer el cuerpo carnoso de los bivalvos.



Figura 17-16

Conus, extendiendo su larga probóscide vermiforme. Cuando el pez intenta consumir este bocado sabroso, el *Conus* lo agujonea en la boca y le mata. El caracol, con su estómago dilatado, traga al pez, luego, algunas horas después, regurgita las escamas y huesos.

alguna sustancia química, probablemente liberada en los desechos metabólicos de la presa.

Cyphoma gibbosum y especies próximas viven y se alimentan de gorgonias (filo Cnidarios, Capítulo 14) de los arrecifes de coral tropicales poco profundos. Este caracol es comúnmente conocido como «lengua de fuego». Durante la actividad normal, el manto, brillantemente coloreado, cubre completamente la concha, pero puede rápidamente introducirse por la abertura de la concha cuando el animal es molestado.

Los miembros del género *Conus* (Figura 17-16) se alimentan de gusanos, peces y otros. Su rádula está profundamente modificada para la captura de las presas. Una glándula carga los dientes

radulares con un veneno muy tóxico. Cuando *Conus* siente la presencia de su presa, un diente radular se desliza desde su posición a la punta de la probóscide; cuando ésta golpea a la presa, el diente es lanzado como un arpón y su veneno la paraliza. Ésta es una adaptación eficaz para un depredador que se mueve lentamente, impidiendo que una presa de movimiento rápido se escape. Algunas especies de *Conus* pueden causar heridas muy peligrosas; en ciertas especies son mortales para el hombre. El veneno consiste en una mezcla de péptidos tóxicos; cada especie de *Conus* lleva péptidos (**conotoxinas**) específicos de los neurorreceptores de sus presas predilectas. Las conotoxinas son herramientas valiosas en la investigación sobre dife-

rentes receptores y canales iónicos de las células nerviosas.

Algunos gasterópodos se alimentan de depósitos orgánicos de la arena o del fango. Otros recogen la misma clase de detritos orgánicos, pero sólo pueden digerir los microorganismos contenidos en ellos. Algunos gasterópodos sésiles, como las lapas, son microfágicos mucociliares, utilizan la branquias para arrastrar micro-partículas que quedan englobadas en una bola mucosa y son llevadas a la boca. Algunas de las mariposas de mar segregan una red mucosa con la que capturan pequeñas formas planctónicas; entonces arrastran esta trampa hacia la boca.

Después de la maceración con la rádula o algún mecanismo triturador, como la molleja de la liebre de mar *Aplysia*, la digestión es normalmente extracelular en la luz del estómago o de las glándulas digestivas (hepatopáncreas). En los microfagos mucociliares los estómagos

son regiones de clasificación y la mayor parte de la digestión, que es intracelular, tiene lugar en las glándulas digestivas.

Anatomía interna y función

En casi todos los gasterópodos, la respiración se lleva a cabo por un **ctenidio** (dos ctenidios en los prosobranquios primitivos, que es la condición primitiva) localizado en la cavidad del manto, aunque en algunas formas acuáticas sin branquias, la respiración depende del manto o del tegumento. Después de que los prosobranquios más evolucionados perdieran una de las branquias, la mayor parte de ellos carecen de la mitad de la otra y el eje central queda unido a la pared de la cavidad del manto (Figura 17-17). Así logran la disposición branquial más eficaz para el flujo de agua que circula a través de la citada cavidad (entra por un lado y sale por el otro).

Los pulmonados tienen una porción muy vascularizada en el manto que sirve de **pulmón** (Figura 17-18). La mayor parte del borde del manto se cierra en la parte posterior del animal y el pulmón abre al exterior por medio de una pequeña abertura llamada **pneumostoma**. Muchos pulmonados acuáticos deben subir a la superficie a expulsar una burbuja de gas proveniente del pulmón. Para introducir aire, curvan el borde del manto alrededor del pneumostoma formando un sifón.

Casi todos los gasterópodos tienen un nefridio único (riñón). Los sistemas circu-

latorio y nervioso están bien desarrollados (Figura 17-18). Este último incluye tres pares de ganglios conectados por nervios. Los órganos sensoriales son ojos o fotorreceptores sencillos, estatocistos, órganos táctiles y quimiorreceptores. El tipo más sencillo de ojo de un gasterópodo es, simplemente, una depresión del tegumento en forma de copa, tapizada por células pigmentadas fotorreceptoras. En muchos gasterópodos el ojo en copa tiene una lente y está cubierto por una córnea. Un área sensorial llamada **osfradio**, localizada en el sifón inhalante de la mayor parte de los gasterópodos, es en muchas de las formas un quimiorreceptor, aunque sus funciones puedan ser también mecanorreceptoras en unas, y todavía desconocidas en otras.

Hay gasterópodos monoicos y dioicos. Muchos gasterópodos realizan ceremonias de cortejo. En las especies monoicas, durante la cópula hay un intercambio de espermatozoides o de espermátóforos (paquetes de espermatozoides). Muchos pulmonados terrestres lanzan un dardo desde un saco del dardo (Figura 17-18) al cuerpo de su pareja para aumentar su excitación antes de la cópula. Después de esta, cada individuo de la pareja deposita sus huevos en la tierra, en galerías superficiales. La mayor parte de los gasterópodos primitivos descargan sus óvulos y espermatozoides en el agua de mar donde tiene lugar la fecundación, y el embrión sale enseguida del cascarón en forma de larva trocófora nadadora libre. En muchos gasterópodos la fecundación es interna.

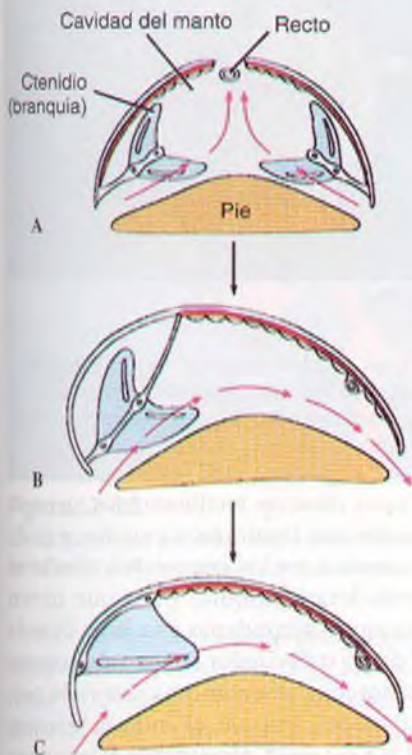


Figura 17-17

Evolución del ctenidio en los gasterópodos. A. Prosobranquio primitivo con dos ctenidios, el agua exhalante deja la cavidad del manto por una rendija o agujero dorsal. B. Estado posterior a la pérdida de un ctenidio. C. Estado derivado que se encuentra en la mayoría de los prosobranquios, en los que se han perdido los filamentos de un lado de la branquia restante, y el eje está unido a la pared del manto.

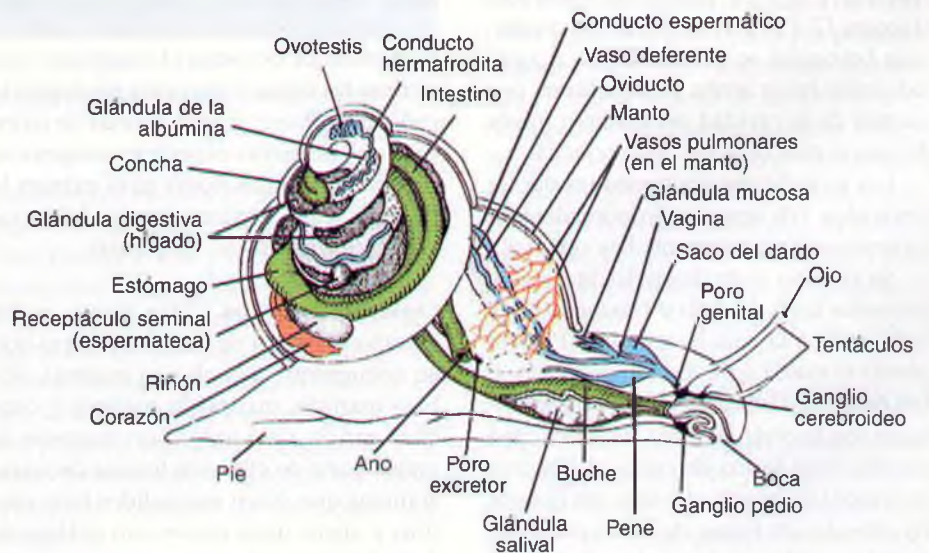


Figura 17-18

Anatomía de un caracol pulmonado.

Los huevos fecundados, encerrados en cubiertas transparentes, pueden ser expulsados por separado para flotar entre el plancton o pueden quedar depositados en capas gelatinosas unidas al sustrato. En algunas formas marinas, los huevos quedan encerrados, ya en pequeños grupos ya en gran número, en cubiertas resistentes, en una amplia variedad de tipos de puesta (Figura 17-19). El joven generalmente emerge como una larva velígera (Figura 17-7) o puede sobrepasar la fase velígera en la cubierta o cáscara y salir como caracol joven. Algunas especies, incluidos muchos caracoles dulciacuícolas, son ovovivíparos que incuban sus huevos y jóvenes en el oviducto paleal.

Principales grupos de gasterópodos

Hay tres subclases de gasterópodos: Prosobranquios, Opistobranquios y Pulmonados.

Prosobranquios. Este grupo comprende la mayoría de los caracoles marinos y algunos de los gasterópodos dulciacuícolas y terrestres. Como resultado de la torsión la cavidad del manto es anterior, con la branquia o branquias situadas delante del corazón. El agua entra por el lado izquierdo y sale por el lado derecho; el borde del manto está a menudo prolongado en un largo sifón para separar mejor el flujo exhalante del inhalante. En los prosobranquios primitivos con dos branquias (por ejemplo, la oreja de mar *Haliotis* y la lapa perforada *Diodora*) (Figuras 17-15A y 17-20B), la contaminación branquial se evita al llevar al agua exhalante hacia arriba y hacia fuera, por encima de la cavidad del manto a través de uno o más orificios de la concha.

Los prosobranquios tienen un par de tentáculos. Los sexos están normalmente separados. Frecuentemente hay opérculo.

Su tamaño varía desde las litorinas y pequeñas lapas (*Patella* y *Diodora*) (Figura 17-20B) a la concha caballo (*Pleuroploca*), el mayor gasterópodo de América. Los ejemplos familiares de los prosobranquios son la oreja de mar (*Haliotis*), cuya concha tiene forma de oreja; el buccino (o bucío) (*Busyccon*), que deja sus huevos en cápsulas en forma de disco de doble pestaña, unidos en un cordón de 1 m de largo; el bígaro común (*Littorina*); el caracol luna (*Polinices*, Figura 17-15B); el bíg-



A



B

Figura 17-19

Huevos de gasterópodos marinos. **A**, El buccino arrugado, *Thais lamellosa*, deja los huevos en cápsulas que recuerdan los granos de trigo; cada una contiene cientos de huevos. **B**, Cinta con huevos de un nudibranquio dórado.



A



B

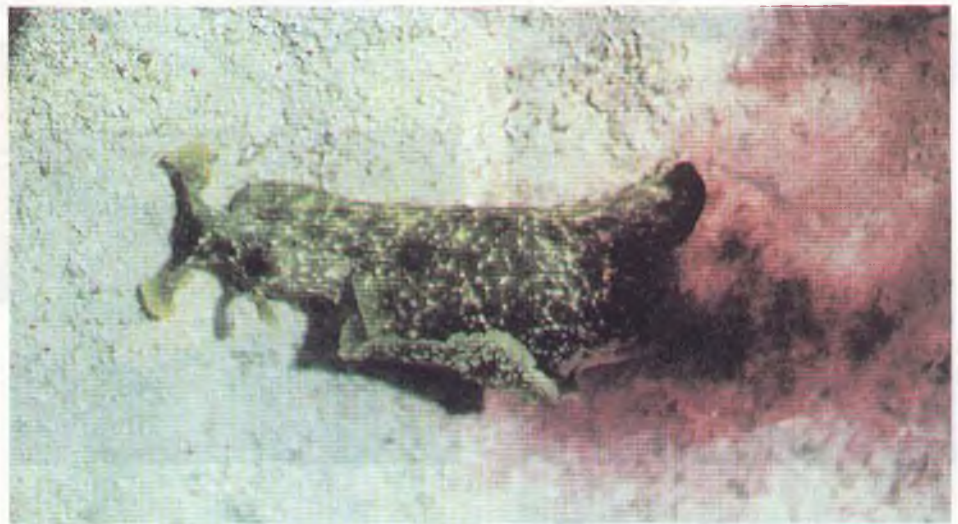
Figura 17-20

A, Un caurí, *Jenneria pustulata*, deslizándose sobre un cnidario zoántido. Las conchas de los cauríes, brillantemente coloreadas y pulimentadas, se han utilizado como ornamento durante años. **B**, *Diodora aspera*, un gasterópodo prosobranquio con un agujero en el ápice por el que el agua abandona la cavidad del manto.

ro perforador de ostras (*Urosalpinx*), que perfora las ostras y succiona sus jugos; la cañadilla (*Murex*) y otras formas de múrices, una de cuyas especies europeas se usó en la antigua Roma para extraer la púrpura real; y algunas formas dulciacuícolas (*Goniobasis* y *Viviparus*).

Opistobranquios. Este grupo es un extraño conjunto de moluscos, en el que se encuentran las babosas marinas, liebres marinas, mariposas marinas y conchas canoa. Casi todos son marinos; la mayor parte de ellos son formas de aguas someras que viven escondidos bajo piedras y algas; unos pocos son pelágicos. Actualmente se reconocen nueve o más órdenes de opistobranquios, pero por comodidad suelen subdividirse en dos

grupos clásicos: tectibranquios, generalmente con branquia y concha, y nudibranquios, en los que no hay concha ni verdadera branquia, pero que tienen branquias secundarias a lo largo de todo el dorso o alrededor del ano. Los opistobranquios presentan una detorsión parcial o completa; así, el ano y la branquia (si la hay) están desplazados al lado derecho o posterior del cuerpo. Claramente, el problema de la contaminación se resuelve si el ano se desplaza hacia atrás. Por lo común hay dos pares de tentáculos, el segundo par está frecuentemente mucho más modificado (**rinóforos**, Figura 17-21), con pliegues laminares que aparentemente aumentan la superficie quimiorreceptora. La concha está reducida o falta. Todos son monoicos.



A B

Figura 17-21

A, La liebre marina, *Aplysia dactylomela*, se desliza y nada a través del fondo de algas tropicales, ayudado por sus grandes parapodios aliformes, aquí curvados por encima del cuerpo. B, Cuando es atacada, la liebre de mar lanza una abundante secreción protectora desde la «glándula de la púrpura» que tiene en la cavidad del manto.



Figura 17-22

Un nudibranquio aeólideo, *Flabellina iodinea*. Sus largas ceratas dorsales contienen los nematocistos de los cnidarios que come.

Entre los tectibranchios está la gran liebre de mar, *Aplysia* (Figura 17-21), que posee tentáculos anteriores grandes en forma de oreja y una concha vestigial, y los pterópodos o mariposas marinas (*Cavolina* y *Clione*). En los pterópodos el pie está modificado a modo de aletas para la natación; así pues, son pelágicos y forman parte de la fauna planctónica.

Los nudibranchios están representados por las babosas marinas, que a menudo son carnívoras y están brillantemente coloreadas (Figura 17-22). La babosa marina plumosa *Aeolis*, que vive sobre anémonas e hidroides, imita fre-

cuentemente el color de sus presas en las papilas alargadas (ceratas) que cubren su parte posterior. Éste y algunos otros nudibranchios rescatan para su propio uso, al comerlos, los nematocistos de los hidroides, de los que se alimentan. La babosa marina adornada, *Tridachia*, es una atractiva forma pequeña, verde o azul y blanca, común en las aguas de Florida. *Hermisenda* es uno de los nudibranchios comunes de las Costas del Oeste.

Pulmonados. En esta subclase se incluyen los caracoles terrestres, los de agua

dulce y las babosas (y algunas formas de aguas salobres), presentan alguna detorsión. Han perdido sus branquias primitivas, pero la pared del manto vascularizada se ha transformado en un pulmón, que se llena de aire por contracción del suelo del manto (algunas especies acuáticas han desarrollado branquias secundarias). El ano y el nefridioporo abren al exterior cerca del pneumostoma, y los desechos son expulsados violentamente con el aire o agua desde el pulmón. Son monoicos. Las especies acuáticas tienen un par de tentáculos no retráctiles, en la base de los cuales están los ojos; las formas terrestres tienen dos pares de tentáculos y los ojos están en el par posterior (Figura 17-23). Entre los cientos de especies vivientes, algunas de las formas americanas más familiares son *Helix*, *Polygyra*, *Succinea*, *Anguispira*, *Zonitoides*, *Limax* y *Agriolimax*. Las formas acuáticas están representadas por *Helisoma*, *Lymnaea*, y *Physa*. Esta última es un caracol con arrollamiento hacia la izquierda (sinestorso).

CLASE BIVALVOS (PELECÍPODOS)

Son animales con «pie en hacha», como su nombre indica (G. *pelekys*, hacha + *pous*, *podos*, pie). Incluyen los mejillones, almejas, pechinas, ostras y bromas (Figuras 17-24 y 17-27). El tamaño oscila desde conchas tan pequeñas como granos de 1 ó 2 mm hasta las almejas gigantes surpa-



A



B

Figura 17-23

A. Caracol terrestre, pulmonado. Destacan los dos pares de tentáculos; el segundo par, el más largo, lleva los ojos. B. Babosa plátano, *Ariolimax columbianus*. Nótese el pneumostoma.



A



B

Figura 17-24

Moluscos bivalvos. A. Los mejillones, *Mytilus edulis*, aparecen en las costas septentrionales de los océanos de todo el mundo; forman agrupaciones densas en la zona intermareal. Bajo los mejillones fijados viven protegidas un montón de criaturas marinas. B. Las volandeiras (*Chlamys opercularis*) nadan para escapar del ataque de las estrellas de mar (*Asterias rubens*). Cuando sienten peligro, estos ágiles bivalvos nadan palmeando las dos valvas de la concha.

B, Fotografía de D. P. Wilson/Frank Lane Picture Agency Ltd.



Figura 17-25

Representantes de un grupo que ha evolucionado de ancestros cavadores, los bivalvos *Pecten* sp., que viven sobre el fondo, han desarrollado órganos sensoriales a lo largo de los bordes del manto (tentáculos y una serie de ojos azules).

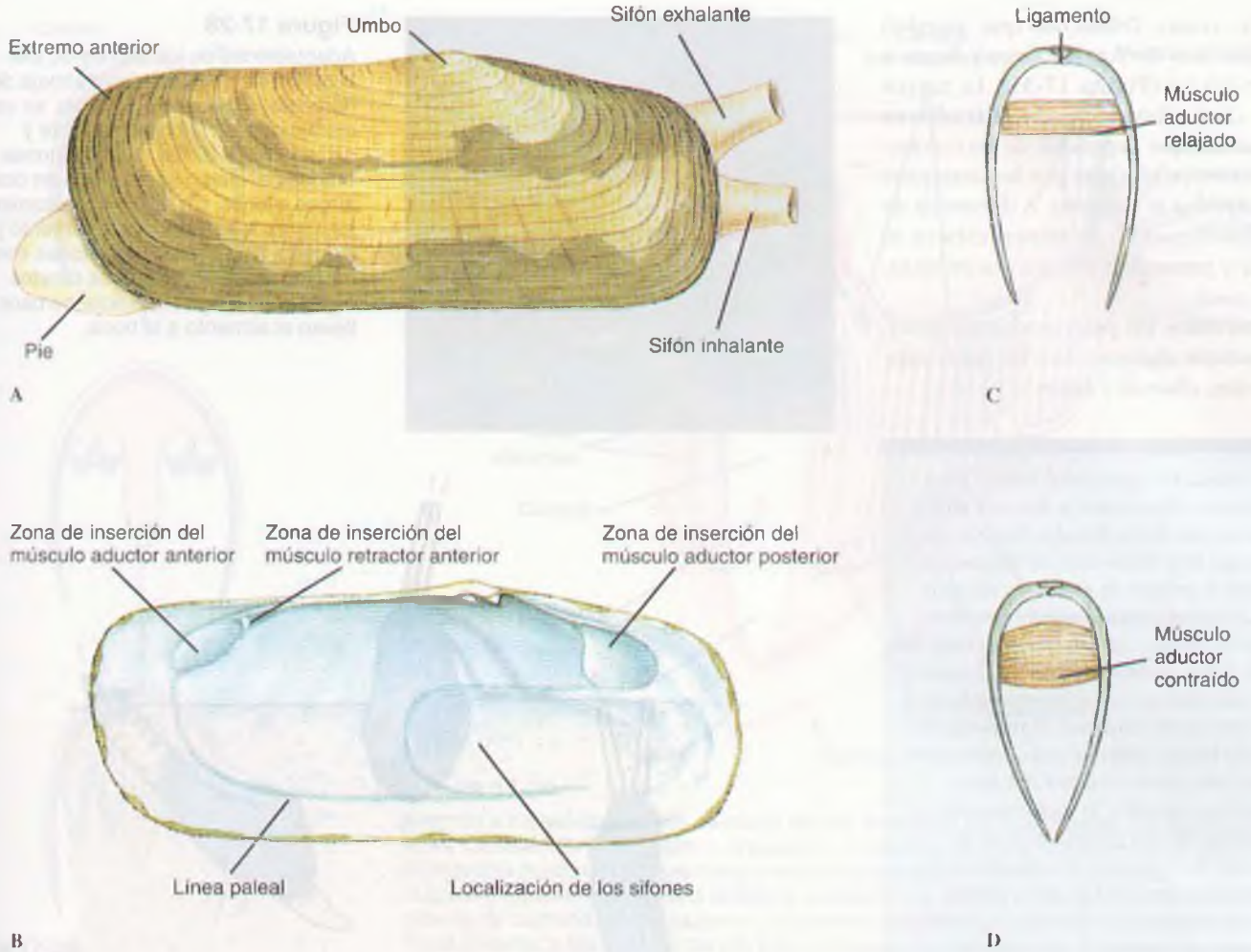


Figura 17-26

Tagelus plebius, la navaja rechoncha (clase Bivalvos). **A**, Vista externa de la valva derecha. **B**, Interior de la valva izquierda en la que se ven las huellas donde se insertan los músculos. El manto estaba unido en la línea paleal. **C** y **D**, Secciones que muestran la función de los músculos aductores y el ligamento de la charnela. En **C** el músculo aductor está relajado permitiendo al ligamento separar las valvas. En **D** el músculo aductor está contraído y aproxima las valvas.



Figura 17-27

A, Las bromas son bivalvos que excavan en la madera, causando grandes destrozos en las maderas no tratadas de cascos y embarcaderos. **B**, Las dos valvas pequeñas, anteriores, que se ven a la izquierda, las utilizan como órganos raspadores al extenderlas en la galería.

cíficas, como *Tridacna*, que pueden alcanzar más de 1 m de largo y llegar a pesar 225 kg (Figura 17-35). La mayor parte de los bivalvos son **filtradores** sedentarios que dependen de las corrientes ciliares producidas por las branquias para capturar el alimento. A diferencia de los gasterópodos, no tienen cabeza ni rádula y presentan una escasa cefalización.

Casi todos los pelecípodos son marinos, aunque algunos viven en aguas salobres, ríos, charcas y lagos.

Las almejas de agua dulce fueron hace un tiempo abundantes y diversas en los ríos del este de los Estados Unidos; sin embargo hoy día es uno de los grupos en mayor peligro de extinción del país. De las más de 300 especies existentes hace un tiempo, 12 han desaparecido, 42 están amenazadas o en peligro, y unas 88 o más pueden estar pronto en la lista. Una mezcla de causas es la responsable de este hecho; entre las más importantes figura una inferior calidad del agua. Entre los culpables, la contaminación y la sedimentación procedentes de la minería, la industria y la agricultura. Se culpa parcialmente a la pesca furtiva para suministrar a la industria japonesa de perlas cultivadas. Y además, entre todas las cosas, el prolífico mejillón cebra (ver recuadro) ataca en gran número a las almejas nativas, agotando las reservas de alimento (fitoplancton) del agua circundante.

Forma y función

Concha. Los bivalvos están comprimidos lateralmente y sus dos **valvas** están unidas por un ligamento dorsal, que tiende a abrir las valvas por su borde ventral. Las valvas se cierran por medio de músculos aductores que trabajan oponiéndose al ligamento (Figura 17-26C y D). El **umbo** es la parte más vieja de la concha y el crecimiento tiene lugar en líneas concéntricas alrededor de él (Figura 17-26).

La formación de una perla es como un subproducto de un mecanismo protector utilizado por el animal cuando un objeto extraño (grano de arena, parásito u otro) queda alojado entre la concha y el manto. El manto secreta muchas capas de nácar alrededor del objeto (Figura 17-5). Las perlas se cultivan por la inserción de parti-

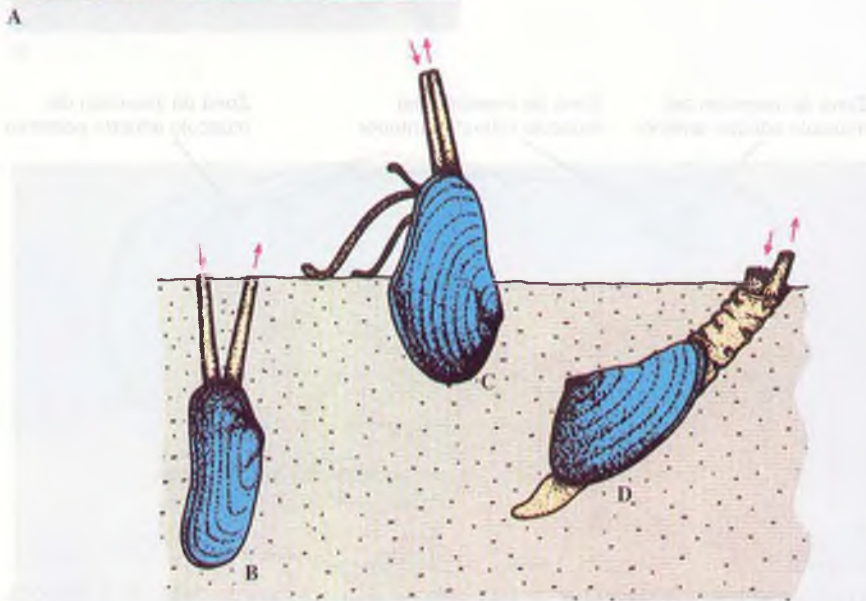


Figura 17-28

Adaptaciones de los sifones de los bivalvos. **A**, En la repulsiva almeja del noroeste, *Entodesma saxicola*, se ven claramente los sifones inhalante y exhalante. **B - D**, En muchas formas marinas el manto se prolonga en dos largos sifones. En **A**, **B** y **D**, la corriente inhalante lleva, en ambos, alimento y oxígeno. En **C**, *Yoldia*, los sifones son respiratorios; largos palpos ciliados exploran el fango superficial cercano y llevan el alimento a la boca.

culas de nácar, normalmente tomadas de las conchas de almejas de agua dulce, entre la concha y el manto de una especie determinada de ostra, que se mantiene en recintos durante algunos años. *Meleagrina* es una ostra muy utilizada por los japoneses para el cultivo de perlas.

Cuerpo y manto. La **masa visceral** cuelga de la línea media dorsal, y el pie muscular está unido anteriormente a la masa visceral. Los ctenidios cuelgan a cada lado cubiertos por sendos pliegues del manto, cuyo borde posterior está modificado formando las aberturas dorsal, excurrente (exhalante), y ventral, incurrente (inhalante) (Figura 17-28A). En algunos bivalvos marinos el manto se extiende hacia fuera en largos sifones musculares, que permiten a la almeja excavar en el fango o la arena y extender los sifones hasta el agua que queda por encima de ella (Figura 17-28B a D).

Locomoción. Los pelecípodos inician el movimiento extendiendo su pie muscular y fino entre las valvas (Figura 17-28D). La sangre es bombeada al interior del pie, lo que hace que se hinche y actúe como un ancla en el fango o en la arena; entonces los músculos longitudinales se contraen, acortando el pie y tirando del animal hacia delante.

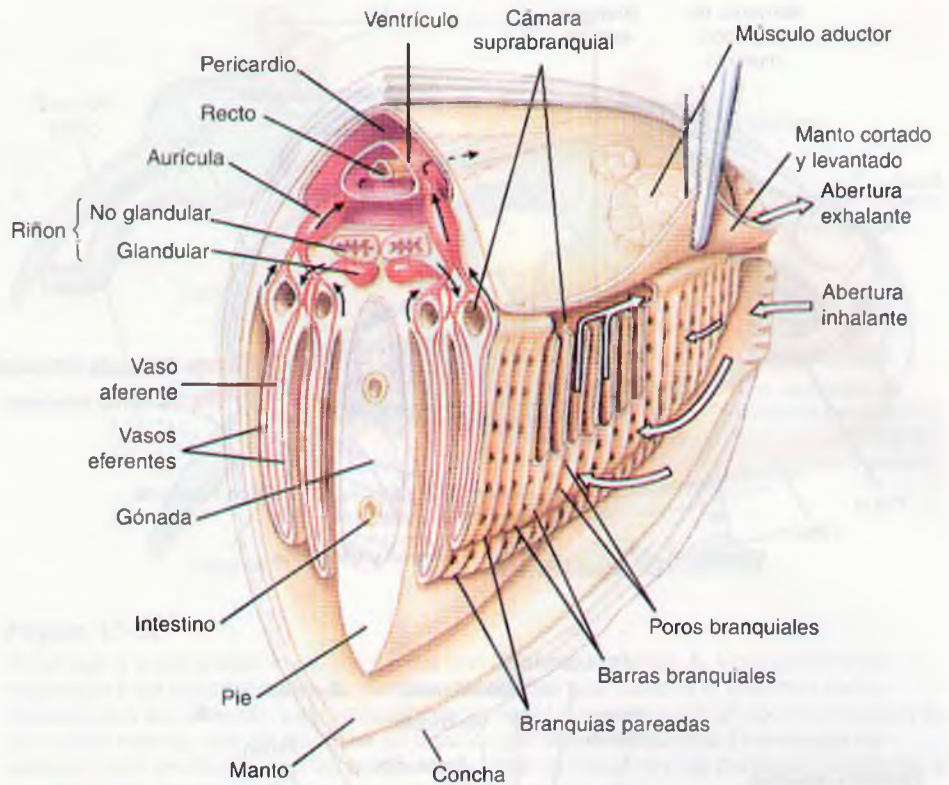
Las vieiras y limas son capaces de nadar a sacudidas por el batido simultáneo de sus valvas, a la vez que crean una especie de propulsión a chorro. Los bordes del manto pueden dirigir el chorro de agua expulsado, de tal manera que los animales pueden virtualmente nadar en cualquier dirección (Figura 17-24).

Branquias. El intercambio gaseoso se realiza por el manto y las branquias. Las branquias de la mayoría de los bivalvos están, debido a la filtración, muy modifi-


Figura 17-29

Evolución del ctenidio en los bivalvos. Por un gran alargamiento de los filamentos individuales, el ctenidio quedó adaptado para filtrar el alimento, y quedaron separadas la cámara inhalante de la cámara suprabranquial exhalante.

cadás; derivan del ctenidio primitivo, presentando los filamentos de cada lado del eje central un gran alargamiento (Figura 17-29). Como los extremos de los largos filamentos quedan plegados hacia el eje central, los filamentos ctenidiales adquieren la forma de una larga y fina W. Los filamentos situados unos al lado de los otros quedan unidos por cilios o por tejidos de unión, y forman **laminillas** como placas con muchos tubos verticales en el interior, para la conducción del agua. Así, el agua impulsada por la acción ciliar, entra por el sifón inhalante y penetra en los tubos de agua a través de los poros que quedan entre los filamentos en las laminillas, se dirige dorsalmente a una **cámara suprabranquial** común (Figura 17-30) y luego sale por la abertura exhalante.


Figura 17-30

Sección a través de la región cardíaca de una almeja de río, que muestra las relaciones entre los sistemas respiratorio y circulatorio. Corrientes de agua respiratorias: el agua es introducida mediante cilios, entra por los poros branquiales hasta las cámaras suprabranquiales, y sale por la abertura exhalante. La sangre de las branquias desprende dióxido de carbono y toma oxígeno. Circulación sanguínea: el ventrículo bombea la sangre hacia delante, a las lagunas del pie y las vísceras y, posteriormente, a las lagunas paleales. La sangre retorna desde el manto a las aurículas; vuelve desde las vísceras al riñón, luego va a las branquias y finalmente a las aurículas.

Alimentación. Casi todos los bivalvos son filtradores. Las corrientes de agua llevan oxígeno y materiales orgánicos hacia las branquias, en donde filas de cilios las dirigen hacia los pequeños poros de las branquias. Las células glandulares de las branquias y de los palpos labiales secretan copiosas cantidades de moco, que rodean a las partículas suspendidas en el agua que atraviesa los poros branquiales. Estas masas mucosas se deslizan hacia abajo por el lado externo de las branquias, hacia los surcos alimentarios, en el borde inferior de las branquias (Figura 17-31). Las partículas más pesadas caen desde las branquias como consecuencia de la gravedad, pero las partículas menores viajan a lo largo de los surcos alimentarios hacia los palpos labiales. Los palpos, que también son ciliados y asurcados, dirigen la masa mucosa hacia la boca.

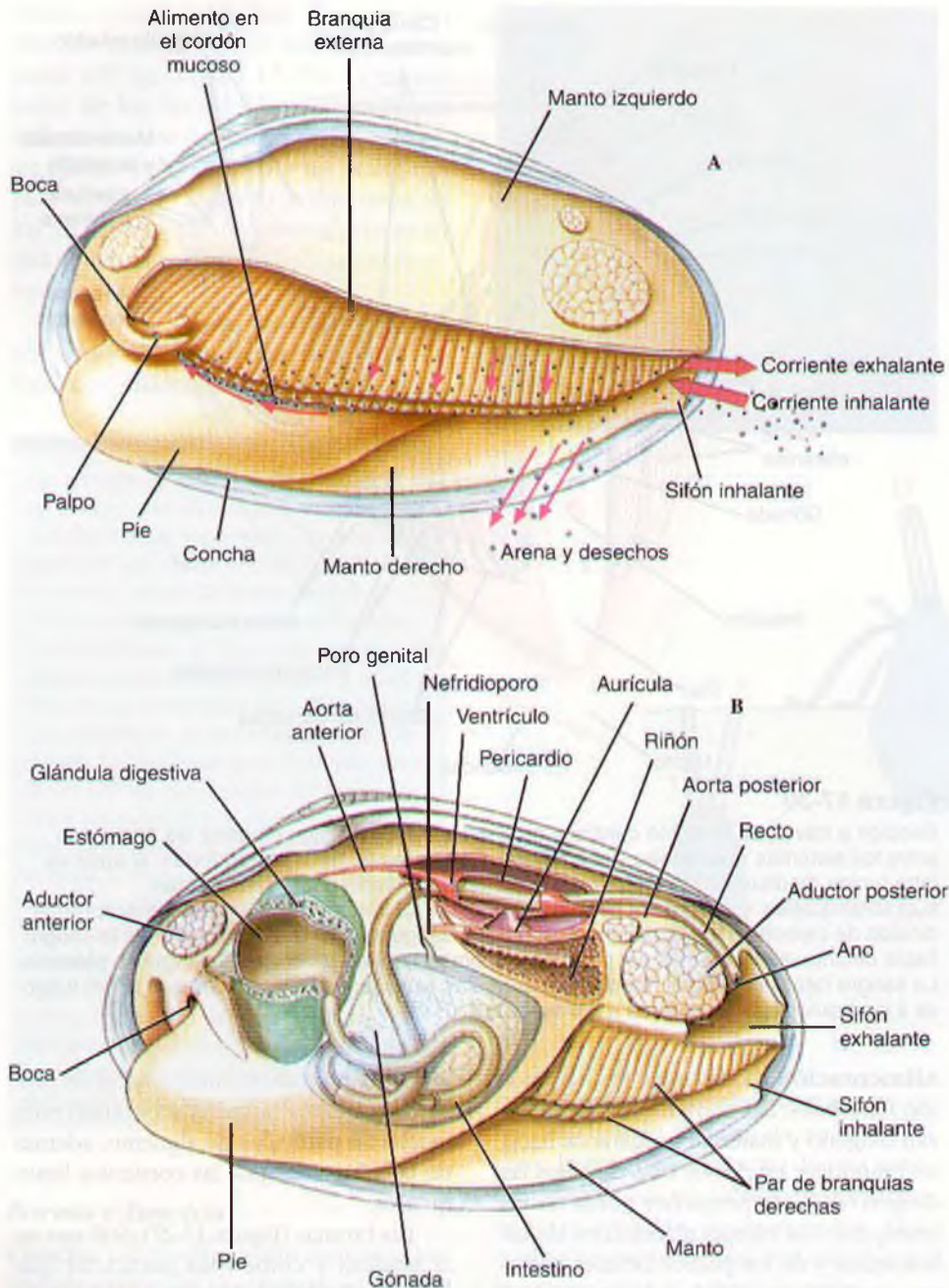
Algunos bivalvos, como *Nucula* y *Yoldia*, son deglutores, tienen probóscides largas unidas a palpos labiales (Figura 17-

28C). Estos bivalvos pueden sacar las probóscides hacia la arena y el fango para recolectar partículas de alimento, además de las obtenidas por las corrientes branquiales.

Las bromas (Figura 17-27) perforan en la madera y comen las partículas que separan. Bacterias simbióticas que viven en un órgano especial del bivalvo producen celulasa para digerir la madera.

Los septibranquios, otro grupo de bivalvos, atraen a pequeños crustáceos y trozos de restos orgánicos al interior de la cavidad del manto mediante un súbito refluo de agua creado por la acción bombeadora de un septo muscular que tienen en la cavidad del manto.

Estructura interna y función. El suelo del estómago de los bivalvos filtradores está plegado por estrías ciliadas para seleccionar los flujos continuos de partículas. Un saco que abre en el estómago secreta una varilla gelatinosa llamada

**Figura 17-31**

A, Mecanismo alimentario de la almeja de río. Se ha quitado la valva izquierda y el manto. El agua entra en la cavidad del manto por detrás, es llevada hacia delante por acción ciliar en branquias y palpos. Cuando el agua atraviesa las pequeñas aberturas de las branquias, las partículas de alimento son tamizadas y quedan atrapadas en cordones de moco que son llevados por los cilios a los palpos y dirigidos a la boca. La arena y las partículas residuales caen en la cavidad paleal y son expulsadas por acción ciliar. **B,** Anatomía de la almeja.

estilo o tallo cristalino, que sobresale en el estómago y se mantiene girando en el **saco del estilo** por medio de cilios (Figura 17-32). La rotación del tallo cristalino ayuda a disolver sus capas superficiales, lo que libera las enzimas (como la amilasa) que contiene y enrolla la masa mucosa de alimento. Las partículas separadas se seleccionan, y las apropiadas son

dirigidas hacia la glándula digestiva o son capturadas por amebocitos. La digestión subsiguiente es intracelular.

El corazón tricameral, situado en la cavidad pericárdica, está formado por dos aurículas y un ventrículo; late lentamente, a veces a un ritmo comprendido entre 0,2 y 30 veces por minuto. Parte de la sangre oxigenada en el manto es

devuelta al ventrículo a través de las aurículas. El resto circula a través de senos y pasa por una vena a los riñones; de aquí va a las branquias para la oxigenación y vuelve a las aurículas.

El mejillón cebra, *Dreissena polymorpha*, es una reciente introducción biológica en Norteamérica, potencialmente desastrosa. Aparentemente llegaron como velígeras en el agua del lastre de uno o más barcos de los puertos de los ríos del norte de Europa, y luego fueron vertidas entre los lagos Huron y Erie en 1986. Estos bivalvos de 4 cm se han extendido a lo largo de los Grandes Lagos en 1990, y en 1994 estaban tan al sur, en el Mississippi, como Nueva Orleans, tan al norte como Duluth, Minnesota, y al este en el río Hudson en Nueva York. Se fijan a cualquier tipo de superficie firme y se alimentan del fitoplancton que filtran. Crecen en gran número rápidamente. Obstruyen las tuberías de las tomas de agua municipales y de plantas industriales, impidiendo la toma de agua para los suministros municipales, y tienen efectos de gran alcance en el ecosistema (ver recuadro). El control del mejillón cebra puede costar 5000 millones de dólares, o más, al finalizar el siglo.

El sistema nervioso consta de tres pares de ganglios ampliamente separados, conectados por comisuras y un sistema de nervios. Los órganos sensoriales están pobremente desarrollados. Incluyen un par de estatocistos en el pie, un par de osfradios, de función mal conocida, en la cavidad del manto, células táctiles y a veces células pigmentarias sencillas sobre el manto. Las vieiras y volandeiras (*Pecten*, *Chlamys*) tienen una fila de ojos pequeños azules en todo el borde del manto (Figura 17-25). Cada uno consta de córnea, lente, retina y capa pigmentaria. Los tentáculos que presentan sobre el borde del manto *Pecten* (Figura 17-25) y *Lima* (p. 324) tienen células táctiles y quimiorreceptoras.

Reproducción y desarrollo. Los sexos están normalmente separados. Los gametos se descargan en la cámara supra-branquial para ser expulsados por la corriente exhalante. Una ostra puede producir 50 millones de huevos en una sola

estación o período de puesta. En la mayor parte de los bivalvos la fecundación es externa. El embrión desarrolla los estados de trocófora, velígera y cría (Figura 17-33).

En casi todas las almejas dulciacuícolas la fecundación es interna. Los huevos caen en los tubos de agua de las branquias, donde son fecundados por los espermatozoides traídos por la corriente inhalante. Aquí se desarrollan hasta un estado bivalvo, la **larva gloquidio**, que es una velígera especializada (Figura 17-34). Cuando se liberan, son llevados por las corrientes de agua y, si se ponen en contacto con un pez que pase, se fijan a sus branquias o a la piel y viven como parásitos durante algunas semanas. Después se hunden al fondo para empezar su vida independiente. La larva «autoestopista» ayuda a la dispersión de una forma cuya locomoción es muy limitada.

Perforación. Muchos pelecípodos pueden cavar en el fango o la arena, pero algunos han desarrollado un mecanismo para perforar elementos mucho más duros, como maderas o rocas.

Teredo, *Bankia*, y algunos otros géneros conocidos como bormas o tinuelas pueden resultar muy destructivos en los barcos de madera y embarcaderos. Estas extrañas y pequeñas almejas tienen un aspecto de gusano largo, con un par de sifones finos sobre el extremo posterior que dirigen el flujo de agua a las branquias, y un par de valvas pequeñas y globulares, con las que perforan, en el extremo anterior (Figura 17-27). Las valvas tienen dientes microscópicos que funcionan como una lima de madera muy efectiva. Estos animales extienden sus galerías con un incesante movimiento raspador de las valvas. Éstas envían un flujo continuo de partículas finas de madera dentro del tracto digestivo, donde son atacadas por la celulosa producida por bacterias simbióticas. Estas bacterias fijan también nitrógeno, una propiedad importante para sus hospedadores, que viven con una dieta (madera) alta en carbono pero baja en nitrógeno.

Algunas almejas perforan rocas. El género *Pholas* perfora sustratos calizos, esquistos, areniscas, a veces madera o turba. Tienen valvas fuertes que llevan

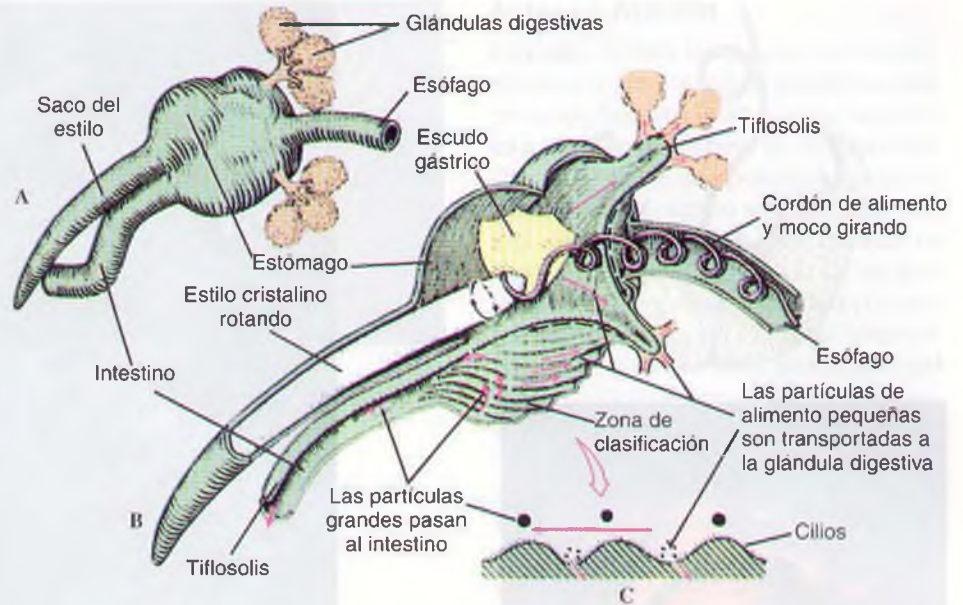


Figura 17-32

Estómago y estilo cristalino de una almeja con alimentación ciliar. **A**, Vista externa del estómago y del saco del estilo. **B**, Sección transversal que muestra la dirección de los movimientos del alimento. Las partículas de alimento que entran con el agua se recogen en un cordón mucoso que se mantiene en rotación por el estilo cristalino. Unas áreas de selección con crestas dirigen las partículas grandes al intestino y las partículas pequeñas a las glándulas digestivas. **C**, Acción de la selección de los cilios.

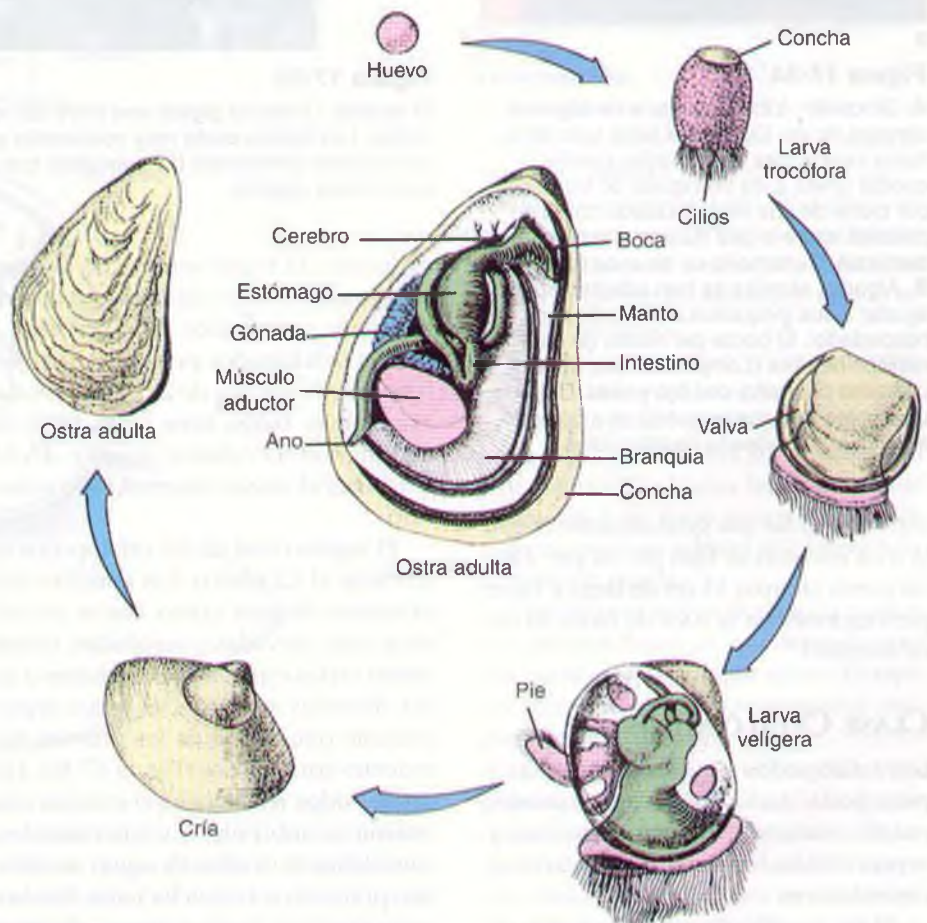


Figura 17-33

Ciclo vital de la ostra. La larva de la ostra nada durante cerca de dos semanas antes de fijarse y transformarse en cría. Las ostras tardan alrededor de 4 años en alcanzar el tamaño comercial.



Figura 17-34

A. Gloquidio, o forma larvaria de algunas almejas de río. Cuando la larva sale de la bolsa incubadora de la madre, puede quedar unida a las branquias de los peces por cierre de sus valvas. Queda como un parásito sobre el pez durante algunas semanas. Su tamaño es de unos 0,3 mm. **B.** Algunas almejas se han adaptado para ayudar a sus gloquidios a encontrar un hospedador. El borde del manto de este mejillón hembra (*Lampsilis ovata*) imita a un foxino pequeño, con ojo y todo. Cuando una lubina de boca pequeña va a comerlo, se encuentra rodeada de gloquidios.

espinas con las que gradualmente cortan la roca mientras se fijan por su pie. *Pholas* puede alcanzar 15 cm de largo y hacer perforaciones en la roca de hasta 30 cm de longitud.

CLASE CEFALÓPODOS

Los cefalópodos (G. *kephale*, cabeza + *pous, podos*, pie) incluyen los calamares, pulpos, nautilus, pulpos demonio y sepias. Todos son marinos y activos depredadores.

El pie modificado está en la región de la cabeza. Toma la forma de un embudo para así expulsar el agua de la cavidad



Figura 17-35

El taclobo (*Tridacna gigas*) vive entre las rocas del coral con la zona sifonal muy grande y visible. Los tejidos están muy coloreados y llevan un número elevadísimo de algas unicelulares simbiotas (zooxantelas) que proporcionan una buena parte del alimento de esta almeja gigante.

del manto. El borde anterior de la cabeza se transforma en un círculo o corona de brazos o tentáculos.

Los cefalópodos presentan siempre tamaños por encima de 2 ó 3 cm. El calamar común, *Loligo*, tiene cerca de 30 cm de longitud. El calamar gigante *Architeuthis* es el mayor invertebrado conocido.

El registro fósil de los cefalópodos se retrotrae al Cámbrico. Las conchas más primitivas fueron como conos rectos; otras eran curvadas o arrolladas, culminando en las espiraladas semejantes a las del *Nautilus* moderno, el único representante que queda de los una vez florecientes nautiloideos (Figura 17-36). Los cefalópodos sin concha o con concha interna (como pulpos y calamares) se consideran derivados de algún nautiloideo primitivo con concha recta. Muchos ammonoideos, todos extintos, desarrollaron conchas muy complejas (Figura 17-36C).

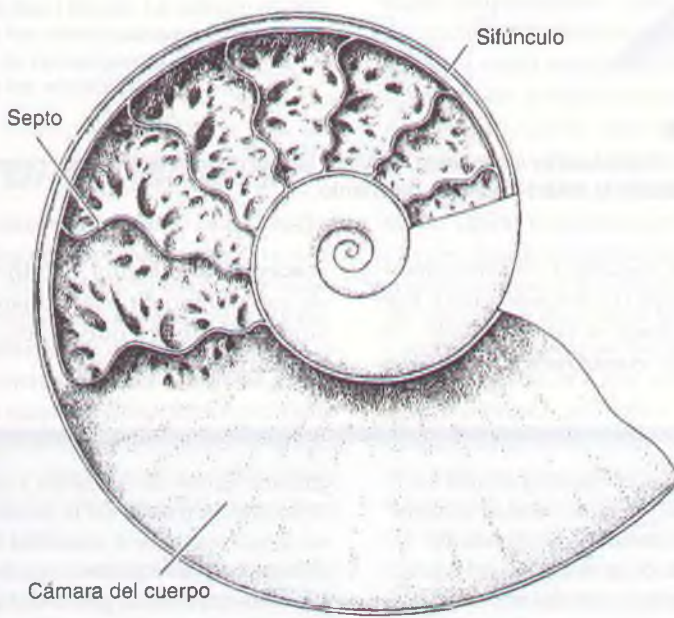
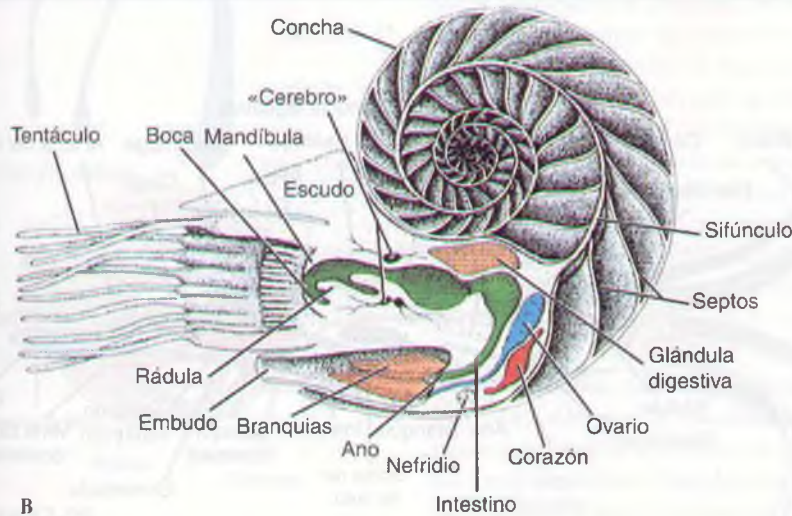
El enorme calamar gigante *Architeuthis* es muy poco conocido porque nunca ha sido estudiado en vivo. La anatomía se ha estudiado a partir de animales varados, de aquellos que se han pescado con redes, y de los ejemplares encontrados en el estómago de los cachalotes. La longitud del manto es de 5 a 6 m y la cabeza alcanza un metro. Poseen los mayores ojos del mundo animal: hasta 25 cm de diámetro. Aparentemente se alimentan de peces y otros calamares, y constituyen un alimento importante para los cachalotes. Suelen vivir sobre o cerca del fondo marino, a una profundidad de 1000 m; sin embargo, se han visto algunos nadando por la superficie.

La historia natural de algunos cefalópodos se conoce medianamente bien. Son animales marinos y demuestran cierta sensibilidad a las diferencias de salinidad. Unos pocos viven en el mar Báltico.

Figura 17-36

Nautilus, un cefalópodo. A, *Nautilus* vivo comiendo un pez. B, Sección longitudinal, que muestra las cámaras de la concha llena de gas, y un esquema de la estructura del cuerpo. C, Sección longitudinal a través de la concha de un ammonoideo.

De Peter Ward. «The extinction of the Ammonites», *Scientific American* 249:136-147, October 1983. Copyright © 1983 por Scientific American, Inc. Reservados todos los derechos. Reimpreso con permiso.



co, donde el agua tiene un bajo contenido en sal. Los cefalópodos se encuentran a diversas profundidades. El pulpo es visto a menudo en la zona intermareal, escondido entre rocas y hendiduras, pero ocasionalmente se encuentra a grandes profundidades. Los calamares, más acti-

vos, rara vez aparecen en aguas poco profundas; algunos han sido capturados a 5000 m de profundidad. *Nautilus* vive normalmente cerca del fondo, en aguas de 50 a 560 m de profundidad, en las cercanías de las islas del sudoeste del Pacífico.

Forma y función

Concha. Si bien las conchas de los nautiloideos y ammonoideos primitivos eran pesadas, flotaban gracias a una serie de **cámaras de gas**, como las del *Nautilus* (Figura 17-36B), que permitían al animal nadar mientras cargaba su concha. La concha del nautilo, aunque espiralada, es completamente diferente a la de un gasterópodo. La concha está dividida por septos transversales en cámaras internas (Figura 17-36B). El animal vivo habita solamente la última cámara. Mientras crece, avanza, secretando detrás de él un nuevo septo. Las cámaras están conectadas por un cordón de tejido vivo llamado **sifunculo** o sifoncillo, que se extiende desde la masa visceral. Algunas jibias (Figura 17-37) también tienen una concha curvada, pequeña, pero está completamente encerrada en el manto. En los calamares la mayor parte de la concha ha desaparecido, dejando solamente una lámina córnea, fina, llamada pluma, que está toda ella incluida en el manto. En *Octopus* (G. *oktos*, ocho + *pous*, *podos*, pie) la concha ha desaparecido por completo.

Locomoción. Los cefalópodos nadan por expulsión violenta del agua de la cavidad del manto a través del **embudo** ventral (o **sifón**): una especie de método de propulsión a chorro. El embudo es móvil y puede ser dirigido hacia delante o hacia atrás para controlar la dirección; la fuerza de la expulsión del agua controla la velocidad.

Los calamares y las jibias son excelentes nadadores. El cuerpo del calamar es hidrodinámico y diseñado para ser veloz (Figura 17-38). Las jibias nadan más lentamente. Las aletas laterales de los calamares y las jibias sirven de estabilizadores, pero se adosan al cuerpo para la natación rápida.

Nautilus es activo durante la noche; sus cámaras llenas de gas llevan la concha hacia arriba. Aunque no es tan rápido como el calamar, se desplaza sorprendentemente bien.

Octopus tiene un cuerpo más bien globoso y sin aletas (Figura 17-1E). Puede nadar hacia atrás por expulsión de un chorro de agua a través del embudo, pero está mejor adaptado para reptar, próximo a la superficie de rocas y corales, usando las ventosas de sus brazos para desplazarse por arrastre o anclado. Algu-

**Figura 17-37**

La jibia, *Sepia* sp., tiene una concha interna conocida como jibión, utilizada con los pájaros de jaula.

nos pulpos de aguas profundas tienen los brazos palmeados, como un paraguas, y nadan al estilo de una medusa.

Caracteres internos. El modo de vida activo de los cefalópodos se refleja en su anatomía interna, particularmente sus sistemas respiratorio, circulatorio y nervioso.

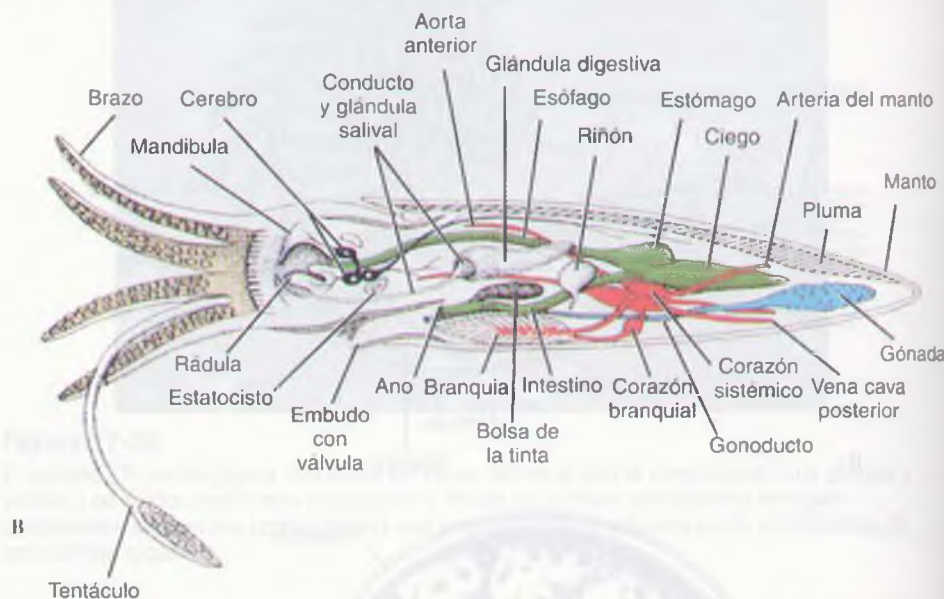
Respiración y circulación

Exceptuando los nautiloideos, los cefalópodos sólo tienen un par de branquias. Puesto que la propulsión ciliar no podría mover suficiente agua para las altas cantidades de oxígeno requeridas, carecen de cilios en las branquias. En vez de ello, los músculos radiales de la pared del manto, al contraerse, adelgazan ésta a la vez que agrandan la cavidad del manto introduciendo agua. La contracción de fuertes músculos circulares provoca la expulsión violenta a través del embudo. Un sistema de válvulas, de sentido único, impide que el agua pueda entrar a través del embudo y expulsarla alrededor del borde del manto.

Igualmente, el sistema circulatorio presente en otros moluscos, y en el ancestral también, podría no ser adecuado para los cefalópodos. El sistema circulatorio consiste en una red de vasos, y la sangre es conducida a través de los filamentos branquiales por capilares. Además, el modelo de circulación de los moluscos sitúa la circulación sistémica antes de que la sangre alcance las branquias (en contraste con los vertebrados, en los que la



A

**Figura 17-38**

A. Un calamar, *Sepioteuthis lessoniana*. B. Vista lateral de la anatomía del calamar, en la que se ha separado la mitad izquierda del manto.

sangre llega al corazón y va directamente a las branquias o a los pulmones). Este problema funcional se ha solventado con el desarrollo de **corazones branquiales**

o **accesorios** (Figura 17-38B) en la base de cada branquia para aumentar la presión de la sangre que va, en aquellas, a través de los capilares.

Después de que el *Nautilus* secreta un nuevo tabique, la nueva cámara se llena de un líquido de composición iónica semejante a la de la sangre (y del agua del mar). La extracción del líquido implica la secreción activa de iones dentro de diminutos espacios intercelulares en el epitelio sifuncular, de tal manera que se produce una presión osmótica local muy alta, y el agua es achicada de la cámara por ósmosis. En la cámara, el gas es solamente el gas respiratorio del tejido sifuncular que se

difunde dentro de la cámara cuando el líquido es extraído. Así la presión del gas en la cámara es de 1 atmósfera o menos porque está en equilibrio con los gases disueltos en el agua que rodea al *Nautilus*, que está en equilibrio con el aire de la superficie del mar, aunque el *Nautilus* pueda, de hecho, nadar a 400 m de profundidad. La concha puede resistir presiones de alrededor de 41 atmósferas y el sifunculo puede sacar agua contra esta presión ¡Son hechos maravillosos de la ingeniería animal!

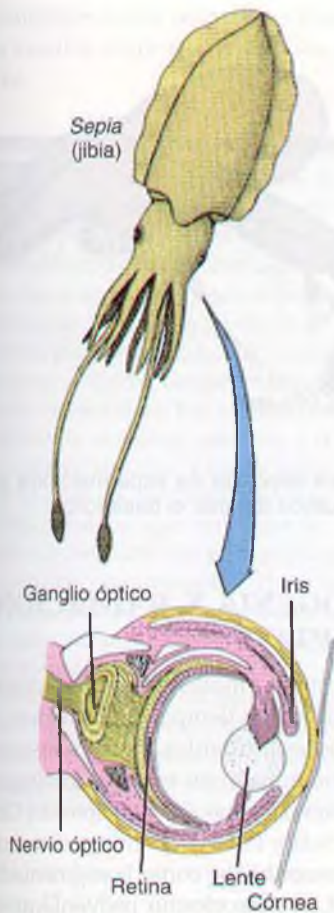


Figura 17-39

Ojo de una jibia (*Sepia*). La estructura de los ojos de los cefalópodos presenta un alto grado de convergencia evolutiva con los ojos de los vertebrados.

Sistema nervioso y sensorial

Estos sistemas están mucho más desarrollados en los cefalópodos que en los otros moluscos. El cerebro, el mayor de todos los invertebrados, consta de varios lóbulos con millones de células nerviosas. Los calamares tienen células nerviosas gigantes (de las mayores conocidas en el reino animal) que se activan cuando el animal se alarma, y que inician contracciones máximas de los músculos del manto para una huida rápida.

Los órganos sensoriales están bien desarrollados. Excepto en *Nautilus*, que tiene ojos relativamente sencillos, los cefalópodos tienen ojos muy desarrollados con córnea, cristalino, cámaras y retina (Figura 17-39). La orientación de los ojos es controlada por los estatocistos, que son mayores y más complejos que en otros moluscos. Los ojos son mantenidos en relación constante con la gra-

vedad, así que las pupilas en forma de rendija están siempre en posición horizontal. Los octópodos son aparentemente ciegos a los colores, pero pueden ser capaces de diferenciar formas (por ejemplo un cuadrado y un rectángulo) y recordar tal diferencia durante un tiempo considerable. Los investigadores encuentran fácil modificar sus patrones de comportamiento mediante entrenamientos con recompensa y castigo. Son capaces de aprender observando, esto es, cuando un pulpo observa cómo otro es premiado al hacer una elección correcta, el observador aprende cómo la elección es premiada y en consecuencia hace la misma elección cuando le dan una oportunidad.

Los octópodos utilizan los brazos para la exploración táctil; con su sentido del tacto pueden diferenciar texturas, pero aparentemente no diferencian formas. Los brazos están bien dotados de células táctiles y quimiorreceptoras. Los cefalópodos, al parecer, carecen de sentido del oído.

Comunicación. Del comportamiento de los nautiloideos o de los coleoideos de aguas profundas se conoce poco, pero las formas costeras o litorales como *Sepia*, *Sepioteuthis*, *Loligo* y *Octopus* se han estudiado ampliamente. Aunque su sentido del tacto está ampliamente desarrollado y tienen cierta sensibilidad química, predominan las señales visuales como medio de comunicación: movimientos de los brazos, aletas y cuerpo, y muchos cambios de color. Los movimientos pueden variar desde pequeños movimientos del cuerpo hasta exageradas extensiones, retorcimientos y levantamiento o bajada de alguno o de todos los brazos. Los cambios de color se llevan a cabo por medio de cromatóforos, células de la piel que contienen gránulos de pigmento. Cada cromatóforo, elástico, está rodeado por células musculares finas cuyas contracciones tiran de la membrana celular de los cromatóforos hacia fuera, provocando su expansión. A medida que la célula se extiende, el pigmento se dispersa, cambiando así el diseño de color del animal. Cuando el músculo se relaja, los cromatóforos vuelven a su tamaño original y el pigmento vuelve a concentrarse otra vez. Por medio de los cromatóforos, que están bajo control nervioso y probablemente hormonal, es posible un sistema elaborado de cambios en el color

y en su diseño, incluyendo el oscurecimiento o empalidecimiento general, las tonalidades rosa, amarilla o violeta, y la formación de bandas, listas, lunares o manchas irregulares. Estas pueden ser utilizadas según los casos, como señales de peligro, como coloración protectora, en los rituales de cortejo y, probablemente, con otros motivos.

Al adoptar diferentes diseños de color en distintas partes del cuerpo, un calamar puede transmitir *simultáneamente* tres o cuatro mensajes diferentes a distintos individuos y en distintas direcciones, y puede en un instante, si es necesario, cambiar uno o todos los mensajes. Es posible que no exista entre los invertebrados ningún otro sistema de comunicación que pueda enviar tanta información y tan rápidamente.

Los cefalópodos de aguas profundas pueden tener una mayor dependencia de los sentidos químicos y táctiles que sus parientes litorales o superficiales, pero también producen sus propias señales visuales, para lo cual han elaborado muchos y complicados órganos luminosos.

La mayor parte de los cefalópodos no nautiloideos tienen otro mecanismo protector: una **glándula de la tinta** alojada en un saco de la tinta que vierte en el recto, secreta la denominada **sepia**, un líquido oscuro que contiene el pigmento melanina. Cuando el animal es alarmado expulsa una nube de tinta, que puede quedar suspendida en el agua como una burbuja o retorcerse por las corrientes de agua. El animal desaparece de la escena rápidamente, dejando al depredador con la tinta a modo de señuelo.

Reproducción. Los cefalópodos tienen sexos separados. En la vesícula seminal de los machos los espermatozoides están empaquetados en espermatóforos y almacenados en un saco que abre en la cavidad del manto. En el macho adulto, uno de los brazos se modifica como órgano introductor y se le denomina **hectocotilo**; este brazo lo utiliza el macho para coger un espermatóforo de su cavidad del manto e introducirlo en la cavidad del manto de la hembra, cerca de la abertura del oviducto (Figura 17-40). Antes de la cópula los machos muestran frecuentes colores de exhibición, aparentemente dirigidos hacia los machos rivales. Los huevos son fecundados cuando llegan al

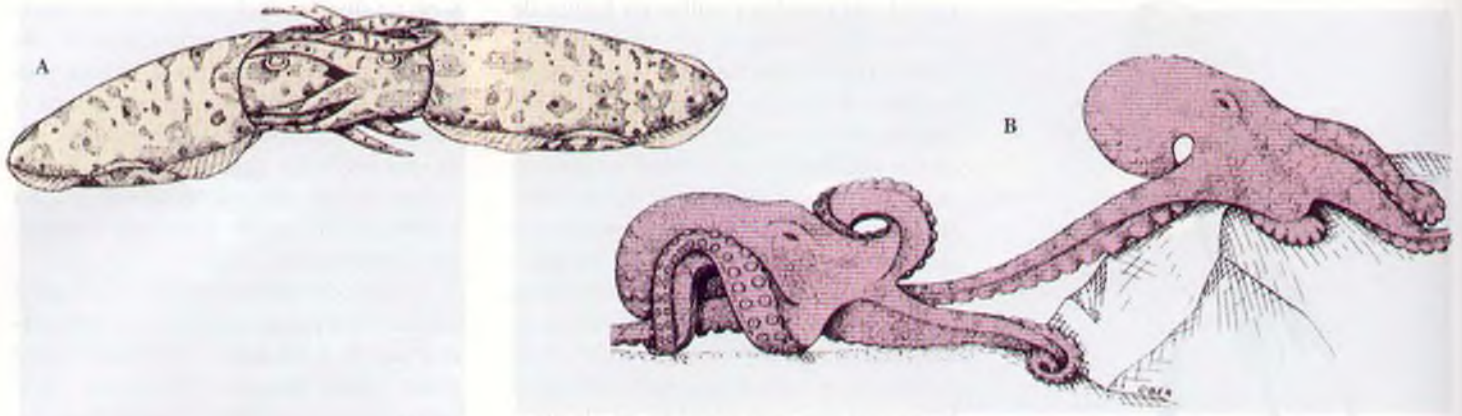


Figura 17-40

Apareamiento de los cefalópodos. **A**, Jibias en cópula. **B**, El pulpo macho utiliza el brazo modificado para depositar los espermatóforos en la cavidad del manto de la hembra para fecundar sus huevos. Los pulpos frecuentemente cuidan sus huevos durante el desarrollo.

oviducto y, por lo general, luego son pegados a piedras u otros objetos. Algunos octópodos cuidan sus huevos. La hembra de *Argonauta*, el «nautilo de papel», secreta una «concha» estriada o barquilla, en la que incuba sus huevos.

Los huevos ricos en vitelo sufren segmentación meroblástica. Durante el desarrollo embrionario de los cefalópodos la cabeza y el pie se hacen indistinguibles. El círculo que lleva los tentáculos alrededor de la boca se considera derivado del borde anterior del pie. Del huevo sale un joven; en los cefalópodos no hay un estado larvario libre.

Principales grupos de cefalópodos

Hay tres subclases de cefalópodos: los Nautiloideos, que tienen dos pares de branquias; los Ammonoideos, completamente extinguidos, y los Coleoideos, que tienen un par de branquias. Los Nautiloideos poblaron los mares del Paleozoico y del Mesozoico; sin embargo aún hay un género superviviente, *Nautilus* (Figura 17-36) del cual hay cinco o seis especies. La cabeza del *Nautilus*, con sus 60 a 90 tentáculos, puede salir de la abertura del compartimento del cuerpo de la concha. Sus tentáculos no tienen ventosas, en su lugar hay secreciones adhesivas; los utilizan para la búsqueda y aprehensión del alimento y como órganos sensoriales. El embudo queda debajo de la cabeza. El manto, la cavidad del manto y la masa visceral quedan protegidos por la concha.

Los ammonoideos florecieron durante el Mesozoico, pero se extinguieron

durante el Cretácico. Tuvieron conchas con cámaras semejantes a la de los nautiloideos, pero los septos fueron mucho más complejos y las suturas septales (donde los septos, internamente, se ponen en contacto con la concha) eran sinuosas (comparar las conchas de las figuras 17-36B y C). La razón de su extinción sigue siendo un misterio. Evidencias actuales sugieren que desaparecieron antes del choque de un asteroide al final del período Cretácico (p. 348), y algunos nautiloideos, muy parecidos a ciertos ammonoideos, sobreviven en la actualidad.

La subclase Coleoideos incluye todos los cefalópodos actuales, excepto *Nautilus*. Hay cuatro órdenes de coleoideos. Los miembros del orden Sepioideos (jibias y sus afines) tienen un cuerpo abultado, redondeado o deprimido (aplanado en sentido dorso-ventral) que lleva aletas (Figura 17-37). Tienen ocho brazos y dos tentáculos (o brazos prensiles). Ambos, brazos y tentáculos, tienen ventosas, pero los tentáculos llevan ventosas solamente en sus extremos (Figura 17-37). Los miembros del orden Teutoideos (calamares) (Figura 17-38) tienen un cuerpo más cilíndrico, pero también tienen dos tentáculos y ocho brazos. El orden Vampiromorfos (pulpos vampiro) comprende una única especie de aguas profundas. Los miembros del orden Octópodos tienen ocho brazos y carecen de tentáculos (Figura 17-1E). Sus cuerpos son cortos, como sacos, y sin aletas. Las ventosas en los calamares son pedunculadas, con anillos córneos que llevan dientes; en los pulpos las ventosas son sésiles y no tienen anillos.

FILOGENIA Y RADIACIÓN ADAPTATIVA

Los primeros moluscos probablemente aparecieron en tiempos precámbricos, ya que fósiles atribuidos a los moluscos se han encontrado en estratos geológicos tan antiguos como del principio del Cámbrico. Sobre la base de ciertas características compartidas, como la segmentación espiral, el mesodermo proveniente del blastómero 4d y la larva trocófora, la mayoría de los zoólogos han aceptado a los moluscos como protóstomos, emparentados con la línea anélidos-artrópodos. Existen distintas opiniones acerca de si los moluscos derivaron de un antecesor tipo platelminto, independiente de los anélidos, comparten un antecesor con los anélidos después del advenimiento del celoma, o tienen con los anélidos un antecesor común metamérico. Esta última hipótesis se ve reforzada si puede considerarse metamérica a *Neopilina* (clase Monoplacóforos), como sostienen algunos autores. No obstante, es improbable que una adaptación de tanto éxito como el metamerismo pueda haberse perdido en todos los moluscos superiores, y no haya trazas de metamerismo en el desarrollo de cualquier larva de molusco conocida. Por tanto, la mayoría de los zoólogos sugieren hoy día que la repetición de partes del cuerpo en los monoplacóforos es un pseudometamerismo. La hipótesis más razonable es que los moluscos se han separado de la línea anelidiana después de aparecer el celoma pero antes de aparecer el metamerismo. Algunos análisis sugieren que los moluscos y

los anélidos están más estrechamente relacionados entre sí que con los artrópodos.

Los fósiles son restos procedentes de la corteza terrestre (Capítulo 9) de una vida que fue. Pueden ser partes verdaderas o productos de animales (dientes, hueso, conchas y otros), porciones esqueléticas petrificadas, moldes, impresiones, huellas, pisadas y demás. Las partes carnosas y blandas raramente dejan fósiles reconocibles. Por eso no tenemos registros de moluscos anteriores a la posesión de conchas, y puede haber alguna duda de que ciertas conchas fósiles primitivas sean realmente de moluscos, en particular si el grupo que representan está extinguido. El resultado de cómo definir un molusco a partir sólo de partes duras fue puesto de manifiesto por Yochelson (1978, *Malacologia* 17:165), cuando dice «si los escafópodos se hubieran extinguido y las partes blandas no fueran conocidas, ¿podríamos llamarles moluscos? Pienso que no».

El «molusco ancestral hipotético» (Figura 17-2) fue durante mucho tiempo considerado como representativo del molusco antecesor original, pero ni una concha sólida ni tampoco un amplio pie reptante son considerados actualmente como caracteres universales para los moluscos. El molusco ancestral primitivo probablemente fue un organismo más o menos vermiforme, con una superficie ventral deslizante y un manto dorsal con cutícula quitinosa y plaquitas calcáreas (Figura 17-41). Tuvo una cavidad posterior con dos branquias, una rádula, un sistema nervioso escaleriforme y un sistema circulatorio abierto con corazón. Entre los moluscos vivientes la condición primitiva se aproxima más a los caudofoveados, aunque tienen el pie reducido a un escudo oral. Los solenogastros han perdido las branquias y el pie está representado por un surco ventral. Probablemente ambas clases deriven del antecesor previamente al desarrollo de una concha compacta, una cabeza diferenciada con órganos sensoriales y un pie ventral muscularizado. Es posible que los poliplacóforos también deriven precozmente de la estirpe evolutiva principal de los moluscos, antes de que se estableciera la velígera como larva típica. Algu-

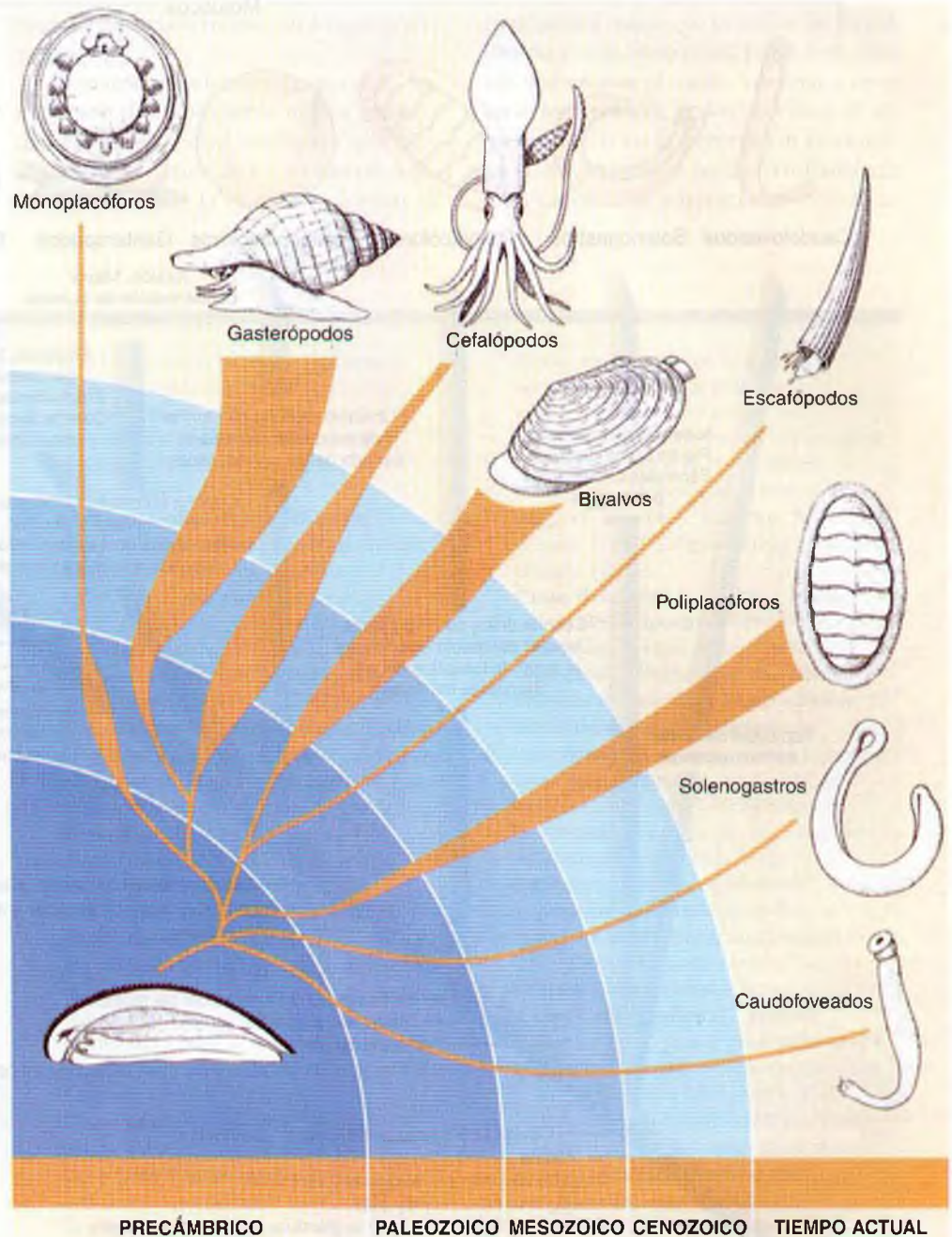


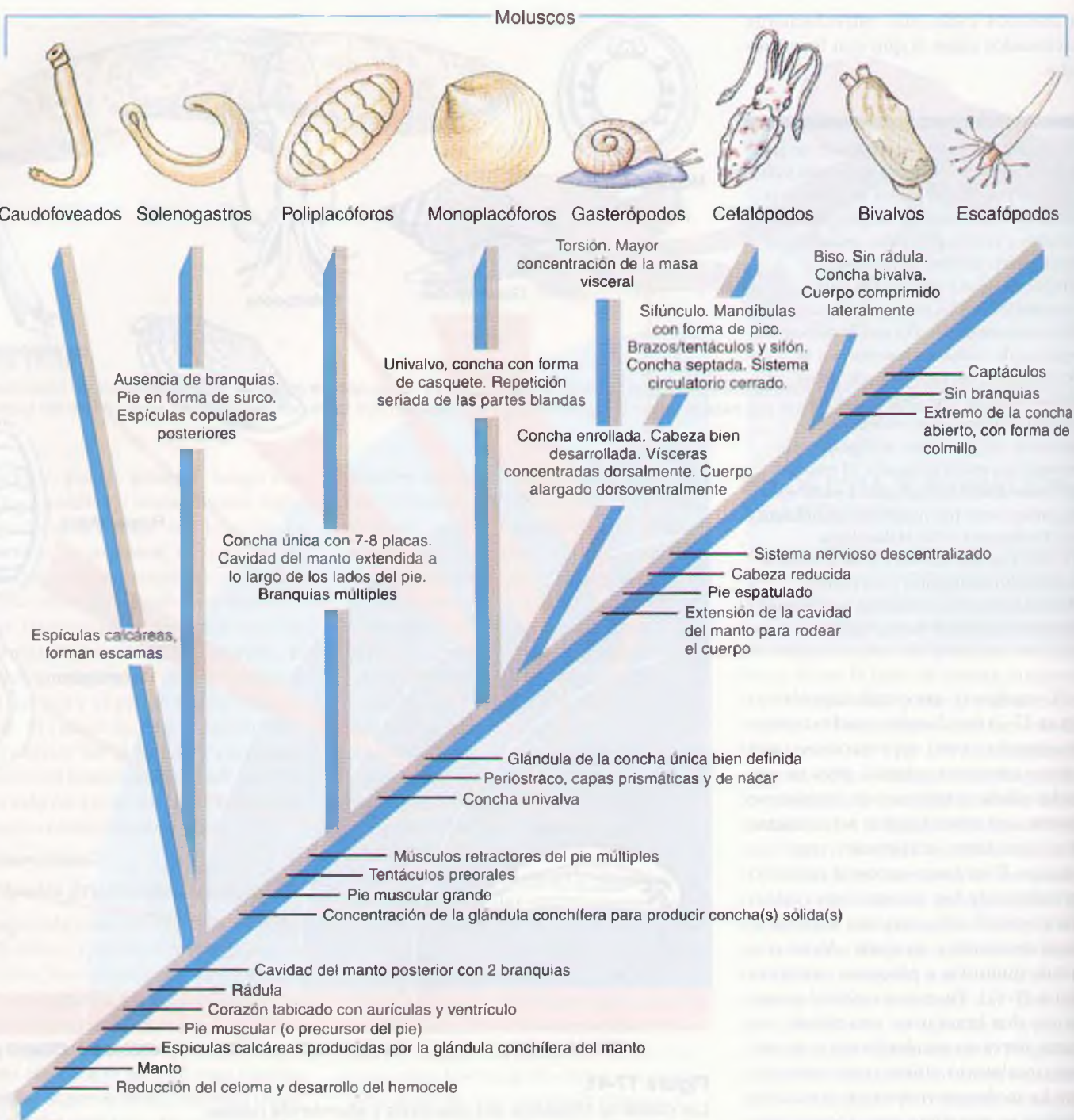
Figura 17-41

Las clases de Moluscos, sus relaciones y abundancia relativa.

nos autores opinan que las conchas de los poliplacóforos no son homólogas de las conchas de otros moluscos porque difieren en el desarrollo y estructuralmente. De esta manera, los poliplacóforos, y el resto de las clases de moluscos son grupos hermanos (Figura 17-42).

Ciertos investigadores creen que los gasterópodos son polifiléticos, quizás compuestos de varios grupos derivados independientemente de un antecesor común con los monoplacóforos, pero el

análisis cladístico sugiere que los gasterópodos y los cefalópodos forman un grupo hermano con los monoplacóforos (Figura 17-42). Ambos, gasterópodos y cefalópodos, han expandido ampliamente su masa visceral. En los gasterópodos, mediante torsión, la cavidad del manto se dirigió hacia la cabeza, mientras que en los cefalópodos se extendió ventralmente. La evolución de una concha tabicada en los cefalópodos fue una contribución muy importante para su

**Figura 17-42**

Cladograma que muestra las relaciones hipotéticas entre las clases de Moluscos. Se exponen las sinapomorfías que identifican los diferentes clados, aunque algunas de ellas se modifican o pierden en algunos descendientes. Por ejemplo, la concha univalva (así como la concha enrollada) se ha reducido o perdido en muchos gasterópodos y cefalópodos, y muchos gasterópodos han sufrido detorsión. La concha bivalva de los bivalvos deriva de una concha única ancestral. El biso no está presente en la mayoría de los bivalvos adultos, aunque funciona en la fijación de las larvas de muchos; no obstante el biso se considera una sinapomorfía de los bivalvos.

Fuente: Modificado de R. C. Brusca and G. J. Brusca, *Invertebrates*. Sinauer Associates, Inc., Sunderland, MA, 1990.

independencia del sustrato y su capacidad para nadar. El desarrollo de sus sistemas respiratorio, circulatorio y nervioso está correlacionado con sus costumbres nadadoras y cazadoras.

Los escafópodos y los bivalvos tienen una amplia cavidad del manto que esencialmente envuelve al cuerpo. Las adaptaciones para la excavación caracterizan a esta rama: pie espatulado y

reducción de la cabeza y órganos sensoriales.

La mayor parte de la diversidad de los moluscos se relaciona con sus adaptaciones a diferentes hábitat y

modos de vida, y con una amplia variedad de modos de alimentación que van desde los filtradores sedentarios a la depredación activa. Dentro de este filo hay muchas adaptaciones para conseguir el alimento, y una enorme variedad estructural y funcional de la

rádula, particularmente en los gasterópodos.

El manto glandular, muy versátil, ha mostrado probablemente mayor plasticidad en su capacidad adaptativa que ninguna otra estructura de los moluscos. Además de secretar la concha y formar la

cavidad del manto, se modifica de forma diversa como branquias, pulmones, sífonos y aberturas; el manto funciona a veces en la locomoción, en los procesos de alimentación o en la percepción sensorial. La concha también ha desarrollado una gran variedad de adaptaciones evolutivas.

CLASIFICACIÓN DEL FILO MOLUSCOS

Las características utilizadas para distinguir las clases de moluscos son el tipo de pie y el tipo de concha. Algunas otras características son importantes para cada clase en particular.

Clase Caudofoveados (L. *cauda*, cola + *fovea*, fosea). Vermiformes; faltan la concha, la cabeza y los órganos excretores; casi siempre con rádula; manto con cutícula quitinosa y escamas calcáreas; escudo pedio anterior próximo a la boca; cavidad del manto en el lado posterior con un par de branquias; sexos separados; antiguamente unidos con los solenogastros en la clase Aplacóforos. Ejemplos: *Chaetoderma*, *Limifossor*.

Clase Solenogastros (G. *solen*, tubo + *gaster*, estómago). **solenogastros**. Vermiformes; faltan la concha, la cabeza y los órganos excretores; la rádula casi siempre también; manto normalmente cubierto con escamas o espiculas; cavidad del manto posterior, sin verdaderas branquias, pero a veces con estructuras respiratorias secundarias; pie representado por un largo y estrecho surco pedio ventral; hermafroditas. Ejemplo: *Neomenia*.

Clase Monoplacóforos (G. *monos*, uno + *plax*, placa + *phora*, llevar). Cuerpo con simetría bilateral, con un pie ancho y plano; concha pateliforme de una sola pieza; cavidad del manto

con cinco o seis pares de branquias; amplias cavidades celomáticas; con rádula; seis pares de nefridios, dos de los cuales son gonoductos; sexos separados. Ejemplo: *Neopilina* (Figura 17-8).

Clase Poliplacóforos (G. *polys*, muchos + *plax*, placa + *phora*, llevar). **quitones**. Alargados, cuerpo aplanado dorsoventralmente con cabeza reducida; simetría bilateral; con rádula; concha formada por ocho placas dorsales; pie ancho y plano; branquias múltiples, extendidas a ambos lados del cuerpo entre el pie y el borde del manto; sexos normalmente separados; con una trocófora pero sin larva velígera. Ejemplos: *Mopalia* (Figura 17-10), *Tonicella* (Figura 17-1A).

Clase Escafópodos (G. *skaphe*, barco + *pous*, pie). **dentalios o conchas colmillo**. Cuerpo encerrado en una concha tubular única, abierta en ambos extremos; pie cónico; boca con rádula y tentáculos; sin cabeza; el manto sirve para la respiración; sexos separados; larva trocófora. Ejemplo: *Dentalium* (Figura 17-11).

Clase Gasterópodos (G. *gaster*, estómago + *pous*, *podos*, pie). **caracoles y babosas**. Cuerpo asimétrico que muestra los efectos de la torsión; cuerpo normalmente en una concha helicoidal (concha sin arrollar o falta en algunos); cabeza bien diferenciada, con rádula; pie ancho y plano; una o dos branquias, o con

manto modificado en branquias secundarias o en un pulmón; la mayoría con una aurícula y un nefridio; sistema nervioso con ganglios cerebral, pedio y visceral; dioicos o monoicos; algunos con trocófora y velígera. Ejemplos: *Busycon*, *Polinices* (Figura 17-15B), *Physa*, *Helix*, *Aphysia* (Figura 17-21).

Clase Bivalvos (L. *bi*, dos + *valva*, valva) (**Pelecípodos**; **bivalvos**). Cuerpo encerrado en un manto bilobulado; concha con dos valvas laterales de tamaño y forma variable, con charnela dorsal; cabeza marcadamente reducida, pero la boca lleva palpos labiales; sin rádula; sin ojos cefálicos, unos pocos sobre el borde del manto; pie ordinariamente en forma de cuña; branquias laminares; sexos normalmente separados; algunos con larva trocófora, típicamente con velígera. Ejemplos: *Anodonta*, *Venus*, *Tageus* (Figura 17-26), *Teredo* (Figura 17-27).

Clase Cefalópodos (G. *kephale*, cabeza + *pous*, *podos*, pie). **calamares y pulpos**. Concha a menudo reducida o sin ella; cabeza bien desarrollada con ojos y rádula; pie modificado en brazos o tentáculos; con un sifón o embudo; sistema nervioso con ganglios bien desarrollados, centralizado formando un cerebro; sexos separados, con desarrollo directo. Ejemplos: *Loligo* (Figura 17-38), *Octopus* (Figura 17-4E), *Sepia*, (Figura 17-37).

Resumen

Los Moluscos constituyen uno de los filos mayores y más diversos; sus miembros tienen un tamaño que varía desde muy pequeños a los mayores invertebrados. Las partes básicas del cuerpo son la masa visceral, comúnmente cubierta por la concha, la cabeza y el pie. La mayoría son marinos, pero algunos son de agua dulce y unos pocos terrestres. Ocupan nichos muy diversos. Algunos son económicamente importantes y unos pocos, como huéspedes de parásitos, son sanitariamente importantes.

Los moluscos son celomados, aunque su celoma está limitado al área circundante al corazón y gónadas. El desarrollo evolutivo de un celoma fue importante debido a que permitió una mejor disposición de los órganos viscerales y, en muchos de los animales que lo tienen, un eficaz esqueleto hidrostático.

El manto y su cavidad son características importantes de los moluscos. El manto secreta la concha y cubre una parte de la masa visceral para formar una cavidad que aloja a las branquias. La cavidad del manto se ha modificado en un pulmón en algunos moluscos. El pie es normalmente un órgano locomotor ventral, en forma de suela, pero puede estar ampliamente modificado, como en los cefalópodos, en los que se ha transformado en un embudo. La rádula, que tienen todos los moluscos, excepto los bivalvos y los solenogastros, es un órgano con dientes, en forma

de lengua, extensible, utilizada en la alimentación. Excepto en los cefalópodos, que poseen un sistema circulatorio cerrado, el aparato circulatorio de los moluscos es abierto, con corazón y senos sanguíneos. Por lo general, los moluscos tienen un par de nefridios que conectan con el celoma y un sistema nervioso complejo con diferentes órganos sensoriales. La larva primitiva de los moluscos es la trocófora, y la mayor parte de los moluscos marinos tienen una larva más evolucionada, la velígera.

Las clases Caudofoveados y Solenogastros son pequeños grupos de moluscos vermiformes sin concha. Los Escafópodos son una clase ligeramente mayor con concha tubular, abierta en sus extremos y el manto envuelto alrededor del cuerpo.

La clase Monoplacóforos es un pequeño grupo marino, univalvo, que muestra pseudometamería. Los Polioplacóforos, más comunes, son organismos marinos con una concha formada por ocho placas. Son animales sedentarios con una fila de branquias a lo largo de cada lado del pie.

Los Gasterópodos constituyen la clase mayor y de más éxito evolutivo. Su interesante historia evolutiva incluye la torsión o giro del extremo posterior hacia delante, de tal manera que el ano y la cabeza están en el mismo extremo, y el arrollamiento, un alargamiento y espiralización de la masa vis-

ceral. La torsión llevó consigo el problema de la contaminación por la liberación de los productos de desecho frente a las branquias y sobre la cabeza; esto se ha resuelto de diversas formas en los diferentes gasterópodos. Una de las soluciones a la contaminación es introducir el agua por un lado de la cavidad del manto y sacarla por el otro (muchos prosobranquios), algún grado de detorsión (opistobranquios), y la conversión de la cavidad del manto en un pulmón (pulmonados).

Los miembros de la clase Bivalvos son marinos y dulciacuícolas; su concha está dividida en dos valvas unidas por un ligamento dorsal y mantenidas juntas por un músculo aductor. La mayor parte de ellos son filtradores, inhalan agua a través de sus branquias por acción ciliar.

Los representantes de la clase Cefalópodos son los moluscos más evolucionados; son todos depredadores y muchos pueden nadar rápidamente. Sus tentáculos capturan presas mediante secreciones adhesivas o por medio de ventosas. Nadan expeliendo violentamente el agua de su cavidad del manto por el embudo, que ha derivado del pie.

Existen fuertes pruebas embriológicas de que los moluscos muestran un antecesor común con los anélidos, aunque los moluscos no son metaméricos.

Cuestionario

- Los miembros de un grupo tan diverso y extenso como los moluscos afectan al hombre de muchas maneras. Explique este punto.
- ¿Cómo se desarrolla embriológicamente el celoma? ¿Por qué es importante el desarrollo evolutivo del celoma?
- ¿Qué características de los Moluscos los diferencian de otros filos?
- Describa brevemente las características del molusco ancestral primitivo y diga cómo cada clase de moluscos (Caudofoveados, Solenogastros, Monoplacóforos, Polioplacóforos, Escafópodos, Gasterópodos, Bivalvos, Cefalópodos) difiere de la condición primitiva respecto de lo siguiente: concha, rádula, pie, cavidad del manto y branquias, sistema circulatorio, y cabeza.
- Defina lo siguiente: oclontóforo, periostraco, capa de prismas, capa de nácar, metanefridio, nefrostoma, trocófora, velígera, gloquidio, osfradio.
- Describa brevemente el hábitat y las costumbres de un quitón típico.
- Defina lo siguiente en los gasterópodos: opérculo, columnilla, torsión, contaminación, asimetría bilateral, rinóforo, pneumostoma.
- ¿Cuáles son los problemas creados por la torsión? ¿Qué formas de resolver estos problemas han desarrollado los gasterópodos?
- Los gasterópodos han radiado enormemente. Ilustre esto describiendo las variaciones en los hábitos alimentarios que presentan los gasterópodos.
- Distinga entre prosobranquios, opistobranquios y pulmonados.
- Describa brevemente cómo se alimenta y cómo excava un bivalvo típico.
- En un bivalvo típico, ¿cómo se modifica el ctenidio a partir de la forma original?
- ¿Cuál es la función del sifón en los gasterópodos?
- Describa cómo nadan y cómo comen los cefalópodos.
- Describa las adaptaciones en los sistemas circulatorio y neurosensorial de los cefalópodos que son particularmente valiosas para la natación activa y la depredación.
- Diferencie entre ammonoideos y nautiloideos.
- ¿Con qué otros grandes grupos de invertebrados están relacionados los moluscos, y cuál es la naturaleza de la evidencia de esta relación?

Bibliografía

Véase también la Bibliografía general de la Parte III p. 631.

- Abbott, R. T. 1974. American seashells, ed. 2. New York. Van Nostrand Reinhold Company, Inc. *Guía de identificación de hasta 1500 especies del Atlántico y el Pacífico.*
- Barinaga, R. 1990. Science digests the secrets of voracious killer snails. *Science* **249**: 250-251. *Describe las más recientes investigaciones sobre las toxinas producidas por los conos.*
- Boss, K. J. 1982. Mollusca. In Parker, S. P. (ed). Synopsis and classification of living organisms, vol. 1. New York, McGraw-Hill Book Co. *Incluye un juicio del hipotético molusco primitivo y su relación con los caudofoveados.*
- Gosline, J. M., and M. D. DeMont. 1985. Jet-propelled swimming in squids. *Sci. Am.* **252**:96-103 (Jan.). *Se analiza la mecánica de la natación en el calamar; la elasticidad del colágeno en el manto aumenta la eficacia.*
- Kuznik, F. 1993. America's aching mussels. *National Wildlife* (Oct.-Nov.) pp. 34-39.

Detalles del lastimoso estado legal de las almejas (o mejillones) de agua dulce en los Estados Unidos.

- Morris, P. A. (W.J. Clench [ed.]), 1973. A field guide to shells of the Atlantic and Gulf coasts and the West Indies, ed. 3. Boston. Houghton Mifflin Company. *Una revisión excelente de un popular libro de bolsillo.*
- Morse, A. N. C. 1991. How do planktonic larvae know where settle? *Am. Sci.* **79**:154-167. *Las larvas de la oreja de mar reconocen un terminal químico de ciertas algas rojas, lo que causa que se fijen y transformen en jóvenes.*
- Moynihan, M. 1985. Communication and noncommunication by cephalopods. Bloomington, Indiana University Press. *Interesante resumen de nuestro entendimiento de la comunicación en este importante grupo de moluscos.*
- Roper, C. R. E., and K. J. Boss. 1982. The giant squid. *Sci. Am.* **246**:96-105 (April.). *Quedan muchos misterios respecto a los calamares de aguas profundas. Architeuthis, porque nunca se han estudiado vivos. Pueden*

alcanzar un peso de 1000 libras y una longitud de 18 m; sus ojos son tan grandes como los faros de un automóvil.

- Ross, J. 1994. An aquatic invader is running amok in U.S. waterways. *Smithsonian* **24**(11): 40-50 (Feb.). *Un pequeño bivalvo aparentemente introducido en los Grandes Lagos con el agua del lastre de los barcos, obstruye el interior de las tuberías y los suministros de aguas municipales. El control puede costar millones de dólares.*
- Ward, P. 1983. The extinction of the ammonites. *Sci. Am.* **249**:136-147 (Oct.). *Como los nautiloideos, los ammonoideos se originaron en el Paleozoico. Posteriormente, sufrieron varias radiaciones explosivas, la última de ellas al final del Mesozoico, y luego se extinguieron.*
- Ward, P., L. Greenwald, and O. E. Greenwald. 1980. The buoyancy of the chambered nautilus. *Sci. Am.* **243**:190-203 (Oct.). *Revisa los descubrimientos recientes de cómo el nautilus extrae el agua después de haber formado un tabique nuevo.*

18

Los gusanos segmentados

Filo Anélidos



La división del cuerpo

En los celomados más primitivos la presencia de un espacioso celoma lleno de líquido proporcionaba un esqueleto hidrostático eficaz para la excavación; sin embargo, no era posible un control preciso de los movimientos del cuerpo. En el celoma indiviso, la fuerza de la contracción muscular en una parte del cuerpo se transmitía a través de éste por el líquido. Este defecto se remedió al producirse una serie de particiones (septos) en el antecesor común de anélidos y artrópodos. Cuando los septos dividieron al celoma en una serie de compartimentos, los componentes de la mayor parte de los sistemas corporales, como el circulatorio, el nervioso y el excretor, se repitieron en cada segmento. Es lo que se conoce como *metamerismo*.

El advenimiento evolutivo del metamerismo fue muy

significativo, ya que hizo posible el desarrollo de una mayor complejidad de la estructura y función. El metamerismo no sólo aumentó la eficacia de la excavación sino que también hizo posible los movimientos independientes y separados de cada uno de los segmentos. Además, la repetición de partes corporales proporcionó un factor de seguridad: si se malograba un segmento, los otros podrían seguir funcionando; de esta manera, la lesión de una parte no sería necesariamente fatal.

El potencial evolutivo del modelo corporal metamérico es ampliamente demostrado por el gran y diverso filo Artrópodos. El metamerismo también se origina independientemente en la línea de los deuteróstomos, que incluye los numerosos, y adaptativamente diversos, vertebrados. ■

POSICIÓN EN EL REINO ANIMAL

1. Los anélidos pertenecen a la rama del reino animal de los **protóstomos**, tienen **segmentación espiral** y **desarrollo determinado (mosaico)**, caracteres que poseen en común con los moluscos y artrópodos primitivos y que indican un parentesco con ellos.
2. Junto con los moluscos y los artrópodos forman un grupo hermano de los platelmintos.
3. Comparativamente, los anélidos muestran una metamería con pocas diferencias entre los distintos metámeros.
4. Los caracteres compartidos con los artrópodos incluyen una cutícula externa secretada y un sistema nervioso semejante.

APORTACIONES BIOLÓGICAS

1. La adquisición de la **metamería** por este grupo representa el mayor avance del filo. En los artrópodos se evidencia un metamerismo homólogo, pero mucho más especializado.
2. En este grupo la verdadera cavidad celomática alcanza un alto grado de desarrollo.
3. La especialización de la región cefálica, con órganos diferenciados tales como los tentáculos, palpos y ojos rudimentarios de los poliquetos, está

- más marcada en algunos anélidos que en los invertebrados tratados hasta ahora.
4. Hay modificaciones del **sistema nervioso**, con ganglios cerebroideos (cerebro), dos cordones nerviosos íntimamente fusionados con fibras gigantes que corren a lo largo del cuerpo, y varios ganglios con sus ramas laterales.
5. El sistema circulatorio es mucho más complejo que ninguno de los estudiados hasta ahora. Es un sistema cerrado, con vasos sanguíneos musculares y arcos aórticos («corazones») para impulsar la sangre.
6. La aparición de **parapodios (podios)** carnosos, con sus funciones locomotora y respiratoria, representa el inicio de los apéndices pares y branquias especializadas que se presentan en los artrópodos con una mayor organización.
7. Los **nefridios**, bien desarrollados en la mayor parte de los metámeros, han alcanzado un grado de diferenciación que implica la eliminación de los desechos de la sangre, así como los del celoma.
8. Los anélidos son los animales más altamente organizados capaces de una regeneración completa. No obstante, esta habilidad varía mucho dentro del grupo.

mente una característica externa, sino que también se aprecia internamente en la disposición repetitiva de órganos y sistemas y en la separación de los segmentos (también denominados metámeros) por los septos. El metamerismo no está limitado a los anélidos; es compartido por los artrópodos (insectos, crustáceos y otros), cuyo metamerismo es homólogo al de los anélidos, y también por los vertebrados, en los que ha evolucionado independientemente.

Los anélidos son a veces denominados «gusanos con cerdas» porque, con excepción de las sanguijuelas, casi todos llevan finas cerdas quitinosas llamadas **sedas** (L. *seta*, pelo o cerda). Las sedas cortas, como agujas, ayudan a anclar los metámeros durante la locomoción, impidiendo el deslizamiento hacia atrás; las sedas largas, semejantes a pelos, ayudan a nadar a las formas acuáticas. Dado que muchos anélidos son excavadores o viven en el interior de tubos segregados por ellos, las sedas duras también sirven para impedir que los gusanos sean sacados o arrastrados fuera de su hábitculo. Los petirrojos saben por experiencia, cuando se comen las lombrices de tierra, lo efectivas que son sus sedas.

Los anélidos tienen una amplia distribución mundial, y unas pocas especies son cosmopolitas. Los poliquetos son principalmente formas marinas. La mayoría son bentónicos, pero algunos viven libres en el mar abierto. Los oligoquetos y las sanguijuelas aparecen preferentemente en aguas dulces o en tierra. Algunas especies de aguas dulces excavan en los fondos de fango o arena y otras se encuentran entre la vegetación sumergida. Muchas de las sanguijuelas son depredadoras, y muchas están especializadas en perforar sus presas y alimentarse de su sangre o de los tejidos blandos. Unas pocas sanguijuelas son marinas, pero la mayoría de ellas viven en aguas dulces o en regiones húmedas. Sus ventosas se encuentran típicamente en los extremos del cuerpo para fijarse al sustrato o a sus presas.

El filo Anélidos (L. *annelus*, pequeño anillo + *ida*, subfijo pl.) comprende los gusanos segmentados. Es un gran filo, con aproximadamente unas 15 000 especies censadas; las más conocidas de todas son las lombrices de tierra y los gusanos de agua dulce (oligoquetos) y las sanguijuelas (hirudíneos). No obstante, unos tercios del filo se componen de gusanos marinos (poliquetos), que son menos familiares para la mayor parte de la gente. Entre estos últimos hay animales muy curiosos; algunos son extraños, a menudo grotescos, mientras que otros son gráciles y bellos. Incluyen los gusanos tubícolas, gusanos plumosos, gusanos pergamino, gusanos con élitros, gusanas y

otros muchos. Los anélidos son verdaderos celomados y pertenecen a la rama de los protóstomos, con segmentación espiral y desarrollo en mosaico. Es un grupo sumamente desarrollado, en el que el sistema nervioso está más centralizado y el sistema circulatorio es más complejo que el de los filos que se han estudiado anteriormente.

Los anélidos son gusanos cuyos cuerpos están divididos en anillos semejantes o **segmentos**, distribuidos en series lineales y marcados externamente por surcos circulares llamados **annuli**; el nombre del filo alude a esta característica. En los anélidos la segmentación del cuerpo, o **metamería**, no es simple-

CARACTERÍSTICAS DEL FILO ANÉLIDOS

1. Cuerpo **metamérico**: simetría bilateral.
2. Pared del cuerpo con capas de musculatura circular externa y longitudinal interna; cutícula externa húmeda y transparente segregada por el epitelio.
3. A menudo con **sedas quitinosas**; las sanguijuelas, sin sedas.
4. Celoma (esquizocele) bien desarrollado y dividido por septos, excepto en las sanguijuelas; el líquido celomático proporciona turgescencia y funciona como esqueleto hidrostático.
5. **Sistema circulatorio cerrado** y con disposición segmentaria; suelen presentar pigmentos respiratorios (hemoglobina, hemeritrina o clorocruorina); amebocitos en el plasma sanguíneo.
6. Aparato digestivo completo y sin disposición metamérica.
7. Intercambio respiratorio gaseoso a través de la piel, **branquias** o **parapodios**.
8. Sistema excretor típicamente con un **par de nefridios por cada metámero**.
9. Sistema nervioso con un cordón nervioso ventral doble y un par de ganglios con nervios laterales en cada metámero; cerebro formado por un par de ganglios cerebrales unidos por conectivos al cordón ventral.
10. Sistema sensorial con órganos táctiles, papilas gustativas, estatocistos (en algunos), células fotorreceptoras y ojos con lentes (en algunos).
11. Hermafroditas o con sexos separados; las larvas, si existen, son de tipo trocófora; reproducción asexual por gemación en algunos; segmentación espiral y desarrollo en mosaico.

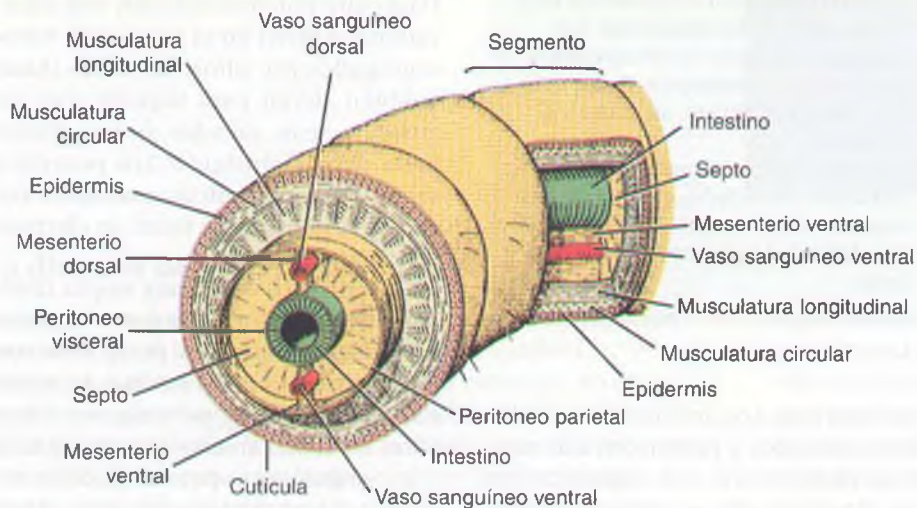


Figura 18-1

Modelo de organización corporal de un anélido.

MODELO CORPORAL

El cuerpo de un anélido tiene típicamente un **prostomio** anterior, un cuerpo segmentado y una porción terminal que lleva el ano (**pigdio**). El prostomio y el pigdio no se consideran metámeros, pero con frecuencia los segmentos anteriores se fusionan con el prostomio para formar la cabeza. Los metámeros nuevos se forman durante el desarrollo justo por delante del pigdio; así los segmentos más viejos están en el extremo anterior y los más jóvenes en el posterior.

La pared del cuerpo tiene fuertes músculos circulares y longitudinales adapta-

dos para la natación, reptación o excavación, y está recubierta por la epidermis y una cutícula no quitinosa (Figura 18-1).

En la mayoría de los anélidos el celoma se desarrolla durante la embriogenia en forma de ahuecamientos mesodérmicos a cada lado del digestivo (**esquizocele**), formándose un par de compartimentos en cada segmento. El **peritoneo** (una capa de epitelio mesodérmico) tapiza la pared corporal de cada compartimento, forma los **mesenterios** dorsal y ventral, y cubre todos los órganos (Figura 18-1). Los peritoneos de los segmentos adyacentes se unen para formar los **septos**. Estos están atravesados por el

tubo digestivo y los vasos sanguíneos longitudinales. No sólo el celoma tiene una disposición metamérica, sino que prácticamente todos los sistemas del cuerpo están afectados de alguna manera por esta disposición segmentaria.

Excepto en las sanguijuelas, el celoma está lleno de líquido que sirve de **esqueleto hidrostático**. Como el volumen de líquido es esencialmente constante, la contracción de los músculos longitudinales de la pared corporal provoca que el cuerpo se acorte y aumente su diámetro, mientras que la contracción de los músculos circulares determina su alargamiento y estrechamiento. La separación del esqueleto hidrostático en una serie metamérica de cavidades celomáticas aumenta enormemente su eficacia, debido a que la fuerza de contracción de los músculos locales no se transfiere a través de toda la longitud del gusano. El ensanchamiento y el alargamiento se pueden producir en zonas muy restringidas. Los movimientos serpenteantes tienen lugar por ondas alternativas de contracción de los músculos longitudinales y circulares (contracción peristáltica) que recorren el cuerpo. Los segmentos en los que se contraen los músculos longitudinales, se ensanchan y se fijan a las paredes de las galerías u otro tipo de sustrato, mientras que en los que se contraen los músculos circulares, se alargan y empujan hacia delante. Así se generan fuerzas lo bastante potentes como para excavar o para la locomoción. Las formas nadadoras utilizan para desplazarse movimientos ondulatorios más que peristálticos.

CLASE POLIQUETOS

La mayor clase de los anélidos, los poliquetos, con más de 10 000 especies, la mayor parte marinas. Aunque la mayoría miden entre 5 y 10 cm de longitud, algunos tienen menos de 1 mm y otros pueden alcanzar hasta 3 m. Unos presentan colores brillantes rojos y verdes; otros son mates o iridiscentes. Algunos son pintorescos, como los gusanos «plumero» (Figura 18-2).

Los poliquetos se distinguen de otros anélidos por tener una cabeza bien diferenciada y con órganos sensoriales; por presentar apéndices pares, denominados **parapodios**, en la mayor parte de los segmentos y por carecer de clitelo (p. 366) (Figura 18-3). Como indica su nombre,



A

B

Figura 18-2

Poliquetos sedentarios tubícolas. **A**, Uno de los gusanos plumero (llamados gusanos árboles de Navidad), *Spirobranchus giganteus*, tiene una doble corona de radiolas y vive en un tubo calcáreo. **B**, Poliquetos sabelidos, *Bispira brunnea*, que viven en tubos coriáceos.

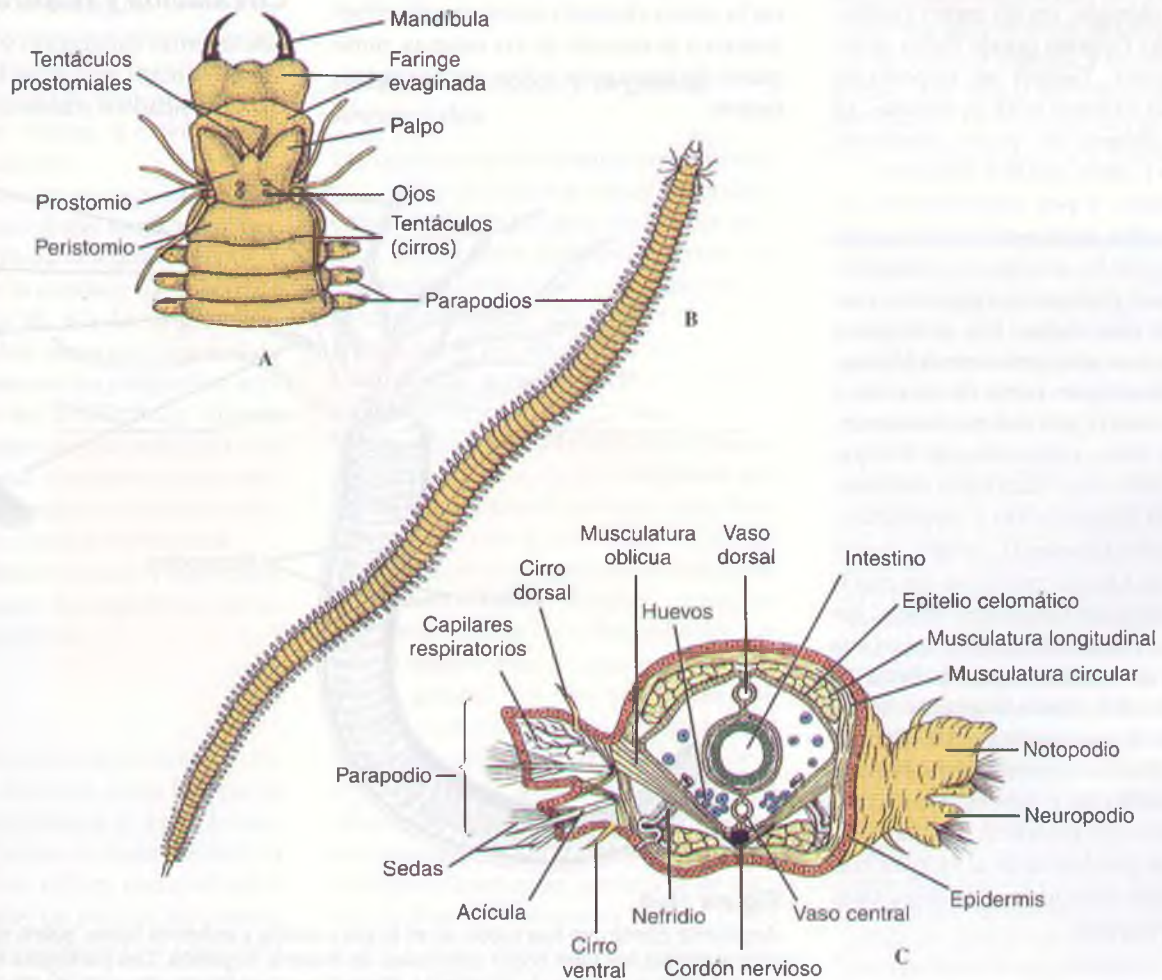


Figura 18-3

Nereis virens, un poliqueto errante. **A**, Extremo anterior con la faringe evaginada. **B**, Estructura externa. **C**, Sección transversal general a través de la región del intestino.

tienen muchas sedas, generalmente dispuestas en haces en los parapodios. Muestran una pronunciada diferenciación de algunos metámeros corporales y una especialización de los órganos sensoriales prácticamente desconocida entre los clitelados (p. 371).

Muchos poliquetos son eurihalinos (pueden tolerar un amplio margen de salinidad del medio) y se encuentran en aguas salobres. La fauna de poliquetos de agua dulce está más diversificada en las regiones cálidas que en las templadas.

Los poliquetos viven debajo de rocas, entre los huecos de corales o en las conchas abandonadas, o cavan en la arena o en el fango; algunos construyen sus propios tubos sobre objetos sumergidos o con material del fondo; otros adoptan los tubos o hábitáculos de otros animales; algunos son pelágicos, formando parte de la población planctónica. Son extremadamente abundantes en determinadas áreas; por ejemplo, en un metro cuadrado de fondo fangoso puede haber miles de poliquetos. Tienen un importante papel en las cadenas tróficas marinas, ya que son el alimento de peces, crustáceos, hidroideos y otros muchos animales.

A menudo, y por conveniencia, se dividen en dos grupos (en otro tiempo fundamento de las subclases): poliquetos sedentarios y poliquetos errantes o que se mueven libremente. Los poliquetos sedentarios son principalmente tubícolas, es decir, pasan gran parte de su vida, o toda, en tubos o galerías permanentes. Muchos de ellos, especialmente los que viven en tubos, han elaborado mecanismos para la alimentación y respiración. Los poliquetos errantes (*L. errare*, vagar) incluyen las formas pelágicas de movimientos libres, los cavadores activos, los reptantes y los tubícolas que dejan sus tubos para alimentarse o para la freza. La mayoría de ellos, como la gusana *Nereis* (G. nombre de una ninfa marina) (Figura 18-3), son formas depredadoras equipadas con mandíbulas o dientes. Tienen una faringe muscular protráctil, armada con dientes, que pueden sacar al exterior con sorprendente velocidad y destreza para capturar las presas.

FORMA Y FUNCIÓN

Los poliquetos tienen típicamente una cabeza, o **prostomio**, que puede o no

ser retráctil y que con frecuencia lleva ojos, tentáculos y palpos sensoriales (Figuras 18-3 y 18-7). El primer segmento (**peristomio**) rodea a la boca y puede llevar sedas, palpos o, en las formas depredadoras, mandíbulas quitinosas. Los que se alimentan por corrientes ciliares pueden tener una corona tentacular capaz de abrirse como un abanico o retraerse dentro del tubo.

El tronco está segmentado y la mayor parte de los segmentos llevan parapodios; éstos pueden tener lóbulos, cirros, sedas y otras estructuras (Figura 18-3). Utilizan los parapodios para nadar, reptar o anclarse a los tubos. Generalmente son también los principales órganos respiratorios, aunque algunos poliquetos pueden tener branquias. *Amphitrite*, por ejemplo, tiene tres pares de branquias ramificadas y largos tentáculos extensibles (Figura 18-4). *Arenicola*, la gusana marina (Figura 18-5), que excava galerías en la arena dejando montones característicos a la entrada de las mismas, tiene pares de branquias sobre ciertos metámeros.

Nutrición

El aparato digestivo de los poliquetos comprende tres regiones: anterior, media y posterior. La región anterior incluye el estomodeo, la faringe y el esófago anterior. Está tapizada por cutícula, y cuando presentan mandíbulas son de proteína cuticular. La región media del digestivo deriva del endodermo. Su parte más anterior secreta enzimas digestivas, y en la posterior tiene lugar la absorción. La parte final o posterior del tubo digestivo deriva del ectodermo y conecta con el exterior por el ano, situado en el pigidio.

Los poliquetos errantes son principalmente depredadores y excavadores. Los poliquetos sedentarios se alimentan de partículas en suspensión, o son detritívoros, consumiendo las partículas del fondo. Más adelante comentaremos los hábitos alimentarios de algunas especies.

Circulación y respiración

Los sistemas circulatorio y respiratorio de los poliquetos muestran una considerable diversidad en cuanto estructura y fun-

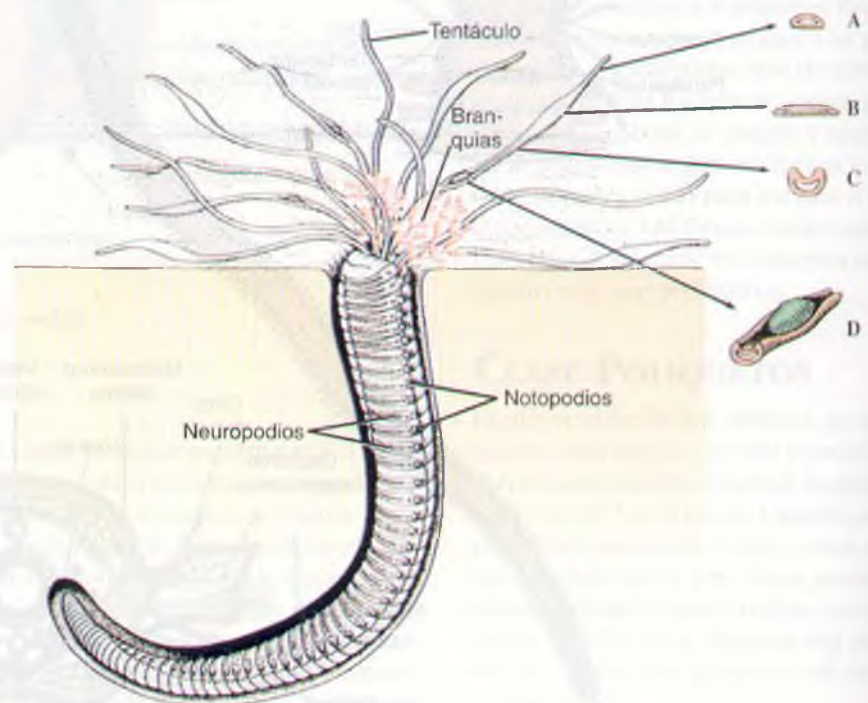


Figura 18-4

Amphitrite construye sus tubos en el fango o arena y extiende fuera, sobre el fango, sus largos tentáculos para coger partículas de materia orgánica. Las partículas más pequeñas son llevadas a lo largo de los surcos alimentarios mediante cilios; las partículas más grandes, por movimientos peristálticos. Sus branquias, semejantes a un plumero, son de color rojo sangre. **A**, Sección transversal del extremo exploratorio del tentáculo. **B**, Sección transversal del tentáculo en el área de adhesión al sustrato. **C**, Sección que muestra el surco ciliar. **D**, Partícula que está siendo llevada a la boca.

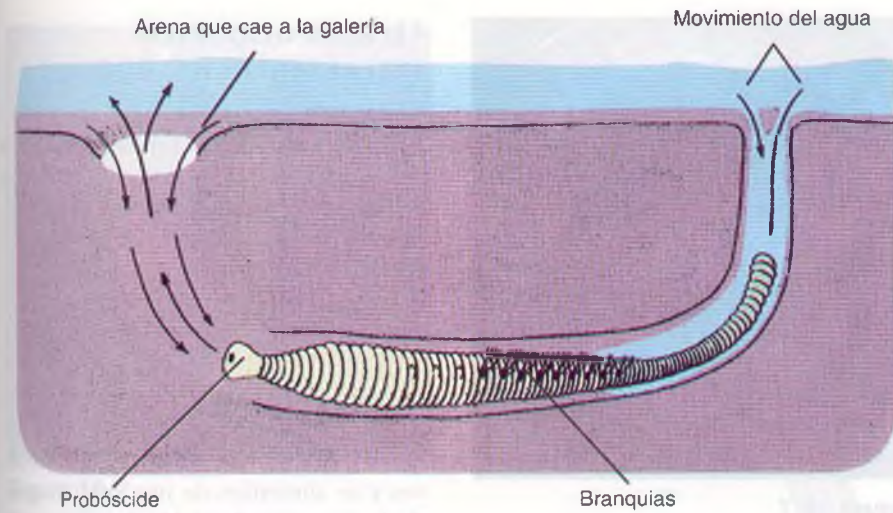


Figura 18-5

Arenicola, una gusana que vive en los bajos fangosos intermareales en una galería en forma de L. Cava por sucesivas eversiones y retracciones de su proboscide. Con movimientos peristálticos mantiene el flujo de agua que filtra a través de la arena. El gusano ingiere así arena cargada de alimento.

ción. Como se mencionó anteriormente, los parapodios y las branquias sirven para el intercambio gaseoso en diversas especies. Ciertos poliquetos carecen de órganos especiales para la respiración, y el intercambio se realiza a través de la superficie del cuerpo.

El modelo circulatorio varía mucho. En *Nereis* hay un vaso dorsal longitudinal que lleva la sangre hacia la región anterior, y uno ventral que la conduce hacia la parte posterior (Figura 18-3C). La sangre circula entre estos dos vasos por una red de vasos segmentarios en los parapodios, septos y alrededor del intestino. En *Glycera* el sistema circulatorio está reducido y se une con el celoma. Los septos son incompletos, y de esta manera el líquido celomático asume la función circulatoria.

Muchos poliquetos tienen pigmentos respiratorios como hemoglobina, clorocruorina o hemeritrina.

Excreción

Aunque los órganos excretores de los poliquetos son diversos, entre los que se incluyen protonefridios y, en algunos, una mezcla de proto- y metanefridios, la mayoría de ellos tienen metanefridios (Figura 18-3). Hay un par por metámero, y el extremo más interno de cada uno (nefrostroma) se abre a un compartimento celomático. El líquido celomático entra por el nefrostroma y en el conducto nefridial tiene lugar la reabsorción

selectiva, como en los oligoquetos (Figura 18-14).

Sistema nervioso y órganos sensoriales

La organización del sistema nervioso central en los poliquetos sigue el modelo básico anelidiano (Figura 18-15). Los ganglios cerebroideos dorsales conectan con un ganglio subfaríngeo por una comisura circunfaríngea. Un cordón nervioso ventral doble recorre toda la longitud del gusano, con ganglios dispuestos metámericamente.

Los órganos sensoriales están mucho más desarrollados en los poliquetos que en los oligoquetos e incluyen ojos, órganos nucleares (ver a continuación) y estatocistos. Los ojos, cuando los hay, pueden variar desde simples manchas oclares a órganos bien desarrollados. Son más conspicuos en los gusanos errantes. Por lo general, los ojos son copas retinianas, con células fotorreceptoras en forma de varilla tapizando la pared de la copa. El mayor grado de desarrollo se alcanza en la familia Alciópodos, que tienen grandes ojos formadores de imágenes cuya estructura se parece a la de algunos moluscos cefalópodos (Figura 17-39, p. 347), con córnea, lente, retina y pigmento retiniano. El ojo alciópodo tiene también retinas accesorias, una característica compartida por peces y ciertos cefalópodos abisales. Las retinas accesorias

son sensibles a distintas longitudes de ondas luminicas y éstas pueden penetrar en el agua a diferentes profundidades. Los ojos de estos animales pelágicos se pueden adaptar bien a los cambios de luz con la profundidad. Los estudios realizados con encefalogramas han mostrado que son sensibles a la oscuridad del fondo marino. Los órganos nucleares son fosetas o hendiduras sensoriales ciliadas, que parecen ser quimiorreceptores, un importante factor en la recogida de alimento. Algunos poliquetos cavadores y constructores de tubos tienen estatocistos que intervienen en la orientación del cuerpo.

Reproducción y desarrollo

En contraposición con los clitelados, los poliquetos no tienen órganos sexuales permanentes y, por lo general, son de sexos separados. El aparato reproductor es simple. Las gónadas aparecen como dilataciones temporales del peritoneo y dejan sus gametos en el celoma; éstos son llevados al exterior a través de gonoductos, nefridios o por rotura de la pared del cuerpo. La fecundación es externa y la larva temprana es una trocófora.

Algunos poliquetos viven la mayor parte del año como animales sexualmente inmaduros, y se les denomina átocos; pero durante la época de reproducción una parte del cuerpo se desarrolla como un gusano maduro sexualmente, al que se conoce como epitoco, repleto de gametos (Figura 18-6). Un ejemplo es el gusano palolo, que vive en galerías entre los arrecifes coralinos. Durante el período de enjambramiento, estos epitocos se rompen y nadan hacia la superficie. Justo antes del amanecer, el mar está literalmente cubierto de ellos y estallan liberando los óvulos y espermatozoides para la fecundación. Las porciones anteriores de los gusanos regeneran nuevas porciones posteriores. El enjambramiento es una adaptación de gran valor a causa de la maduración sincrónica de todos los epitocos, lo que asegura el número máximo de huevos fecundados. Sin embargo es muy peligroso, ya que son un festín para muchos tipos de depredadores. Mientras tanto, los átocos quedan seguros en sus galerías para producir otros epitocos en el siguiente ciclo.

**Figura 18-6**

Eunice viridis, el gusano palolo de Samoa. Los segmentos posteriores constituyen la región epitoca, que consta de segmentos llenos de gametos. Cada segmento tiene un ocelo en el lado ventral. Una vez al año los gusanos proliferan y los epitocos se desprenden, alcanzan la superficie y descargan sus gametos maduros, dejando el agua lechosa. En la siguiente época reproductora los epitocos regeneran.

GUSANAS: NEREIS

Las gusanas (Figura 18-7), miñocas o gusanas de arena, como a veces se les llama, son poliquetos errantes que viven en galerías limitadas por moco en, o cerca, del nivel de baja mar. A veces se encuentran temporalmente escondidas bajo piedras, donde permanecen con el cuerpo cubierto y asomando la cabeza. Son más activas por la noche, cuando culebrean fuera de sus escondrijos y nadan por los alrededores o reptan sobre la arena en busca de alimento.

El cuerpo, que tiene unos 200 metámeros, puede crecer hasta alcanzar 30 o 40 cm de longitud. La cabeza comprende un prostomio y un peristomio. El prostomio lleva un par de gruesos palpos sensibles al tacto y al gusto; un par de cortos tentáculos sensoriales y dos pares de ojos

**Figura 18-7**

Nereis diversicolor. Fíjese en los segmentos bien definidos, los parápodos lobulados y en el prostomio con tentáculos.

dorsales de pequeño tamaño y sensibles a la luz. El peristomio lleva la boca ventral, un par de mandíbulas quitinosas y cuatro pares de tentáculos sensoriales (Figura 18-3A).

Cada parápodio tiene dos lóbulos: un **notopodio** dorsal y un **neuropodio** ventral (Figura 18-13C). Cada lóbulo está sostenido por una o más espinas quitinosas (**acículas**). Los parápodos llevan sedas y están abundantemente provistos de vasos sanguíneos; los utilizan para reptar y nadar, y son manipulados por músculos oblicuos que parten de la línea media ventral hacia los parápodos de cada segmento. El gusano nada culebreando, con movimientos ondulatorios laterales del cuerpo (distinto del movimiento peristáltico de las lombrices de tierra). Pueden lanzarse a través del agua a considerable velocidad. Estos movimientos ondulatorios pueden utilizarlos también para succionar el agua al interior de la galería o bombearla fuera de ella. Generalmente, el gusano puede adaptarse a algún otro tipo de galería si logra encontrarla. Cuando se coloca un gusano cerca de un tubo de cristal, se deslizará sobre él sin vacilar.

La gusana se alimenta de pequeños animales, otros gusanos y formas larvarias. Los desmenuzan con sus mandíbulas quitinosas, que salen fuera de la boca cuando la faringe está evertida. Cuando el poliqueto retrae su faringe, traga el alimento; el movimiento de éste a través del canal alimentario es por peristaltismo.

OTROS POLIQUETOS INTERESANTES

Los **gusanos escamosos** (Figura 18-8) son miembros de la familia Polinoideos (G. *Polynoe*, hija del dios Nereus y la diosa Doris), una de las familias de poliquetos más abundante y de amplia distribución. Sus cuerpos, más bien aplanados, están cubiertos por escamas anchas que no son más que modificaciones de las partes dorsales de los parápodos. La mayoría tiene un tamaño moderado, pero algunos son enormes (hasta 190 mm de largo y 100 mm de ancho). Son carnívoros y se alimentan de una amplia variedad de animales. Muchos son comensales, viven en las galerías de otros poliquetos o asociados a cnidarios, moluscos o equinodermos.

Hermodice carunculata (G. *herma*, arrecife + *dex*, un gusano de la madera) (Figura 18-9) y especies próximas son conocidas como gusanos de fuego. Sus sedas son huecas y quebradizas, y contienen una secreción venenosa. Cuando se tocan, se rompen en el interior de la herida y causan irritación en la piel. Se alimentan de corales, gorgonias y otros cnidarios.

Los poliquetos tubícolas secretan muchos tipos de tubos: algunos son apergaminados (Figura 18-2B); otros son tubos calcáreos duros fijados a rocas u otras superficies (Figura 18-2A); y algunos son simplemente granos de arena, trozos de conchas o algas, cementados mediante secreciones mucosas. Muchos excavadores de arena o fango, sencillamente recubren sus galerías con moco (Figura 18-5).

**Figura 18-8**

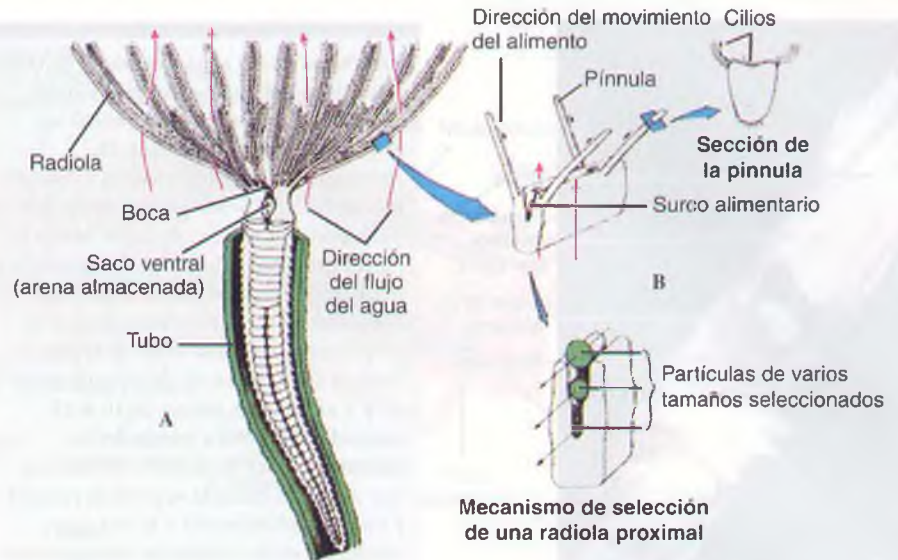
El gusano escamoso *Hesperonoe adventor* vive normalmente como un comensal en los tubos de *Urechis* (filo Equiuridos, p. 437).


Figura 18-9

El gusano de fuego *Hermodice carunculata* se alimenta de gorgonias y corales pétreos. Sus sedas son como delgadas fibras de vidrio y sirven para rechazar a los depredadores.

La mayoría de los poliquetos sedentarios tubícolas o de los que viven en galerías se alimentan de partículas, para lo cual utilizan mecanismos ciliares o mucosos. La principal fuente de alimento es el plancton y los detritos. Algunos, como *Amphitrite* (G. una ninfa marina de la mitología) (Figura 18-4), cuya cabeza sobresale del fondo, envían sobre la superficie largos tentáculos extensibles para alimentarse. Los cilios y el moco de los tentáculos atrapan las partículas del fondo marino y las dirigen hacia la boca. La gusana marina *Arenicola* (L. arena, arena + colo, habitar) emplea para su alimentación una interesante combinación de material en suspensión y depósito. Vive en galerías con forma de L en las que, por movimientos peristálticos, provoca corrientes de agua. Las partículas son filtradas por la arena que ocupa la parte frontal de su galería y el gusano ingiere la arena cargada de alimento (Figura 18-5).

Los gusanos abanico, o gusanos «plumero», son hermosos poliquetos tubícolas que nos fascinan cuando emergen de sus tubos y despliegan en coronas sus bonitos penachos tentaculares para alimentarse (Figura 18-2). Una ligera perturbación, e incluso a veces una sombra pasajera, provocan su rápida retracción en el interior del refugio que han construido. El alimento, atraído hacia los tentáculos plumosos o **radiolas**, es atrapado mediante acción ciliar por el moco y llevado hacia la boca por los surcos alimentarios ciliados (Figura 18-10). Las par-


Figura 18-10

Sabella, un poliqueto que se alimenta por acción ciliar, con su corona de radiolas extendida desde su tubo coriáceo secretado y reforzado con arena y otros materiales. **A**, Vista anterior de la corona. Los cilios dirigen pequeñas partículas de alimento a lo largo de las radiolas surcadas hasta la boca y desechan las partículas más grandes. Los granos de arena son dirigidos hacia sacos de almacenamiento y después utilizados en la construcción del tubo. **B**, Porción distal de la radiola mostrando los tractos ciliares de las pinnulas y surcos alimentarios.

tículas demasiado grandes para los surcos alimentarios son dirigidas hacia los bordes y arrojadas fuera. Alrededor de la boca tiene lugar otra selección del alimento; en el interior de la boca sólo entran las partículas de alimento pequeñas y los granos de arena se almacenan en un saco para utilizarlos más tarde en ampliar el tubo.

El gusano pergamino *Chaetopterus* (G. chaite, pelo largo + pteron, ala) se alimenta de partículas en suspensión por un mecanismo completamente distinto. Vive en un tubo pergaminoso en forma de U, enterrado en la arena o en el fango, excepto por los extremos, que están abiertos. El gusano se fija a un lado del tubo mediante ventosas ventrales. Sobre los segmentos 14 al 16 presentan abanicos (parapodios modificados) que bombean el agua a través del tubo mediante movimientos rítmicos. Un par de parapodios agrandados del segmento duodécimo segregan un largo saco mucoso que se extiende hasta una pequeña copa alimentaria, justo enfrente de los abanicos. Todo el agua que pasa a través del tubo se filtra al atravesar este saco mucoso, cuyo extremo está enrollado en forma de bola gracias a los cilios de la copa. Cuando la bola alcanza el tamaño de un perdigón BB, los abanicos dejan de batir y la bola de alimento y moco es dirigida hacia la parte anterior

por movimientos ciliares hasta la boca, donde es tragada.

CLASE OLIGOQUETOS

Las más de 3000 especies de oligoquetos se encuentran en una gran variedad de hábitat y tienen muy diversos tamaños. Incluyen las familiares lombrices de tierra y muchas especies que viven en las aguas dulces. La mayoría son formas terrestres o dulciacuícolas, pero algunas son parásitas y unas pocas viven en aguas marinas o salobres.

Con pocas excepciones, los oligoquetos llevan sedas; éstas pueden ser largas o cortas, rectas o curvadas, romas o con forma de aguja, distribuidas separadamente o en fascículos. Cualquiera que sea el tipo, son menos numerosas que en los poliquetos, como indica el nombre de la clase, que significa «pocas sedas largas». Generalmente, las formas acuáticas tienen sedas más largas que las de las lombrices de tierra.

LOMBRICES DE TIERRA

Estos son los oligoquetos comunes, que excavan en suelos ricos y húmedos, y salen por la noche para explorar sus alrededores. Con tiempo lluvioso y húmedo, están cerca de la superficie, a



Figura 18-11

Chaetopterus, un poliqueto sedentario, vive en un tubo en U en el fondo marino. Bombea agua a través del tubo pergaminoso (del cual ha sido cortada una parte aquí) con sus tres abanicos que funcionan como pistones. Los abanicos baten 60 veces por minuto para mantener en movimiento las corrientes de agua. El notopodio aliforme del segmento 12 segrega continuamente una red mucosa que retiene las partículas de alimento. Cuando la red se llena de alimento, la copa de alimento la enrolla y forma una bola, y cuando ésta es lo suficientemente grande (unos 3 mm), la copa de alimento es dirigida hacia delante y la bola depositada en el surco ciliado para ser llevada a la boca y engullida.

menudo con la boca o el ano sobresaliendo de la galería. Si el tiempo es muy seco se pueden hundir profundamente bajo tierra, enrollarse en una cámara mucosa y quedar en estado de vida latente. La especie comúnmente estudiada en los laboratorios, *Lumbricus terrestris* (*L. lumbricum*, lombriz de tierra), tiene aproximadamente de 12 a 30 cm de largo (Figura 18-12). Las lombrices de tierra tropicales pueden tener de 100 a 250 segmentos o más, y alcanzar 4 m de longitud. Generalmente viven en túneles ramificados e intercomunicados.

Forma y función

En las lombrices de tierra la boca está cubierta por un prostomio carnoso en el extremo anterior, y el ano se encuentra

Aristóteles llamó a las lombrices de tierra «intestinos del suelo». Veintidós siglos después, Charles Darwin publicó sus observaciones en su clásica *The Formation of Vegetable Mould Through the Action of Worms*. Mostró cómo las lombrices enriquecen el suelo llevando partes profundas de éste a la superficie y mezclándolo con el suelo superficial. Una lombriz de tierra puede ingerir su propio peso en tierra cada 24 horas; Darwin estimó que en un acre de tierra seca y en un año, pasan de 10 a 12 toneladas de tierra a través de los intestinos de las lombrices, de manera que acarrearán hacia la superficie potasio y fósforo del subsuelo a la vez que añaden al suelo productos nitrogenados de su propio metabolismo. Exponen el mantillo al aire y lo fragmentan en pequeñas partículas. También arrastran hojas, ramitas y sustancias orgánicas en sus galerías próximas a las raíces de las plantas. Sus actividades son importantes en la aireación del suelo. Los puntos de vista de Darwin chocaron con los de sus contemporáneos, que consideraban a las lombrices perjudiciales para las plantas. Sin embargo, las investigaciones recientes han confirmado ampliamente los descubrimientos de Darwin, y el cultivo de lombrices se practica actualmente en muchos países.

en el extremo posterior (Figura 18-12B). En la mayor parte de las lombrices de tierra cada segmento lleva cuatro pares de sedas quitinosas (Figura 18-12C), aunque en algunos oligoquetos puede haber hasta 100 o más. Cada seda es una varilla semejante a una cerda, situada en un saco dentro de la pared del cuerpo y movida por músculos diminutos (Figura 18-13). Las sedas salen al exterior a través de pequeños poros de la cutícula. En la locomoción y excavación, las sedas fijan una parte del cuerpo para impedir su deslizamiento. Las lombrices de tierra se desplazan por movimientos peristálticos. La contracción de los músculos circulares del extremo anterior alarga el cuerpo y empuja dicha región hacia delante, donde es fijada al sustrato por las sedas; después, la contracción de los músculos longitudinales acorta el cuerpo, tirando de la parte posterior hacia delante. Como estas ondas de contracción recorren todo el cuerpo, éste progresa gradualmente.

Nutrición. La mayoría de los oligoquetos son «basureros» (detritívoros). Las lombrices de tierra se alimentan principalmente de materia orgánica en descomposición, trozos de hojas y de vegetación caída, así como de restos de animales. El alimento se mezcla con secreciones bucales y es engullido por la acción succionadora de la faringe. El prostomio, con forma de labio, contribuye a la colocación del alimento para su deglución. El calcio del suelo absorbido con el alimento tiende a producir un alto nivel de calcio en sangre. Las **glándulas calcíferas**, situadas a lo largo del esófago, segregan iones de calcio en el intestino y así se reduce la concentración de calcio en sangre. Las glándulas calcíferas son realmente órganos de regulación iónica más que digestivos. También intervienen en la regulación del equilibrio ácido-base de los fluidos corporales, manteniendo el pH bastante estable.

Cuando el alimento abandona el esófago, es almacenado temporalmente en un **buche** de paredes finas antes de pasar a una **molleja**, que lo desmenuza en pequeños trozos. La digestión y la absorción tienen lugar en el **intestino**. A lo largo de su línea media dorsal, la pared del intestino está plegada formando un **tiflosol**, que aumenta enormemente la superficie digestiva y absorbente (Figura 18-12C). El aparato digestivo segrega varias enzimas para degradar el alimento.

Rodeando al intestino y al vaso dorsal, y rellenando gran parte del tiflosol, hay una capa de **tejido cloragógeno** amarillento derivado del peritoneo. Este tejido es un centro de síntesis de glucógeno y grasa, función equivalente a la que realizan las células hepáticas. Cuando las células cloragógenas maduran (llenas de grasa) se liberan al celoma, donde flotan libres como células denominadas **elocitos** (*G. elajo*, aceite + *kytos*, vaso hueco) y transportan materiales a los tejidos del cuerpo. Apparentemente, estas células pueden pasar de un segmento a otro, y se las han encontrado acumuladas alrededor de las heridas y en las áreas de regeneración, donde se rompen y descargan su contenido al celoma. Las células cloragógenas también intervienen en la excreción.

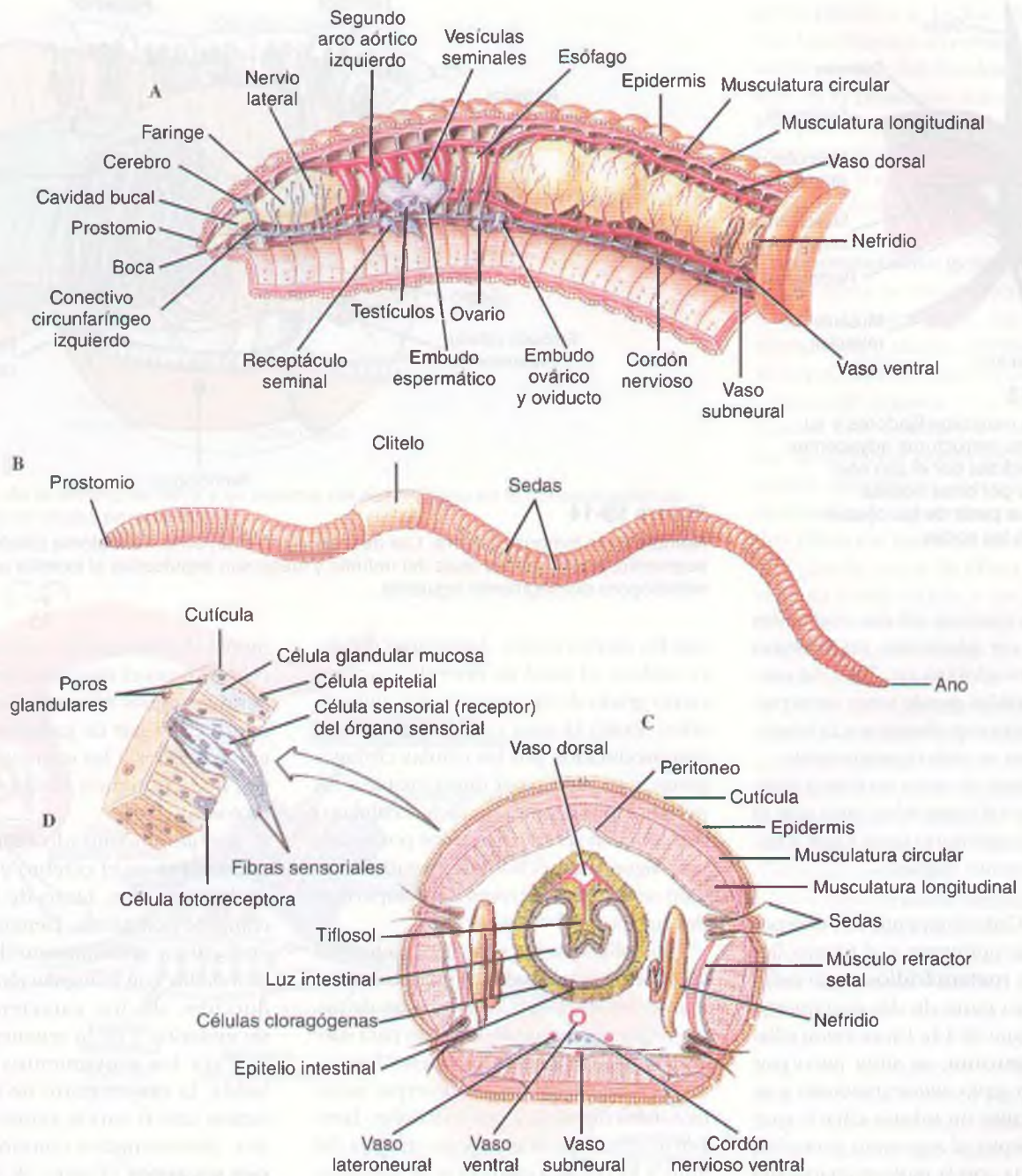


Figura 18-12

Anatomía de la lombriz de tierra. **A**, Estructura interna de la porción anterior del gusano. **B**, Vista lateral, características externas. **C**, Sección transversal general a través de la región posterior al clitelo. **D**, Porción de la epidermis en la que se muestran células sensoriales, glandulares y epiteliales.

Circulación y respiración. Los anélidos tienen un doble sistema de transporte: el líquido celomático y el sistema circulatorio. El alimento, los desechos y los gases respiratorios son transportados por el líquido celomático y la sangre en distintos grados. La sangre circula por un sistema cerrado de vasos, que incluye los sistemas capilares en los tejidos. Hay cinco vasos principales en el tron-

co que recorren longitudinalmente el cuerpo.

El **vaso dorsal** (único) está situado por encima del tubo digestivo y va desde la faringe hasta el ano. Es un órgano bombeador, provisto de válvulas, y funciona como un verdadero corazón. Este vaso recibe sangre desde los vasos de la pared del cuerpo y del tracto digestivo, y la impulsa anteriormente

hacia cinco pares de **arcos aórticos**. La función de los arcos aórticos es mantener la presión sanguínea estable en el vaso ventral.

El **vaso ventral** (único) actúa como una aorta. Recibe la sangre de los arcos aórticos y la envía al cerebro y al resto del cuerpo, dando lugar a vasos segmentarios que van a las paredes, nefridios y tracto digestivo.

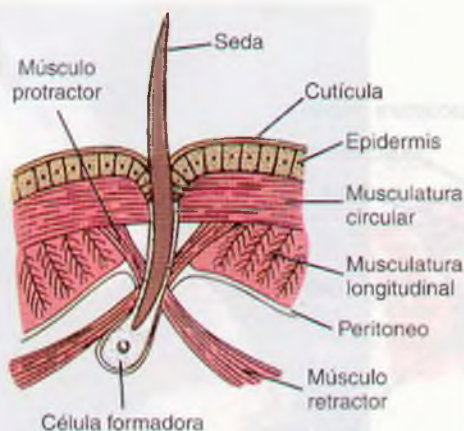


Figura 18-13

Seda con sus músculos fijadores y su relación con las estructuras adyacentes. Las sedas perdidas por el uso son reemplazadas por otras nuevas desarrolladas a partir de las células formadoras de las sedas.

La sangre contiene células ameboides incoloras y un pigmento respiratorio disuelto, hemoglobina (p. 700). La sangre de los anélidos puede tener otros pigmentos respiratorios distintos a la hemoglobina, como se indicó previamente.

Las lombrices de tierra no tienen órganos respiratorios especiales, sino que el intercambio respiratorio tiene lugar a través del tegumento húmedo.

Excreción. Cada segmento del cuerpo, excepto los tres primeros y el último, llevan un par de **metanefridios**. Cada nefridio ocupa una parte de dos metámeros sucesivos (Figura 18-14). Un embudo ciliado, el **nefrostoma**, se sitúa justo por delante de un septo intersegmentario y se dirige, mediante un túbulo ciliado que atraviesa el septo, al segmento posterior, donde conecta con la parte principal del nefridio. Varias asas complejas de tamaño creciente forman el conducto nefridial, que termina en una estructura en forma de vejiga y provista de un orificio, el **nefridioporo**. Éste se abre lateralmente cerca de la fila ventral de sedas. Por medio de cilios, los desechos del celoma son dirigidos al nefrostoma y al túbulo, donde se juntan con las sales y los desechos orgánicos filtrados desde los capilares sanguíneos en la parte glandular del nefridio. Todos los desechos se descargan al exterior a través del nefridioporo.

Los oligoquetos acuáticos excretan amoníaco; los terrestres excretan urea,

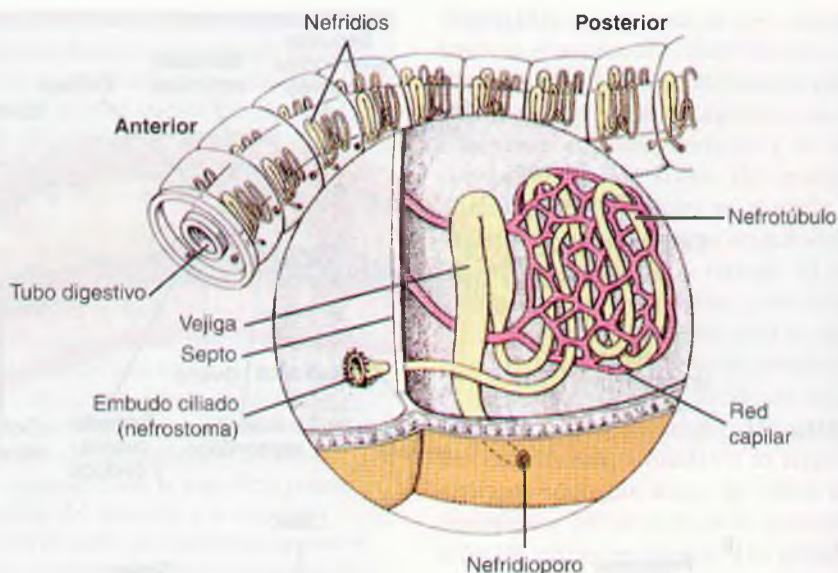


Figura 18-14

Nefridio de la lombriz de tierra. Los desechos penetran en el nefrostoma ciliado de un segmento, pasan por las asas del nefridio y luego son expulsadas al exterior a través del nefridioporo del segmento siguiente.

mucho menos tóxica. *Lumbricus* produce ambos, el nivel de urea depende en cierto grado de las condiciones ambientales. Tanto la urea como el amoníaco son producidos por las células cloragógenas, y pueden pasar directamente a los nefridios por ruptura de dichas células o bien pueden ser transportados por la sangre. Algunos desechos nitrogenados también se eliminan a través de la superficie del cuerpo.

Los oligoquetos son principalmente animales de agua dulce, e incluso las formas terrestres, como las lombrices de tierra, requieren un medio húmedo para subsistir. La osmorregulación tiene lugar a través de la superficie del cuerpo, nefridios, tubo digestivo y poros dorsales. *Lumbricus* ganará peso si se pone en agua del grifo y lo perderá cuando se le devuelva al suelo. Las sales y el agua pueden pasar a través del tegumento, al parecer, por transporte activo en el caso de las sales.

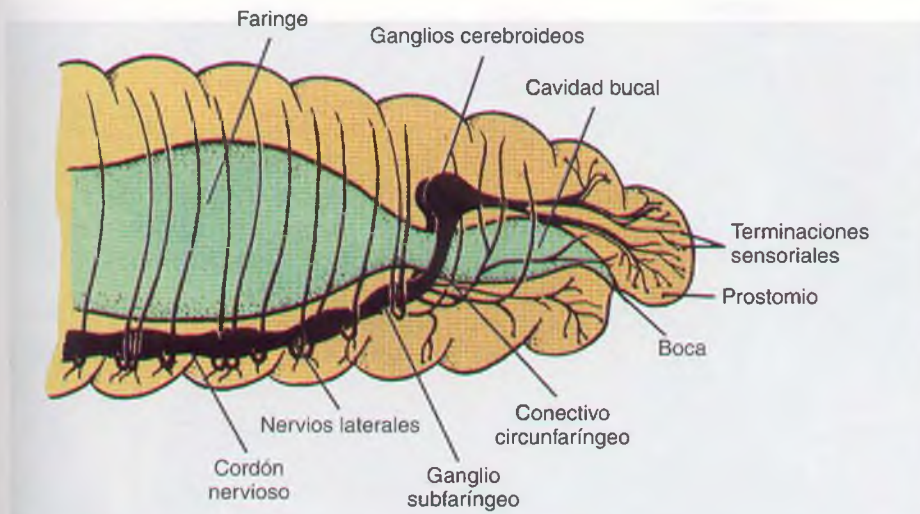
Sistema nervioso y órganos sensoriales. El sistema nervioso de las lombrices de tierra (Figura 18-15) consta de un sistema central y de nervios periféricos. El sistema central refleja el modelo anelidiano típico: un par de **ganglios cerebroideos** (el cerebro) por encima de la faringe, un par de **conectivos** que rodean la faringe uniendo el cerebro con el primer par de ganglios del cordón nervioso; un **cordón nervioso ventral**, real-

mente doble, recorre todo el fondo del celoma hasta el último metámero, con un par de ganglios fusionados en cada metámero. Cada par de ganglios fusionados emite nervios a las estructuras del cuerpo, que contienen fibras sensoriales y motoras.

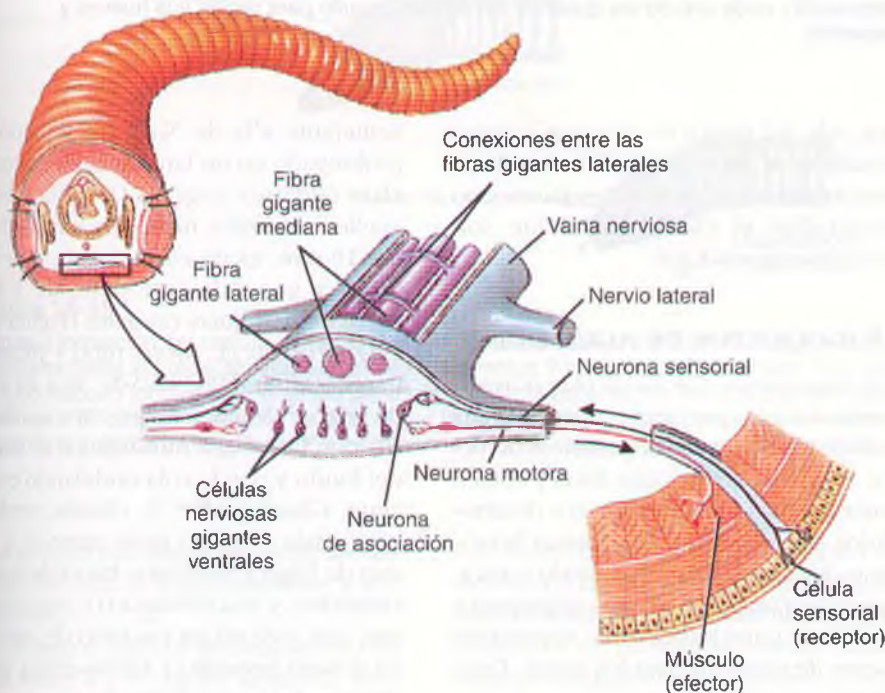
Se han encontrado **células neurosecretoras** en el cerebro y los ganglios de los anélidos, tanto de oligoquetos como de poliquetos. Tienen una función endocrina y secretan neurohormonas relacionadas con la regulación de la reproducción, de los caracteres sexuales secundarios y de la regeneración.

Para los movimientos rápidos de huida, la mayor parte de los anélidos tienen uno o varios axones muy grandes, denominados comúnmente **axones gigantes** (Figura 18-16), o fibras

En la fibra gigante mediodorsal de *Lumbricus*, que tiene de 90 a 160 μm de diámetro, la velocidad de conducción se estima que es de 20 a 45 m/s, varias veces más rápida que en las neuronas normales de esta especie. Es también mucho más rápida que en las fibras gigantes de los poliquetos, posiblemente porque en las lombrices de tierra las fibras gigantes están encerradas en vainas mielinizadas. La velocidad de conducción puede alterarse con los cambios de temperatura.

**Figura 18-15**

Parte anterior de la lombriz de tierra y su sistema nervioso. Fíjese en la concentración de terminaciones nerviosas en esta región.

**Figura 18-16**

Porción del cordón nervioso de la lombriz de tierra en la que se muestra la disposición del arco reflejo simple (*en primer término*) y las tres fibras gigantes dorsales que están adaptadas para los reflejos rápidos y movimientos de fuga. Los movimientos de reptación implican una sucesión de actos reflejos, el estrechamiento de un metámero estimula el estrechamiento del siguiente y sucesivos. Los impulsos son transmitidos más rápidamente por las fibras gigantes que por los nervios normales, de manera que, cuando necesitan retirarse rápidamente en el interior de la galería, todos los segmentos pueden contraerse simultáneamente.

gigantes, localizados en el cordón nervioso ventral. Su gran diámetro aumenta la capacidad de conducción (p. 713) y hace posible la contracción simultánea de los músculos en muchos segmentos.

Por todo el cuerpo se distribuyen órganos sensoriales sencillos. Las lombrices de tierra carecen de ojos, pero tienen fotorreceptores lenticulares en la epidermis. Casi todos los oligoquetos tienen un fototactismo negativo a la luz intensa,

pero positivo a la luz débil. Poseen muchos órganos sensoriales unicelulares ampliamente distribuidos por la epidermis. En el prostomio son más numerosos los que son presumiblemente quimiorreceptores. Muchas de las terminaciones nerviosas libres que hay en el tegumento probablemente son táctiles.

Comportamiento general. Las lombrices de tierra se encuentran entre los animales más indefensos; sin embargo, su abundancia y amplia distribución indican su capacidad de supervivencia. Aunque carecen de órganos sensoriales especializados, son sensibles a muchos estímulos. Reaccionan positivamente a los estímulos mecánicos cuando éstos son moderados y negativamente cuando hay una vibración fuerte (como por ejemplo, una pisada cerca de ellas), lo que provoca su huida rápida a las galerías. Evitan la luz a no ser que ésta sea débil. Las respuestas químicas les ayudan a seleccionar el alimento.

Tanto las repuestas químicas como las táctiles son muy importantes para los gusanos; no sólo deben ser capaces de probar el contenido orgánico del suelo para encontrar el alimento, sino que también deben sentir su textura, acidez y contenido en calcio.

Los experimentos demuestran que las lombrices poseen cierta capacidad de aprendizaje. Se las puede entrenar para evitar un choque eléctrico y producir en ellas reflejos de asociación. Darwin supuso que las lombrices de tierra tenían un grado de inteligencia suficiente como para introducir hojas en sus galerías, para lo que, aparentemente, tomaban las hojas por el extremo más estrecho, que es la forma más fácil de meter un objeto con forma de hoja dentro de un agujero pequeño. Darwin consideró que la selección de hojas hecha por los gusanos no era resultado de una manipulación casual o al azar, sino que existía una cierta intención en su mecanismo. Sin embargo, las investigaciones realizadas posteriormente a Darwin han demostrado que el proceso es, principalmente, una secuencia de prueba y error, para lo que, a menudo, realizan varios intentos antes de lograr la posición correcta.

Reproducción y desarrollo. Las lombrices de tierra son monoicas (hermafro-

ditas), lo que supone que en el mismo animal se encuentran órganos masculinos y femeninos (Figura 18-12A). En *Lumbricus* los órganos reproductores se sitúan en los segmentos 9 al 15. Hay dos pares de pequeños testículos y dos pares de embudos espermáticos rodeados por tres pares de vesículas seminales muy grandes. El esperma inmaduro de los testículos madura en las vesículas seminales, luego pasa a los embudos espermáticos y, por los conductos espermáticos, a los poros masculinos situados en el segmento 15, donde serán expulsados durante la cópula. Un par de pequeños ovarios descargan sus huevos en la cavidad celomática; aquí los recogen los embudos ciliados que los llevan, por los oviductos, al exterior a través de los poros genitales femeninos situados en el segmento 14. En los segmentos 9 y 10 hay dos pares de receptáculos seminales que reciben y almacenan el esperma que las lombrices se intercambian durante la cópula.

La reproducción en las lombrices de tierra puede ocurrir en cualquier estación del año, pero la cópula suele producirse en las noches cálidas y húmedas (Figura 18-17). Cuando se aparean, los gusanos extienden fuera de sus galerías sus extremos anteriores y se unen por sus respectivas superficies ventrales (Figura 18-18). Se mantienen juntas mediante un moco secretado por el **clitelo** (*L. clitellae*, silla de montar) y por sedas ventrales especiales, que penetran en el cuerpo de cada una de las lombrices en las regiones que están en contacto. Tras su descarga, el esperma viaja por los surcos seminales hasta los receptáculos seminales del otro gusano. Después de la cópula cada animal secreta, alrededor del clitelo, primero un tubo mucoso y después una banda quitinoidea dura con la que forma un **capullo** alrededor de su clitelo. A medida que el capullo avanza hacia delante, se vierten en él los huevos desde los oviductos, albúmina desde las glándulas tegumentarias y esperma de la pareja (almacenado en los receptáculos seminales). La fecundación de los huevos tiene lugar, por tanto, en el interior del capullo. Cuando el capullo abandona el gusano, sus extremos se cierran y adquiere la forma de un limón. La embriogénesis tiene lugar dentro del capullo, y la forma



Figura 18-17

Cópula de dos lombrices de tierra. Sus extremos anteriores apuntan a direcciones opuestas y sus superficies ventrales están unidas mediante bandas mucosas secretadas por el clitelo. Durante la cópula se produce una inseminación mutua. Después de su separación, cada uno de los gusanos secreta un capullo para recibir sus huevos y esperma.

que sale del huevo es un joven gusano semejante al adulto. Así, el desarrollo es directo, sin metamorfosis. Los jóvenes no desarrollan el clitelo hasta que son sexualmente maduros.

OLIGOQUETOS DE AGUA DULCE

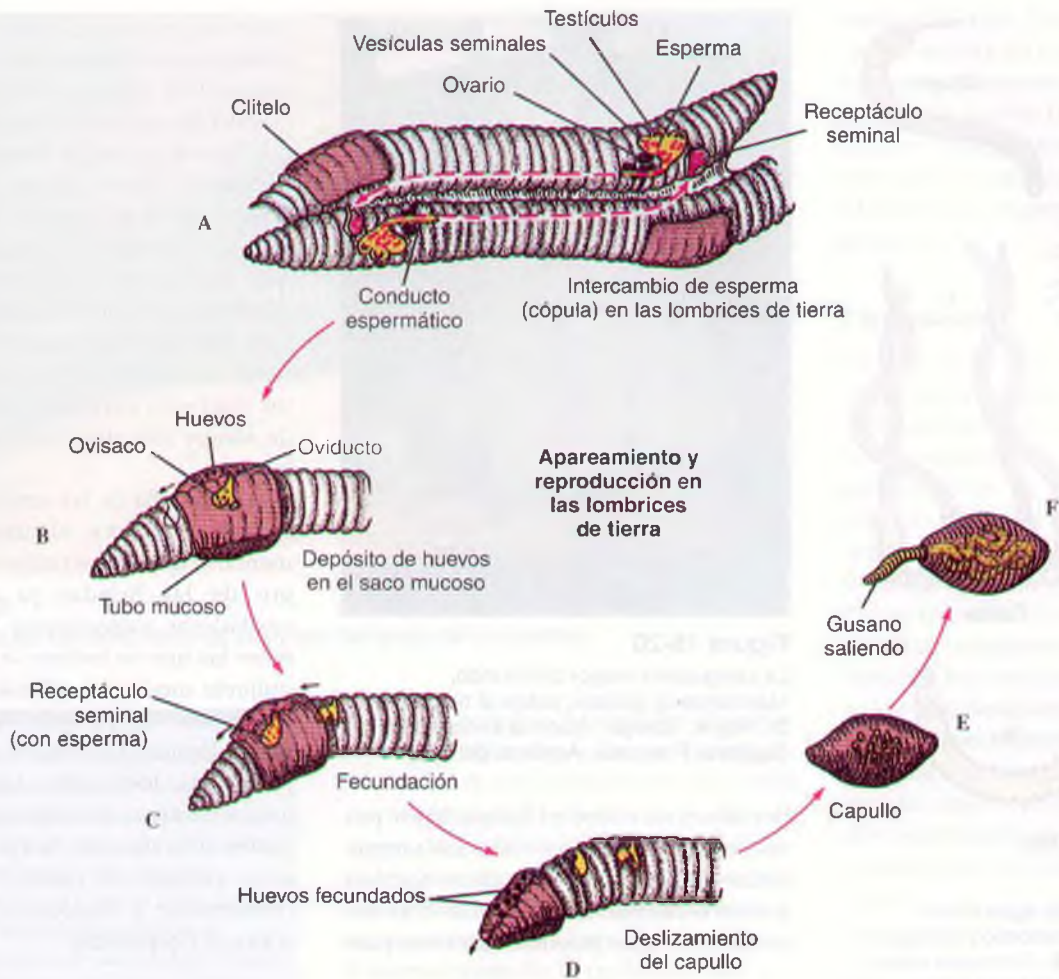
Los oligoquetos dulciacuícolas normalmente son más pequeños y tienen sedas más conspicuas que las lombrices de tierra. Son más móviles que éstas y suelen tener órganos sensoriales mejor desarrollados. Por lo general, son formas bentónicas que se arrastran en el fondo o excavan en el fango blando. Los oligoquetos acuáticos constituyen una importante fuente de alimento para los peces. Unos pocos son ectoparásitos.

Algunos de los oligoquetos de agua dulce más comunes son: *Aelosoma* (*G. atilos*, movimiento rápido + *soma*, cuerpo), de 1 mm de largo (Figura 18-19B), que contiene pigmentos rojos y verdes, tiene haces de sedas y a menudo se encuentra en los cultivos de forraje; *Nais* (*L. nais*, ninfa acuática) tiene de 2 a 4 mm de longitud, es de color parduzco y lleva dos penachos de sedas en los segmentos anteriores y cuatro penachos en los posteriores; *Stylaria* (*G. stylos*, pilar) (Figura 18-19A), de 10 a 25 mm de longitud, tiene sedas con una disposición

semejante a la de *Nais*, un prostomio prolongado en un largo saliente, y manchas oculares negras; *Dero* (*G. dero*, cuello, garganta), tiene una longitud de 5 a 10 mm, es de color rojizo, vive en tubos y generalmente tiene de 3 a 4 pares de branquias caudales (Figura 18-19D); *Tubifex* (*L. tubus*, tubo + *faciens*, hacer) (Figura 18-19C), de 30 a 40 mm de largo y de color rojizo, vive en charcas con la cabeza hundida en el fango del fondo y con la cola ondulando en el agua; *Chaetogaster* (*L. chaeta*, cerdas, + *gastrula*, vientre) mide entre 10 y 15 mm de largo y sólo tiene haces de sedas ventrales; y *enchittraeus* (*G. enchytraeus*, que vive en un puchero de barro), un gusano pequeño y blanquecino, vive tanto en los suelos húmedos como en el agua. Algunos oligoquetos, como *Aelosoma*, pueden formar asexualmente cadenas de zooides por división transversal (Figura 18-19B).

CLASE HIRUDÍNEOS: LAS SANGUIJUELAS

Las sanguijuelas se encuentran predominantemente en hábitat dulciacuícolas, pero unas pocas son marinas y algunas incluso se han adaptado a la vida en lugares terrestres cálidos y húmedos. Abundan más en los países tropicales

**Figura 18-18**

Cópula y formación del capullo. **A**, Inseminación mutua; desde el poro genital (segmento 15) el esperma pasa a lo largo de los surcos seminales hasta los receptáculos seminales (segmentos 9 y 10) de cada miembro de la pareja. **B** y **C**, Después de separarse los gusanos, un tubo mucoso formado por el clitelo pasa hacia delante para recibir huevos procedentes de los oviductos y esperma de los receptáculos seminales. **D**, cuando el capullo se desliza por la región anterior hacia fuera, sus extremos se cierran y sellan. **E**, El capullo se deposita cerca de la entrada de la galería. **F**, Los gusanos jóvenes salen a las dos o tres semanas.

que en las zonas templadas. Algunas sanguijuelas atacan a las personas y son molestas.

La mayor parte de las sanguijuelas tienen entre 2 y 6 cm de longitud, pero otras son más pequeñas; algunas, como la «sanguijuela medicinal», alcanzan los 20 cm; la mayor de todas es la amazónica *Haementeria* (*G. baimateros*, sanguíneo) (Figura 18-20), que alcanza los 30 cm.

Las sanguijuelas presentan una gran variedad de formas y colores: negro, pardo, rojo o verde oliva. Por lo común son aplanadas dorsoventralmente. Algunas están adaptadas para clavar su faringe o probóscide en tejidos blandos, como las branquias de los peces. No obstante, las sanguijuelas más especializadas tie-

nen mandíbulas quitinosas a modo de sierras con las que pueden cortar la piel. Muchas sanguijuelas son carnívoras y se alimentan de pequeños invertebrados; algunas son parásitas temporales, y otras lo son permanentemente, ya que nunca dejan al hospedador.

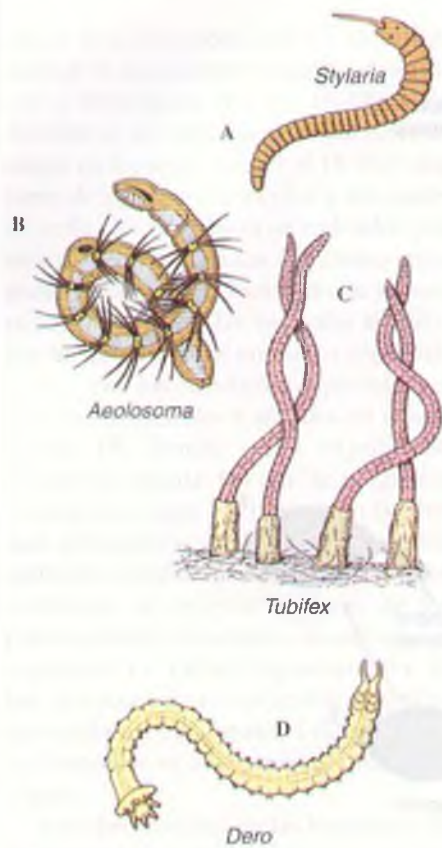
Al igual que los oligoquetos, las sanguijuelas son hermafroditas y tienen clitelo, pero éste aparece sólo durante la época reproductora. El clitelo segrega un capullo para recoger los huevos. Las sanguijuelas están mucho más especializadas que los oligoquetos. Como se alimentan de líquidos o de succionar sangre, han perdido las sedas utilizadas por los oligoquetos para la locomoción y han desarrollado ventosas para sujetarse mientras succionan sangre; su apa-

rato digestivo está especializado para almacenar grandes cantidades de sangre.

FORMA Y FUNCIÓN

A diferencia de otros anélidos, las sanguijuelas tienen un número fijo de metámeros (generalmente 34; 17 ó 31 en algunos grupos), pero parece que tienen más porque cada segmento está marcado por surcos transversales, formando de 2 a 16 anillos superficiales (**annuli**) (Figura 18-21).

El celoma representa otra diferencia entre las sanguijuelas y los demás anélidos: las sanguijuelas carecen de compartimentos celomáticos. Los septos han desaparecido en todas las especies y la

**Figura 18-19**

Algunos oligoquetos de agua dulce.

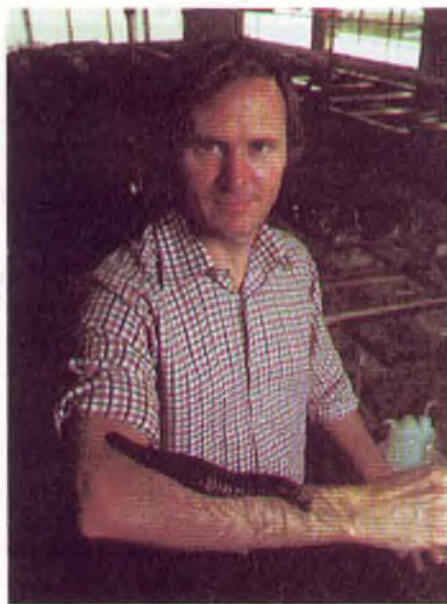
A, *Stylaria* tiene un prostomio prolongado en una larga trompa. **B**, *Aelosoma* utiliza los cilios que rodean a la boca para introducir en ella las partículas de alimento, y sus yemas dan lugar a nuevos individuos producidos asexualmente. **C**, *Tubifex* vive cabeza abajo en tubos largos. **D**, *Dero* tiene branquias anales ciliadas.

cavidad celomática está ocupada por tejido conjuntivo y un sistema de espacios llamados **lagunas**. Las lagunas celomáticas forman un sistema regular de canales llenos de líquido celomático, que en algunas sanguijuelas funciona como un sistema circulatorio auxiliar.

La mayoría de las sanguijuelas se desplazan dando volteretas con el cuerpo, para lo cual fijan primero una ventosa, llevan el cuerpo hacia arriba y luego fijan la otra. Las sanguijuelas acuáticas también pueden nadar con un elegante movimiento ondulatorio.

Nutrición

Las sanguijuelas se consideran popularmente como parásitas, pero muchas son depredadoras. Incluso las verdaderas chupadoras de sangre raramente

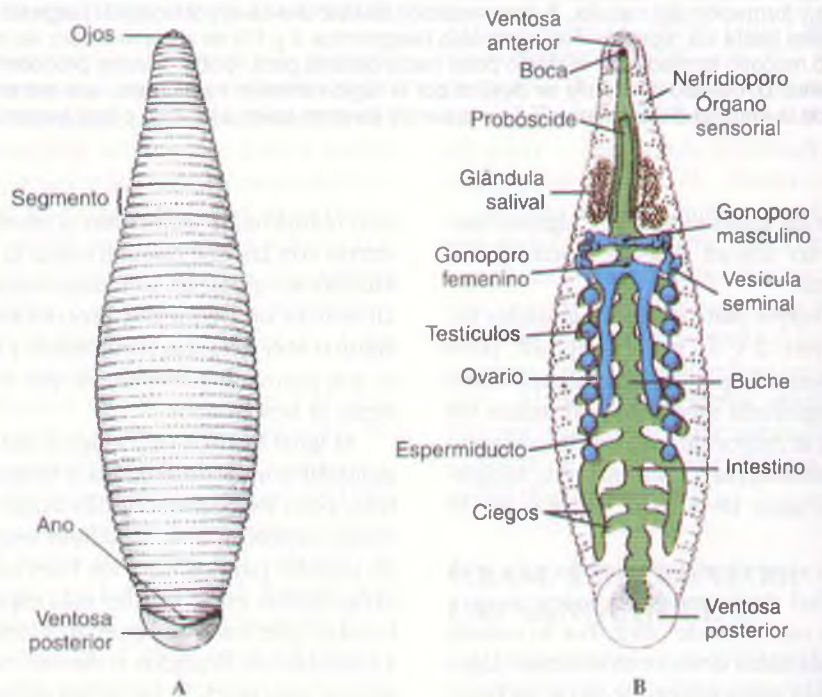
**Figura 18-20**

La sanguijuela mayor del mundo, *Haementeria ghilianii*, sobre el brazo del Dr. Roy K. Sawyer, quien la encontró en la Guayana Francesa, América del Sur.

permanecen sobre el hospedador por un período largo. Casi todas las sanguijuelas de agua dulce son depredadoras activas o carroñeras, equipadas con una probóscide que pueden extender para

penetrar en pequeños invertebrados o para chupar la sangre de vertebrados de sangre fría. Algunas sanguijuelas dulciacuícolas son verdaderas hematófagas, que hacen presa en bovinos, equinos, humanos y otros. Algunas sanguijuelas terrestres se alimentan de larvas de insectos, lombrices de tierra y babosas, que cogen con su ventosa anterior mientras utilizan su fuerte faringe sucadora para chupar e ingerir el alimento. Otras formas terrestres trepan por arbustos o árboles para alcanzar vertebrados de sangre caliente, como aves o mamíferos.

La mayoría de las sanguijuelas se alimentan de líquidos. Algunas prefieren alimentarse de fluidos tisulares y de la sangre de las heridas ya abiertas. Las verdaderas sanguijuelas hematófagas, entre las que se incluye la llamada sanguijuela medicinal *Hirudo medicinalis* (L. *hirudo*, sanguijuela) (Figura 18-22), tienen láminas cortantes o «mandíbulas», para cortar los tejidos. Algunas sanguijuelas parásitas abandonan a sus huéspedes sólo durante la época de cría, y otras, parásitas de peces, lo son permanentemente y depositan sus capullos sobre el hospedador.

**Figura 18-21**

Estructura de una sanguijuela, *Placobdella*. **A**, Aspecto externo, vista dorsal. **B**, Estructura interna, vista ventral.



Figura 18-22

Hirudo medicinalis alimentándose de la sangre del brazo de un hombre.

Durante siglos la «sanguijuela medicinal» (*Hirudo medicinalis*) se utilizó en medicina para hacer sangrías, pues se creía que un exceso de sangre provocaba trastornos corporales y fiebres. Una sanguijuela de 10 a 12 cm de largo puede alcanzar una longitud mucho mayor cuando está repleta de sangre. La recogida y cultivo de sanguijuelas en charcas era practicada en Europa a escala comercial durante el siglo XIX. El poema de Wordsworth «The Leech-Gatherer» estaba basado en este uso de las sanguijuelas.

Las sanguijuelas se vuelven a emplear en medicina. Cuando se cortan los dedos de la mano o del pie, la microcirugía puede volver a unir las arterias pero no las venas, que son más delicadas. Entonces se utilizan las sanguijuelas para aliviar la congestión hasta que las venas vuelvan a crecer en el dedo cicatrizante.

Respiración y excreción

El intercambio de gases tiene lugar únicamente a través de la piel, excepto en algunas sanguijuelas parásitas de peces, que tienen branquias. Hay de 10 a 12 pares de nefridios, además de los celomocitos y de algunas otras células especializadas que pueden estar también implicadas en funciones excretoras.

Sistema nervioso y sensorial

Las sanguijuelas tienen dos «cerebros», uno en la cabeza, compuesto por seis

pares de ganglios fusionados que forman un anillo alrededor de la faringe, y otro posterior, compuesto por siete pares de ganglios fusionados. Hay 21 pares de ganglios segmentarios adicionales a lo largo del doble cordón nervioso. Además de las terminaciones nerviosas sensoriales libres y de las células fotorreceptoras de la epidermis, hay una fila de órganos sensoriales, llamados sensilas, en el anillo central de cada segmento; tienen también ocelos en copa pigmentada.

Las sanguijuelas son muy sensibles a los estímulos asociados a la presencia de una presa o de un hospedador. Son atraídas, e intentarán fijarse, por cualquier objeto untado con sustancias apropiadas del hospedador, como escamas de peces, secreciones grasas o sudor. Las que se alimentan de sangre de mamíferos son atraídas por el calor, y los hemadipsidos terrestres de los trópicos acudirán a una persona que permanezca quieta en un lugar.

Reproducción

Las sanguijuelas son hermafroditas, pero practican la fecundación cruzada durante la cópula. Transfieren los espermatozoides mediante un pene o por impregnación hipodérmica (un gusano expulsa un espermátforo y atraviesa el tegu-

mento del otro). Después de la cópula el clitelo secreta un capullo que recibe los huevos y el esperma. Entierran los capullos en los fondos fangosos, adheridos a objetos sumergidos, o, en las especies terrestres, los dejan en el suelo húmedo. El desarrollo es semejante al de los oligoquetos.

Circulación

En las sanguijuelas el celoma queda reducido a un sistema de senos y canales celomáticos por la invasión de tejido conjuntivo y, en algunas, por la proliferación de tejido cloragógeno. Algunos órdenes de sanguijuelas conservan el sistema circulatorio típico de los oligoquetos, y en ellos los senos celomáticos actúan como un sistema vascular sanguíneo auxiliar. En otros órdenes los vasos sanguíneos tradicionales han desaparecido y el sistema de senos celomáticos forma el único sistema vascular sanguíneo. En esos órdenes, la sangre (el equivalente del líquido celomático) es impulsada por la contracción de ciertos canales longitudinales.

SIGNIFICADO EVOLUTIVO DE LA METAMERÍA

Nunca se ha ofrecido una explicación verdaderamente satisfactoria sobre el origen de la metamería y del celoma, si bien el tema ha desencadenado muchas discusiones y especulaciones desde hace años. Todas las explicaciones clásicas sobre el origen de la metamería y del celoma han tenido importantes argumentos en su contra, y puede que más de una sea correcta, o puede que ninguna lo sea, como ha sugerido R. B. Clark*. El celoma y la metamería pueden haber evolucionado independientemente en más de un grupo de animales, como por ejemplo en los cordados y en los protostomos. Clark acentúa el significado funcional y evolutivo de estas características para los animales primitivos que las poseyeron. Él defiende firmemente que el valor adaptativo del celoma en los pro-

* Clark, R. B. 1964. Dynamics in metazoan evolution. The origin of the coelom and segments. Oxford, England, Clarendon Press.

tóstomos, al menos fue el de un **esqueleto hidrostático** para el animal excavador. De este modo, la contracción de los músculos en una parte del animal podría actuar antagónicamente sobre los músculos de otra parte, por la transmisión de la fuerza de contracción a través del volumen constante de líquido encerrado en el celoma.

Aunque la función original del celoma pudo ser la excavación en el sustrato, hubo otras ventajas añadidas para sus poseedores. Algunas de ellas se mencionaron en el prólogo del Capítulo 17. Además, el líquido celomático podría actuar como un líquido circulatorio para los nutrientes y desechos, haciendo innecesario un gran número de células en llama distribuidas por los tejidos. Los gametos se podrían almacenar en el espacioso celoma para ser liberados simultáneamente con los de otros individuos de la población, acrecentando así las posibilidades de fecundación, y esto habría seleccionado un mayor control nervioso y endocrino. Finalmente, la separación del celoma en una serie de compartimentos por septos (metamerismo) aumentaría la eficacia excavadora y haría posible los movimientos independientes y separados entre los distintos metámeros, como se ha mencionado en el prólogo de este capítulo. Los movimientos independientes de los metámeros en dife-

rentes partes del cuerpo, determinarían el valor selectivo de un sistema nervioso más complicado para el control de los movimientos, y habrían conducido a la elaboración del sistema nervioso central.

FILOGENIA Y RADIACIÓN ADAPTATIVA

FILOGENIA

Hay tantas semejanzas en el desarrollo inicial de los moluscos, los anélidos y los artrópodos primitivos, que apenas existen dudas respecto a sus estrechas interrelaciones. Apparently, estos tres filos forman un grupo hermano de los platelmintos.

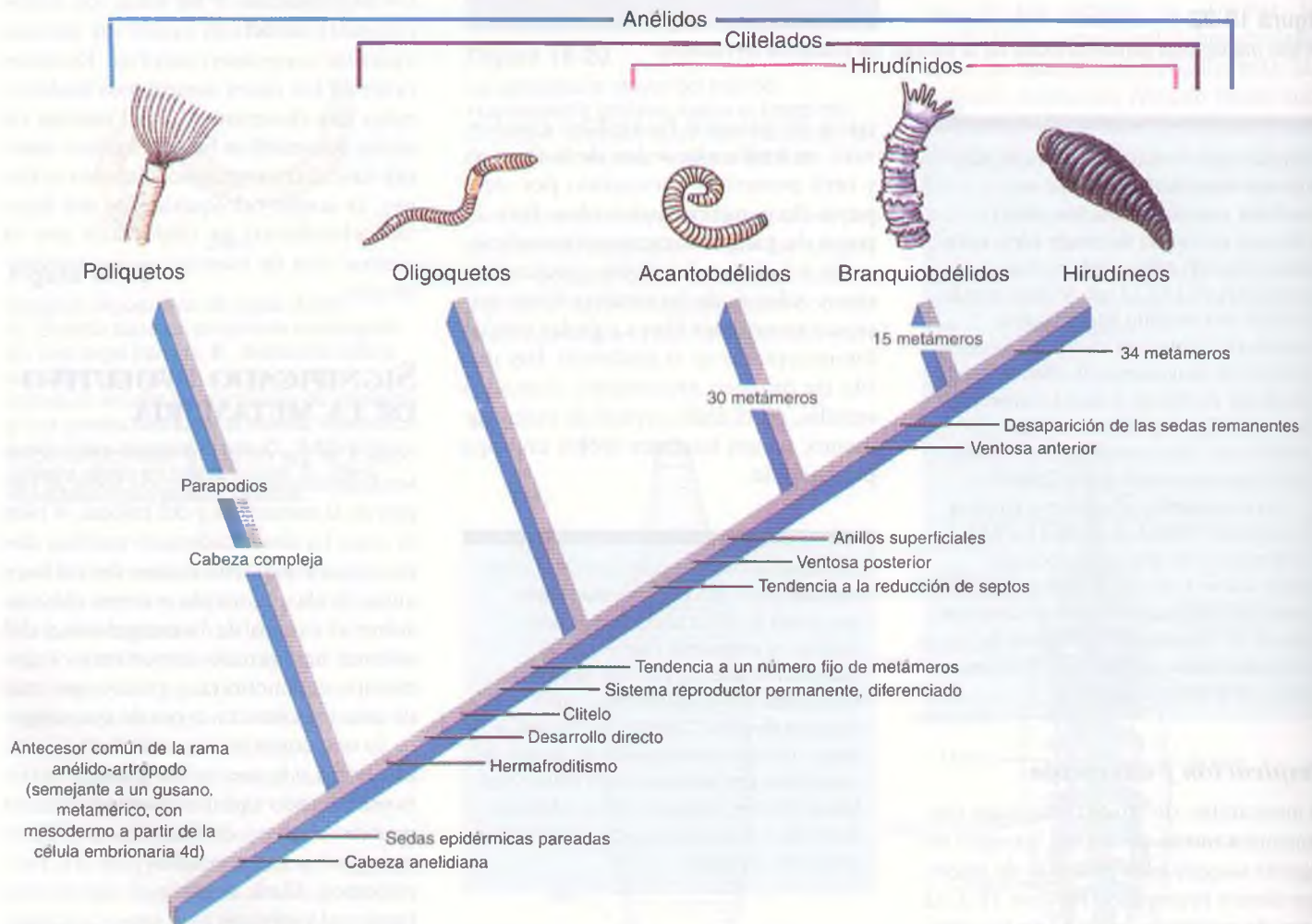


Figura 18-23

Cladograma de los anélidos en el que se muestra la aparición de los caracteres derivados compartidos que especifican los cinco grupos monofiléticos (basado en Brusca and Brusca, 1990). Los Acanthobdélidos y los Branchiobdélidos son dos pequeños grupos expuestos brevemente en la nota al margen en la p. 371. Brusca y Brusca sitúan ambos grupos, junto con los Hirudíneos («verdaderas» sanguijuelas), en un único taxón. Esta rama tiene varias sinapomorfías: tendencia a la reducción de los septos, aparición de una ventosa posterior y división de los segmentos del cuerpo por anillos superficiales. Hay que destacar también que, de acuerdo a este esquema, los oligoquetos no tienen sinapomorfías que les definan, es decir, sólo están definidos por la retención de plesiomorfías (caracteres primitivos conservados, p. 202), y así el grupo puede ser parafilético.

Fuente: Modificado de R. C. Brusca and G. J. Brusca, *Invertebrates*. Sinauer Associates, Inc., Sunderland, MA, 1990.

tos. Muchos anélidos y moluscos marinos tienen una embriogénesis precoz típica de protostomios, en común con algunos plathelminths marinos, lo que posiblemente sea una característica plesiomórfica compartida (p. 202). Los anélidos comparten con los artrópodos una cutícula externa secretada y tienen un sistema nervioso similar: los apéndices laterales (parapodios) de muchos anélidos marinos son semejantes a los apéndices de ciertos artrópodos con otros caracteres primitivos. De cualquier modo, el aspecto más importante probablemente estriba en el modelo metamérico de la estructura corporal de anélidos y artrópodos.

¿Qué podemos deducir respecto del antecesor común de los anélidos? Esto ha sido motivo de un largo y continuo debate. La mayoría de las hipótesis sobre el origen de los anélidos han asumido que el metamerismo apareció en conexión con el desarrollo de los apéndices laterales (parapodios), semejantes a los de los poliquetos. No obstante, el cuerpo de los oligoquetos está adaptado a la excavación errante en el sustrato, con un movimiento peristáltico que es de gran utilidad para un celoma metamérico. Por otro lado, los poliquetos con parapodios bien desarrollados están generalmente adaptados a la natación y a arrastrarse en un medio demasiado líquido para una locomoción peristáltica eficaz. Aunque los parapodios no impiden tal locomoción, hacen poco por favorecerla, con lo que parece probable que se hayan desarrollado como una adaptación para nadar. A pesar de que los poliquetos son más

primitivos en ciertos aspectos, como su sistema reproductor, algunos autores han opinado que los anélidos ancestrales fueron más semejantes a los oligoquetos en el conjunto de la estructura corporal y que éstos dieron lugar a los poliquetos y las sanguijuelas. Las sanguijuelas están estrechamente relacionadas con los oligoquetos, pero se han apartado un poco de ellos debido a una existencia nadadora, y al abandono de un modo de vida excavador. Esta interrelación se muestra en el cladograma de la Figura 18-23.

RADIACIÓN ADAPTATIVA

Los anélidos son un grupo antiguo que han experimentado una extensa radiación adaptativa. La estructura básica del cuerpo, particularmente la de los poliquetos, acumula modificaciones continuas. Como gusanos marinos, los poliquetos ocupan una amplia variedad de hábitat en un medio que no es ni físico ni fisiológicamente exigente. A diferencia de las lombrices de tierra, cuyo medio impone una estricta exigencia selectiva física y fisiológica, los poliquetos han tenido libertad para experimentar, y así han alcanzado una extensa gama de características adaptativas.

Un rasgo adaptativo básico en la evolución de los anélidos es su disposición septada, de la que resultan compartimentos celomáticos llenos de líquido. La presión del líquido en estos compartimentos es utilizada como esqueleto hidrostático en movimientos precisos, como excavar o nadar. Para flexionar, acortar y alargar

el cuerpo cuentan con poderosos músculos circulares y longitudinales.

Hay una amplia variación de adaptaciones alimentarias, desde la faringe succionadora de los oligoquetos y las mandíbulas quitinosas de los poliquetos carnívoros a los tentáculos especializados y radiolas de los que se alimentan de partículas.

En los poliquetos, los parapodios se han adaptado a diversas formas y funciones, principalmente para la respiración y la locomoción.

En las sanguijuelas, muchas adaptaciones como las ventosas, las mandíbulas cortantes, la faringe succionadora, el intestino distensible y la producción de hirudina, están relacionadas con sus hábitos depredadores y hematófagos.

Los branquiobdélidos, un grupo de pequeños anélidos que son parásitos o comensales de cangrejos, muestran semejanzas con los oligoquetos y las sanguijuelas; se incluyen aquí entre los oligoquetos, pero algunos autores los consideran como una clase independiente. Tienen 14 ó 15 segmentos y llevan una ventosa cefálica. *Acanthobdella*, un género de sanguijuelas, tiene algunas características de sanguijuelas y otras de oligoquetos; a veces se separan de las demás sanguijuelas en una clase especial, Acanthobdélidos, que característicamente tienen 27 metámeros, sedas en los cinco primeros segmentos y carecen de ventosa oral.

CLASIFICACIÓN DEL FILO ANÉLIDOS

La clasificación superior de los anélidos está basada principalmente en la presencia o ausencia de parapodios, sedas y otras características morfológicas. Debido a que los oligoquetos e hirudíneos (sanguijuelas) llevan clitelo, se les agrupa a menudo bajo la denominación *Clitellata*, y a sus miembros se les conoce como clitelados. Por otro lado, y dado que los oligoquetos y los poliquetos poseen sedas, algunos autores los sitúan juntos en un grupo llamado *Chaetopoda* (Quetópodos) (L. *chaeta*, cerda, del G. *chaite*, pelo largo + *pous*, *podos*, pie)

Clase Poliquetos (G. *polys*, muchos + *chaite*, pelo largo). Principalmente marinos; cabeza diferenciada con ojos y tentáculos; la mayoría de los segmentos con parapodios (apéndices laterales) con penachos de muchas sedas; sin clitelo; sexos generalmente separados; gónadas transitorias; en algunos reproducción asexual por gemación; por lo general con larva trocófora; principalmente marinos. Ejemplos: *Nereis*, *Aphrodite*, *Glycera*, *Arenicola*, *Chaetopterus*, *Amphitrite*.
Clase Oligoquetos (G. *oligos*, pocos + *chaite*, pelo largo). Cuerpo con segmentación conspicua; número de segmentos variable; pocas sedas por metámero; sin parapodios; sin cabeza; celoma espacioso y generalmente dividido

por septos intersegmentarios; hermafroditas; desarrollo directo, sin larva; principalmente terrestres y dulciaquícolas. Ejemplos: *Lumbricus*, *Stylaria*, *Aeolosoma*, *Tubifex*.

Clase Hirudíneos (L. *hirudo*, sanguijuela + *ea*, caracterizado por): **sanguijuelas**. Cuerpo con número fijo de segmentos (normalmente 34; 17 ó 31 en algunos grupos) con muchos anillos; generalmente con ventosas oral y posterior; con clitelo; sin parapodios; sin sedas (excepto en *Acanthobdella*); celoma obliterado por tejido conjuntivo y musculatura; desarrollo directo; hermafroditas; terrestres, dulciaquícolas y marinos. Ejemplos: *Hirudo*, *Placobdella*, *Macrobdella*.

Resumen

El filo Anélidos es un gran grupo cosmopolita, que incluye los poliquetos marinos, las lombrices de tierra, los oligoquetos de agua dulce y las sanguijuelas. Sin duda, la innovación estructural más importante, fundamental en la diversificación de este grupo, es el metamerismo: la división del cuerpo en una serie de segmentos similares, cada uno de los cuales contiene diversos órganos y sistemas en una disposición repetida. En los anélidos el celoma está muy desarrollado, y esto, junto con la disposición de compartimentos llenos de líquido y una musculatura corporal bien desarrollada, constituye un eficaz esqueleto hidrostático para una excavación precisa, y movimientos de natación. Los artrópodos presentan especializaciones metaméricas adicionales, que se tratarán en los tres próximos capítulos.

Los Poliquetos constituyen la mayor clase de los anélidos y son casi todos marinos. Cada segmento tiene un par de parapodios que llevan muchas sedas. Los parapodios muestran una gran variedad de adaptaciones entre los

poliquetos, entre las que se incluyen especializaciones para la natación, respiración, culebreo, mantenimiento de la posición en la galería, bombeo de agua a través de la galería y como órganos accesorios para la alimentación. Algunos son principalmente depredadores y tienen una faringe protráctil con mandíbulas. Otros poliquetos rara vez abandonan las galerías o tubos en los que viven. Entre los miembros de este grupo aparecen varios tipos de alimentación por filtración o detritívoros. Los poliquetos son dioicos, tienen un sistema reproductor primitivo, carecen de clitelo, la fecundación es externa y tienen larva trocófora.

La clase Oligoquetos incluye las lombrices de tierra y muchas formas de agua dulce; tienen un pequeño número de sedas por segmento (comparado con los poliquetos) y carecen de parapodios. Tienen un sistema circulatorio cerrado y el vaso dorsal es el principal órgano bombeador. En casi todos los metámeros hay un par de nefridios. Las lombrices de tierra presentan el sistema nervioso típico anelidiano: un cerebro dorsal conectado a un

doble cordón nervioso ventral, que recorre el cuerpo del animal, con ganglios segmentarios. Los oligoquetos son hermafroditas y practican la fecundación cruzada. El clitelo tiene un importante papel en la reproducción; interviene en la secreción de moco que rodea a los gusanos durante la cópula y en la secreción del capullo que recibe los huevos y el esperma, dentro del cual transcurre el desarrollo embrionario. Del capullo sale un gusano pequeño, juvenil.

Las sanguijuelas (clase Hirudíneos) son principalmente dulciacuícolas, aunque unas pocas son marinas y otras terrestres. Por lo general se alimentan de líquidos, pero muchas son depredadoras, algunas parásitas temporales y unas pocas parásitas permanentes. Las sanguijuelas son hermafroditas y se reproducen de una manera semejante a los oligoquetos, con fecundación cruzada y formación de un capullo por el clitelo.

Las pruebas embriológicas apoyan una interrelación filogenética de los anélidos con los moluscos y los artrópodos.

Cuestionario

1. ¿Qué características distinguen al filo Anélidos de los otros filos?
2. Diferencie entre las clases del filo Anélidos.
3. Describa el modelo de organización anelidiano, incluyendo la pared del cuerpo, los segmentos, el celoma y sus compartimentos y el revestimiento celomático.
4. Explique de qué modo el esqueleto hidrostático ayuda a los anélidos en la excavación. ¿Cómo aumenta el metamerismo la eficacia excavadora?
5. Describa al menos tres formas de conseguir el alimento los poliquetos.
6. Defina cada uno de los siguientes términos: prostomio, peristomio, pigidio, radiolas, parapodio, neuropodio, notopodio.
7. Explique la función de las siguientes estructuras: faringe, glándulas calcíferas, buche, molleja, tifosol, tejido cloragógeno.
8. Describa las siguientes características en cada una de las clases de anélidos: sistema circulatorio, sistema nervioso, sistema excretor.
9. Describa las funciones del clitelo y del capullo.
10. ¿Cuáles son las diferencias generales entre los oligoquetos de agua dulce y las lombrices de tierra?
11. Describa las maneras de conseguir el alimento las sanguijuelas.
12. ¿Cuáles son las principales diferencias en la reproducción y el desarrollo entre las tres clases de anélidos?
13. ¿Cuál fue el significado evolutivo del metamerismo y del celoma en sus poseedores más primitivos?
14. ¿Cuáles son las relaciones filogenéticas entre los moluscos, los anélidos y los artrópodos? ¿Cuál es la evidencia de estas interrelaciones?

Bibliografía

Véase también la Bibliografía general de la Parte III, p. 631.

- Conniff, R. 1987. The little suckers have made a comeback. *Discover* 8:84-94 (Aug.). *Se describe el uso médico de las sanguijuelas en la microcirugía.*
- Dales, R. P. 1967. *Annelids*, ed. 2. London, The Hutchinson Publishing Group, Ltd. *Una descripción concisa de los anélidos.*
- Hartman, O. 1968. Atlas of the errantiate polychaetous annelids from California.

- Los Angeles, University of Southern California, Allan Hancock Foundation. *Esta y la referencia siguiente tienen extensas claves para la identificación.*
- Hartman, O. 1969. Atlas of the sendetariate polychaetous annelids from California. Los Angeles, University of Southern California, Allan Hancock Foundation.
- Kingman, J., and P. Kingman. 1993. The dance of the luminescent threadworms. *Underwater Naturalist* 22 (2):36. *Se*

- describe el espectacular enjambramiento de los epítocos de Odontosyllis enopla de Belice durante los meses de julio y agosto, las noches tercera y cuarta después de la luna llena.*
- Lent, C. M., and M. H. Dickinson. 1988. The neurobiology of feeding in leeches. *Sci. Am.* 258:98-130 (June). *El comportamiento alimentario de las sanguijuelas es controlado por un único neurotransmisor (serotonina).*

19

Los artrópodos

Filo Artrópodos

Filo Trilobites

Subfilo Quelicerados

Una coraza completa

En algún momento, en algún lugar del período Precámbrico, tuvo lugar un importante acontecimiento en la evolución de la vida en la Tierra. La cutícula blanda, en un antecesor de los animales que hoy denominamos artrópodos, se endureció por el depósito adicional de proteínas y de un polisacárido llamado quitina. El exoesqueleto cuticular proporcionó cierta protección frente a los depredadores y otros peligros ambientales, y dotó a sus poseedores de un formidable conjunto de otras ventajas selectivas. Por descontado, la coraza no podía estar endurecida de manera uniforme; el animal sería incapaz de moverse como el leñador de hojalata en *El país de Oz*. Se separaron porciones de cutícula endurecida y entre ellas quedaron partes finas y flexibles que dieron lugar a articulaciones. El exoesqueleto cuticular tuvo un enorme potencial evolutivo. Las expansiones articuladas de cada segmento dieron lugar a los apéndices.

Una vez hubo evolucionado la cutícula endurecida, o quizás al mismo tiempo, se necesitaron otros muchos cambios

en el cuerpo de los proto-artrópodos. Para permitir el crecimiento fue necesario una serie de mudas de la cutícula, lo que requirió un control hormonal. La función hidrostática de los compartimentos celomáticos desapareció, llevando a una reducción del celoma y a su sustitución por un sistema de senos (hemocele). Desaparecieron los cilios móviles. Estos cambios y a otros más son conocidos como «artropodización». Algunos zoólogos argumentan que todos los cambios en la artropodización son consecuencia del desarrollo de un exoesqueleto cuticular. Si varios antecesores semejantes a los anélidos tuvieron un exoesqueleto cuticular que evolucionó independientemente, habrían desarrollado de forma independiente el conjunto idéntico de caracteres que asociamos con la artropodización. El inmenso filo que denominamos Artrópodos sería en realidad polifilético. No obstante, nosotros coincidimos con otros zoólogos que consideran que el peso de la evidencia apoya el estatus de un filo único. ■

POSICIÓN EN EL REINO ANIMAL

1. Las características derivadas compartidas indican que los anélidos y los artrópodos evolucionaron a partir de una línea de protóstomos celomados y segmentados, con segmentación espiral y desarrollo en mosaico.
2. La evolución del exoesqueleto cuticular duro fue seguida o acompañada por la artropodización, que supone la pérdida de los septos; desarrollo de un hemocele y desaparición de un sistema circulatorio cerrado; apéndices articulados; transformación de los músculos de la pared del cuerpo para insertarse en la cutícula.
3. De manera semejante a los anélidos, los artrópodos tienen un metamerismo conspicuo, aunque sus metámeros tienen una mayor variedad y se agrupan más con fines de especialización; de la especialización de los apéndices, con una destacada división del trabajo, resulta una gran variedad de funciones.

APORTACIONES BIOLÓGICAS

1. La cefalización se hace más pronunciada, con la centralización de ganglios fusionados y órganos sensoriales en la cabeza.
2. Comparados con los anélidos, los

- metámeros están más **especializados** para diversos fines, constituyendo grupos funcionales (**tagmosis**).
3. La presencia de **apéndices pares** articulados diversificados para distintos usos produce una mayor adaptabilidad.
4. La locomoción es por músculos extrínsecos de las patas, en contraste con la musculatura corporal de los anélidos. Los músculos estriados confieren rapidez de movimiento.
5. Aunque la **quitina** se encuentra en unos pocos grupos que no son artrópodos, su utilidad está más desarrollada en éstos. El **exoesqueleto cuticular** con quitina es una gran innovación y hace posible una amplia gama de adaptaciones.
6. Las **tráqueas** representan un mecanismo de respiración más eficaz que el de la mayor parte de los invertebrados.
7. El tubo digestivo muestra una mayor especialización, por tener dientes quitinosos, compartimentos y osículos gástricos.
8. Los modelos de comportamiento son mucho más complejos que los de la mayoría de los invertebrados, con una incidencia más amplia en la organización **social**.
9. Muchos artrópodos tienen aspectos y coloraciones protectores bien desarrollados.

se especializan y diferencian para una marcada división del trabajo.

Aunque algunos artrópodos superan los 60 cm de longitud, la mayor parte de ellos están muy por debajo de esta cifra. El de mayor tamaño es el cangrejo japonés *Macrocheira* (G. *makros*, grande + *cheir*, mano) que tiene 4 m de envergadura; el de menor tamaño es el ácaro parásito *Demodex* (G. *demos*, cuerpo + *dex*, un gusano de la madera), que tiene menos de 0,1 mm de largo.

Los artrópodos generalmente son animales activos y vigorosos. Teniendo en cuenta su gran abundancia y amplia distribución ecológica, así como también su gran número de especies, ningún otro grupo de animales supera su diversidad.

Aunque los artrópodos compiten con el hombre por el alimento, y propagan graves enfermedades, son esenciales en la polinización de muchas plantas alimenticias. También sirven como alimento, proporcionan medicamentos y colorantes y fabrican productos útiles como seda, miel y cera.

Los artrópodos están más ampliamente distribuidos por todas las regiones de la Tierra que los representantes de cualquier otro filo. Se encuentran en todos los tipos de ambientes, desde los trópicos hasta muy al interior de las zonas polares Norte y Sur. Distintas especies están adaptadas a vivir en el aire, en la tierra, en aguas marinas, salobres o dulces, y en, o sobre plantas y otros animales. Algunas especies viven en lugares donde ningún otro animal podría sobrevivir.

Aunque en este vasto grupo aparecen todos los tipos de alimentación —carnívoros, omnívoros y simbioses—, la mayoría de los artrópodos son herbívoros. Casi todos los que son acuáticos dependen de las algas para su nutrición, y la mayoría de las formas terrestres viven principalmente sobre plantas. En cuanto a diversidad en la distribución ecológica, los artrópodos no tienen rival.

Trataremos los filos Trilobites (todos extintos) y Quelicerados en este capítulo, y en los capítulos siguientes los subfilos Crustáceos y Unirrámeos (ver clasificación de los Artrópodos en la p. 384).

FILO ARTRÓPODOS

El filo Artrópodos (G. *arthron*, unión + *pous*, *podo*, pie) es el más extenso del Reino Animal, comprendiendo más de las tres cuartas partes de las especies conocidas. Se han registrado unas novecientas mil especies y, posiblemente, queden por identificar muchas más. No obstante, según los estudios realizados sobre la fauna de insectos en el dosel de la selva tropical se puede estimar que el número de especies sin describir es mucho más elevado. Los artrópodos incluyen arañas, escorpiones, garrapatas, ácaros, crustáceos, milpiés, ciempiés, insectos y algunos otros. Además, existe un rico registro fósil, que se

extiende desde el muy remoto período Precámbrico.

Los artrópodos son protóstomos eucelomados con sistemas de órganos bien desarrollados, y comparten con los anélidos el carácter de una metamería patente.

Los artrópodos tienen un exoesqueleto que contiene quitina, y su modelo primitivo es el de una serie lineal de metámeros similares, cada uno con un par de apéndices articulados. Sin embargo, el modelo de metámeros y apéndices varía enormemente en el filo. Hay una tendencia a la combinación o fusión de metámeros en grupos funcionales denominados **tagmas**, para funciones especializadas. Con frecuencia, los apéndices

CARACTERÍSTICAS DEL FILO ARTRÓPODOS

1. Simetría bilateral; **cuerpo metamérico** dividido en **tagmas** que comprenden cabeza y tronco; cabeza, tórax y abdomen; o cefalotórax y abdomen.
2. **Apéndices articulados**; primitivamente un par por metámero, pero con frecuencia su número se reduce; a menudo, los apéndices se modifican para funciones especializadas.
3. **Exoesqueleto cuticular** que contiene proteínas, lípidos, quitina y, con frecuencia, carbonato cálcico; es secretado por la epidermis subyacente y se renueva a intervalos (muda).
4. **Sistema muscular complejo** que se fija en el exoesqueleto, con **músculos estriados** para acciones rápidas, músculos lisos para los órganos viscerales; sin cilios.
5. **Celoma reducido** en el adulto; la mayor parte de la cavidad del cuerpo es un hemocele (senos o espacios en los tejidos) lleno de sangre.
6. **Sistema digestivo completo**; partes bucales modificadas a partir de apéndices y adaptadas a diferentes métodos de alimentación.
7. **Sistema circulatorio abierto**, con un

corazón contráctil dorsal, arterias y hemocele (senos sanguíneos).

8. Respiración por la **superficie del cuerpo, branquias, tráqueas** (tubos de aire) o **pulmones en libro**.
9. Glándulas excretoras pares denominadas **glándulas coxales, antenales o maxilares** en algunos, homólogas del sistema nefridial de los anélidos; algunos con otros órganos excretorios denominados **tubos de Malpígio**.
10. **Sistema nervioso según modelo anelidiano**, con un cerebro dorsal conectado por un anillo alrededor del esófago a una doble cadena nerviosa de ganglios ventrales; en algunas especies, fusión de ganglios; órganos sensoriales bien desarrollados.
11. **Normalmente sexos separados**, con órganos reproductores pares y conductos; por lo general con fecundación interna; ovíparos u ovovivíparos; a menudo con **metamorfosis**; en algunos partenogénesis.

COMPARACIÓN DE LOS ARTRÓPODOS CON LOS ANÉLIDOS

Las semejanzas entre los artrópodos y los anélidos son las siguientes:

1. Segmentación externa marcada.
2. Disposición segmentaria de los músculos.
3. Cordón nervioso ventral con ganglios distribuidos metaméricamente y ganglios cerebroideos dorsales.
4. Segmentación espiral (en algunos artrópodos).

Los artrópodos se diferencian de los anélidos en las siguientes características:

1. Número fijo de segmentos (en adultos).
2. Generalmente carecen de septos intersegmentarios.
3. Tagmatización marcada (comparada con la tagmatización limitada de los anélidos).
4. Cavidad celomática reducida; la cavidad principal del cuerpo es un hemocele.
5. Sistema circulatorio abierto (lagunar).
6. Mecanismos especiales (branquias, tráqueas, pulmones en libro) para la respiración.
7. Exoesqueleto con quitina.
8. Apéndices articulados.
9. Ojos compuestos (también presentes en unos pocos anélidos) y otros órganos sensoriales bien desarrollados.
10. Ausencia de cilios.

¿POR QUÉ HAN TENIDO UN ÉXITO TAN GRANDE LOS ARTRÓPODOS?

Este filo ha logrado una enorme diversidad, número de especies, amplia distribución, variedad de hábitat, costumbres alimentarias y poder adaptativo ante condiciones cambiantes. A continuación se resumen brevemente algunos de los esquemas estructurales y fisiológicos que les han sido útiles.

1. Exoesqueleto muy adaptable.

Los artrópodos poseen un exoesqueleto que les proporciona una gran protección pero sin sacrificar la movilidad. Este exoesqueleto es la **cutícula**, una cubierta externa secretada por la epidermis subyacente. La cutícula comprende una gruesa **procutícula** interna y una **epicutícula** externa relativamente más fina. La procutícula está dividida en **exocutícula**, secretada antes de la muda, y **endocutícula**, secretada después de la muda. Ambas capas de la procutícula contienen **quitina** unida a proteínas. La quitina es

un polisacárido nitrogenado, flexible, resistente e insoluble en agua, álcalis y ácidos débiles. De esta manera, la procutícula no sólo es flexible y ligera sino que también proporciona protección, particularmente contra la deshidratación. En algunos crustáceos la quitina puede constituir hasta un 60 u 80% de la procutícula, pero en insectos probablemente no supera el 40% (el resto es proteína). En la mayor parte de los crustáceos la procutícula está también impregnada con **sales cálcicas**, que reducen su flexibilidad. En el duro caparazón de las langostas y los cangrejos, por ejemplo, esta calcificación es extrema. La epicutícula externa se compone de proteínas y lípidos; las proteínas se estabilizan y endurecen por un proceso de curtido, lo que representa una protección adicional. Tanto la endocutícula como la epicutícula son laminares, es decir, cada una de ellas se compone de varias capas (Figura 32-1, p. 636).

La cutícula puede ser blanda y permeable o formar una verdadera cubierta acorazada. Entre los segmentos del cuer-

po y entre los segmentos de los apéndices, la cutícula es fina y flexible, creando uniones móviles y permitiendo la libertad de movimientos. En los crustáceos y en los insectos la cutícula forma entrantes (apodemas) que sirven para la inserción de la musculatura. Puede también tapizar el digestivo anterior y el posterior, recubrir y reforzar las tráqueas, estar adaptada para piezas bucales cortantes, órganos sensoriales, órganos copuladores y estructuras ornamentales. Realmente es un material con una gran capacidad de adaptación.

El exoesqueleto cuticular no distensible impone, sin embargo, una serie de importantes limitaciones al crecimiento. Para crecer, un artrópodo tiene que mudar su cubierta externa a intervalos y formar una mayor —un proceso llamado **ecdisis o muda**—. Los artrópodos mudan de cuatro a siete veces antes de alcanzar el estado adulto, y algunos continúan mudando después de ello. Un exoesqueleto es también relativamente pesado, y se hace proporcionalmente aún más

pesado con el aumento de tamaño. Esto tiende a limitar el tamaño definitivo del cuerpo.

2. Segmentación y apéndices para una locomoción más eficaz. Típicamente cada metámero lleva un par de apéndices articulados, aunque esta disposición se modifica a menudo con segmentos y apéndices especializados para funciones adaptativas. Las patas articuladas son, básicamente, palancas huecas que se mueven mediante músculos internos, la mayoría de los cuales son estriados para una acción rápida. Los apéndices articulados pueden tener pelos sensitivos, y pueden estar modificados y adaptados para funciones sensoriales, captura de alimento, marcha rápida y eficaz, y natación.

3. Aire conducido directamente a las células. La mayoría de los artrópodos terrestres tienen un sistema traqueal muy eficaz, con tubos conductores de aire que liberan directamente oxígeno a los tejidos y las células, y hacen posible un ritmo metabólico alto. Este sistema también tiende a limitar el tamaño del cuerpo. Los artrópodos acuáticos respiran principalmente por alguna forma de branquia que resulta bastante eficaz.

4. Órganos sensoriales muy desarrollados. Hay una gran variedad de órganos sensoriales, desde el ojo compuesto (en mosaico) a los relacionados con el tacto, el olfato, el oído, el equilibrio, la percepción química y otros. De esta manera los artrópodos son alertados de lo que sucede en su entorno.

5. Patrones de comportamiento complejos. Los artrópodos superan a la mayor parte de los invertebrados en cuanto a la complejidad y organización de sus actividades. La conducta innata (no aprendida) controla, indudablemente, mucho de lo que hacen, pero el aprendizaje también tiene una parte muy importante en la vida de muchos de ellos.

6. Uso de diversos recursos por medio de la metamorfosis. Muchos artrópodos pasan por cambios en su metamorfosis, incluyendo una forma larvaria con una estructura muy diferente a la del adulto. A menudo, la forma larvaria está adaptada a un tipo de alimentación distinto a la del adulto y ocupa un hábitat diferente, con lo cual la competencia dentro de la especie es menor.

SUBFILO TRILOBITES

Los trilobites posiblemente se originaron antes del Cámbrico, en el que florecieron. Se extinguieron hace unos 200 millones de años, pero abundaron durante los períodos Cámbrico y Ordovícico. Su nombre hace referencia a la forma trilobulada del cuerpo, debida a un par de surcos longitudinales. Fueron animales bentónicos, probablemente carroñeros (Figura 19-1A). La mayoría podían enrollarse como las cochinillas de humedad y tuvieron de 2 a 67 cm de longitud.



A



B

Figura 19-1

Fósiles de artrópodos primitivos. **A**, Trilobites fósiles, vista dorsal. Estos animales abundaron en el Cámbrico Medio. **B**, Euriptéridos fósiles. Los euriptéridos florecieron en Europa y Norteamérica desde el Ordovícico al Pérmico.

El exoesqueleto contenía quitina, endurecida en algunas partes por carbonato cálcico. El cuerpo comprendía tres tagmas: cabeza, tórax y pigidio. La cabeza era una pieza única, pero mostraba signos de segmentación precedente; el tórax tenía un número variable de metámeros, y los metámeros del extremo posterior estaban fusionados en una lámina. La cabeza llevaba un par de antenas, ojos compuestos, boca y cuatro pares de apéndices articulados. Cada metámero del cuerpo, excepto el último, también presentaba un par de apéndices birrámeos (con dos ramas). Una de las ramas tenía una hilera de filamentos que pudieron haberle servido de branquias.

SUBFILO QUELICERADOS

Los artrópodos quelicerados constituyen un grupo antiguo que incluye los euriptéridos (extintos), los cangrejos cacerola, las arañas, las garrapatas y los ácaros, los escorpiones y las arañas de mar. Se caracterizan por tener seis pares de apéndices: un par de quelíceros, un par de pedipalpos y cuatro pares de patas marchadoras (un par de quelíceros y cinco pares de patas marchadoras en los cangrejos cacerola). Carecen de mandíbulas y antenas. La mayor parte de los quelicerados succionan líquidos alimenticios de sus presas.

CLASE MEROSTOMADOS

Esta clase está representada por los euriptéridos (hoy todos extintos) y los xifosuros o cangrejos cacerola, un grupo antiguo que en ocasiones es calificado como «fósiles vivientes».

Subclase Euriptéridos

Los euriptéridos o escorpiones de agua gigantes (Figura 19-1B) fueron los mayores de todos los artrópodos fósiles, algunos alcanzaron una longitud de 3 m. Sus fósiles se encuentran en rocas desde los períodos Ordovícico al Pérmico. Tuvieron muchas semejanzas con los cangrejos cacerola marinos (Figura 19-2) y también con los escorpiones, su contrapartida terrestre. La cabeza tenía seis segmentos fusionados, ojos simples y compuestos, y seis pares de apéndices. El abdomen poseía 12 segmentos y un telson en forma de pincho.

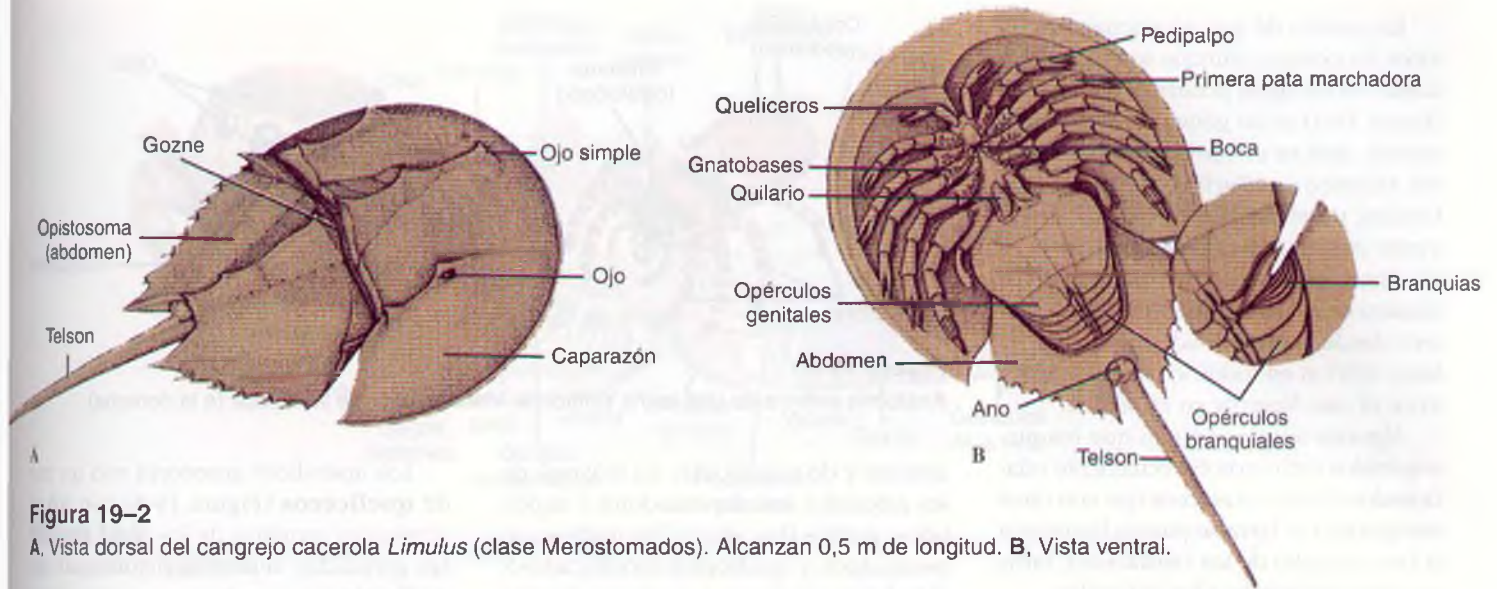


Figura 19-2

A, Vista dorsal del cangrejo cacerola *Limulus* (clase Merostomados). Alcanzan 0,5 m de longitud. B, Vista ventral.

Existen distintas interpretaciones respecto a sus primitivos hábitat. Algunos creen que los euriptéridos se desarrollaron principalmente en aguas dulces, mientras que otros sostienen que procedían de aguas salobres.

Subclase Xifosúridos: cangrejos cacerola

Los xifosúridos son un antiguo grupo marino que data del Cámbrico. El cangrejo cacerola común *Limulus* (*L. limus*, sesgado) (Figura 19-2) no ha cambiado prácticamente desde el Triásico. Sólo sobreviven hoy tres géneros (con cinco especies): *Limulus*, que vive en aguas someras a lo largo de las costas atlánticas de Norteamérica; *Carcinoscorpius* (*G. karkinos*, cangrejo + *skorpion*, escorpión), a lo largo de la costa sur del Japón, y *Tachypleus* (*G. tachys*, veloz + *pleutes*, marinero), en las Indias orientales y a lo largo de las costas del sur de Asia. Normalmente viven en aguas someras.

Los xifosúridos tienen un **caparazón** (escudo dorsal duro) en forma de herradura, sin segmentar, y un abdomen ancho que tiene un **telson** largo, o pieza caudal. El cefalotórax lleva cinco pares de patas marchadoras y un par de quelíceros, mientras que el abdomen tiene seis pares de apéndices anchos y delgados, fusionados en la línea media (Figura 19-2). Sobre alguno de los apéndices abdominales aparecen **branquias en libro** (branquias planas, como hojas). Sobre el caparazón presentan dos ojos compuestos y dos simples. Los cangrejos cacerola

la nadan mediante sus láminas abdominales y pueden andar con sus patas marchadoras. Se alimentan por la noche de gusanos y pequeños moluscos, que trocean con sus quelíceros.

Durante la época reproductora los cangrejos cacerola van a la costa durante la marea alta para aparearse. Las hembras excavan en la arena donde dejan sus huevos, con uno o más machos de menor tamaño siguiéndolas de cerca para añadir su espermatozoides a los nidos antes de que la hembra cubra los huevos con la arena. Los huevos son calentados por el sol y protegidos de las olas hasta que la joven larva emerge y vuelva al mar durante otra marea alta. Las larvas están segmentadas y a menudo se las denomina «larvas trilobite» por su parecido con los trilobites, con los cuales pueden estar relacionados los xifosúridos.

CLASE PICNOGÓNIDOS: ARAÑAS DE MAR

Aunque algunas arañas de mar solamente tienen unos pocos milímetros de longitud, otras son mucho mayores. Tienen cuerpos delgados, pequeños y generalmente cuatro pares de patas marchadoras finas y largas. Además poseen un carácter único entre los artrópodos: los segmentos se reduplican en algunos grupos, con lo que tienen cinco o seis pares de patas en lugar de los cuatro pares característicos de los arácnidos. Los machos de muchas especies llevan un par de patas suplementarias (**ovígeros**) (Figura 19-3) sobre los que portan los huevos

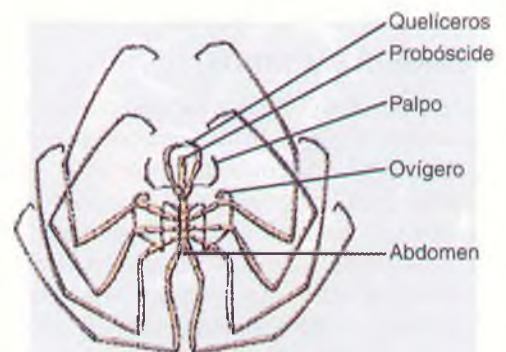


Figura 19-3

Picnogónido, *Nymphon* sp. En este género, los individuos de ambos sexos tienen todos los apéndices anteriores (quelíceros, palpos y ovígeros). En otros géneros, sin embargo, las hembras suelen carecer de ovígeros.

en desarrollo. Los ovígeros suelen faltar en las hembras. Muchas especies también están equipadas con quelíceros y palpos.

La boca se localiza en el extremo de una larga **proboscide** que succiona los jugos de cnidarios y otros animales de cuerpo blando. La mayoría de los picnogónidos tienen cuatro ojos simples. El sistema circulatorio está limitado a un corazón dorsal sencillo, y faltan los sistemas excretor y respiratorio. El cuerpo estrecho y las patas largas proporcionan una amplia superficie, en relación con el volumen, que es evidentemente suficiente para la difusión de gases y desechos. Debido al pequeño tamaño corporal, el aparato digestivo envía ramas dentro de las patas; asimismo, la mayor parte de las gónadas también se encuentra dentro de ellas.

Las arañas de mar se encuentran en todos los océanos, aunque son más abundantes en las aguas polares. *Pycnogonum* (Figura 19-4) es un género común, intermareal, que se encuentra en las costas del Atlántico y el Pacífico de los Estados Unidos; tiene patas gruesas y relativamente cortas. *Nymphon* (Figura 19-3) es el género de pycnogónidos con mayor número de especies (cerca de 200) y aparece desde profundidades submareales hasta 6800 m en todos los mares, excepto en el mar Negro y en el Báltico.

Algunos autores opinan que los pycnogónidos están más estrechamente relacionados con los crustáceos que con otros artrópodos (su larva se parece bastante a la larva nauplio de los crustáceos); otros los sitúan próximos a los arácnidos.

CLASE ARÁCNIDOS

Los arácnidos (*G. arachne*, araña) muestran una mayor diversidad anatómica que los insectos. Además de las arañas, el grupo incluye escorpiones, pseudoscorpiones, escorpiones látigo, garrapatas, ácaros, segadores y otros. Existen muchas diferencias entre ellos por lo que respecta a la forma y a los apéndices. Principalmente son de vida libre, y mucho más frecuentes en las regiones secas y cálidas.

Los tagmas de los arácnidos son cefalotórax y abdomen; generalmente, el cefalotórax lleva un par de quelíceros, un par de pedipalpos y cuatro pares de patas marchadoras (Figura 19-5). Carecen de

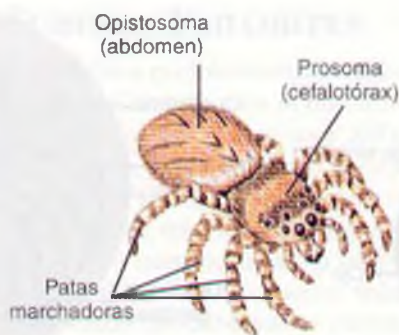
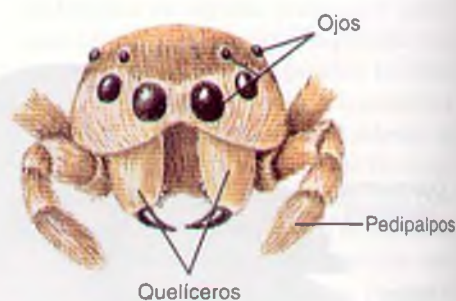


Figura 19-4

Anatomía externa de una araña saltadora. Vista anterior de la cabeza (a la derecha).



antenas y de mandíbulas. La mayoría de los arácnidos son depredadores y tienen uñas, garfios (las uñas y los garfios son pedipalpos y quelíceros modificados), glándulas venenosas o aguijones. Suelen tener piezas bucales succionadoras con las que chupan líquidos de los tejidos blandos de sus presas. Entre sus interesantes adaptaciones están las glándulas de las hileras de las arañas.

Los arácnidos han tenido un gran éxito evolutivo. Hasta el momento se han descrito más de 70 000 especies. Fueron los primeros artrópodos en colonizar hábitat terrestres. Los escorpiones se encuentran entre los fósiles del Silúrico; al final del Paleozoico aparecieron los ácaros y las arañas.

La mayor parte de los arácnidos resultan inofensivos para el hombre, y actualmente se consideran muy beneficiosos por destruir insectos perjudiciales. Unos pocos, como las arañas viuda negra y monje dorado, pueden inferir picaduras dolorosas e incluso peligrosas. El aguijón del escorpión puede resultar muy doloroso. Algunas garrapatas y ácaros son vectores de enfermedades, así como la causa de irritaciones molestas y dolorosas. Ciertos ácaros destruyen un importante número de plantas alimenticias y ornamentales por la succión de sus líquidos. En la exposición que sigue no se incluyen varios órdenes menores.

Orden Arañas: arañas

Este grupo está constituido por unas 35 000 especies distribuidas por todo el mundo. El cuerpo de una araña es compacto, con un cefalotórax (prosoma) y un abdomen (opistosoma) inseguimentados y unidos por un pedicelo delgado.

Los apéndices anteriores son un par de **quelíceros** (Figura 19-5) con **uñas** terminales provistas de los conductos de las glándulas venenosas, y un par de **pedipalpos** con bases masticadoras (Figura 19-5). Además, tienen cuatro pares de **patas marchadoras** terminadas en uñas.

Todas las arañas son depredadoras, se alimentan fundamentalmente de insectos que matan con sus uñas y veneno. Algunas arañas cazan sus presas a la carrera, otras mediante trampas, y muchas las atrapan con una red de seda. Tras ello, la araña trocea su presa con los quelíceros y le inyecta veneno, luego licúa sus tejidos con un fluido digestivo y succiona el caldo resultante hacia el estómago. Las arañas con dientes en las bases de los quelíceros exprimen o mastican la presa, a la vez que ayudan a la digestión con enzimas bucales.

Las arañas respiran por medio de pulmones en libro, tráqueas, o ambos. Los pulmones en libro, que son exclusivos de las arañas, están formados por muchos sacos de aire paralelos que se extienden dentro de una cámara llena de sangre (Figura 19-6). El aire entra en la cámara por una hendidura de la pared del cuerpo. Las tráqueas comprenden un sistema de tubos que llevan directamente aire a los tejidos desde unas aberturas denominadas espiráculos. Las tráqueas son semejantes a las de los insectos (p. 418), pero son mucho menos extensas.

Las arañas y los insectos tienen una peculiar **sistema excretor** formado por los **túbulos de Malpigio** (Figura 19-6), que trabajan conjuntamente con glándulas rectales especializadas. El potasio y otros solutos y materiales de desecho se excretan al interior de los túbulos, que vierten el líquido u «orina» al intestino. Las



Figura 19-4

Pycnogonum, un pycnogónido con patas relativamente cortas. Las hembras de este género no tienen apéndices anteriores, y solamente los machos tienen ovígeros.

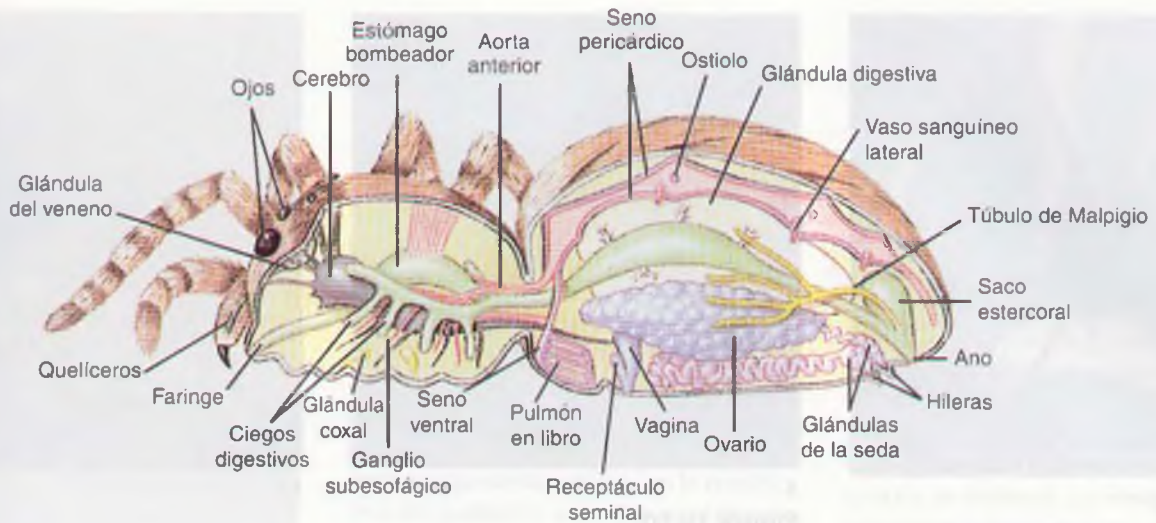


Figura 19-6
Araña, anatomía interna.

glándulas rectales reabsorben casi todo el potasio y el agua, dejando los desechos como el ácido úrico. Gracias a este reciclado de agua y potasio, las especies que viven en medios áridos pueden conservar los líquidos del cuerpo, produciendo una mezcla casi seca de orina y heces. Muchas arañas tienen también **glándulas coxales**, que son nefridios modificados que se abren en las coxas o bases del primer y tercer par de patas marchadoras.

Las arañas tienen por lo general ocho **ojos simples**, cada uno con una lente, bastones ópticos y retina (Figura 19-6). Principalmente los utilizan para percibir objetos en movimiento, pero algunas arañas, como las cazadoras y saltadoras, pueden formar imágenes. Como la visión de las arañas es normalmente pobre, el conocimiento de su entorno depende en gran medida de sus **sedas sensoriales**, semejantes a pelos. Todas las sedas de su superficie, prescindiendo de si están o no conectadas a células receptoras, se utilizan para comunicar alguna información acerca de lo que le rodea, como por ejemplo, corrientes de aire o tensiones cambiantes en sus telas; al sentir las vibraciones de las telas, las arañas pueden estimar el tamaño y actividad de las presas atrapadas, o percibir el mensaje emitido por un posible compañero.

Hábitos de las arañas tejedoras. La capacidad de tejer seda es un factor importante en la vida de las arañas, así como de otros arácnidos. Dos o tres pares de hileras contienen cientos de tubos microscó-

picos que desembocan en las **glándulas sericígenas** abdominales (Figura 19-6). El hilo de seda es una secreción escleroproteica que se solidifica al salir de las hileras. Los hilos de seda de las arañas son más fuertes que los hilos de acero del mismo diámetro, y se sabe que, en cuanto a resistencia a la tracción, sólo son superadas por las fibras de cuarzo fundidas. El hilo, antes de romperse, puede estirarse hasta un quinto de su longitud.

La mayor parte de la gente considera que la función normal de la tela de araña es atrapar insectos. El tipo de tela varía con la especie. Algunas son sencillas, y consisten simplemente en una pocas hebras de seda que irradian desde la galería o escondrijo de la araña. Otras elaboran las maravillosas y geométricas telas típicas. Sin embargo el hilo de seda es utilizado por las arañas para otros usos: tapizar sus nidos, formar bolsas de esperma o sacos de huevos, construir hilos de arrastre, tender hilos-puente, filamentos de aviso, hilos de muda, discos de sujeción o bolsas para las crías, o para cubrir de forma segura a sus presas (Figura 19-7). No todas las especies tejen telas para cazar. Algunas, como las arañas lobo (Figura 19-5), las arañas saltadoras y las pescadoras (Figura 19-8), sencillamente cazan y sujetan a sus presas.

Reproducción. Antes del apareamiento, el macho teje una pequeña tela en la que deja una gota de esperma; luego lo coge y lo deposita en las cavidades especiales de sus pedipalpos. En el apa-



Figura 19-7
Saltamontes atrapado, e impotente, en la red de una araña de jardín (*Argiope aurantia*); está recubierto por la seda mientras aún está con vida. Si la araña no tiene hambre, puede reservar la presa para comérsela más adelante.

reamiento introduce los pedipalpos dentro de la abertura genital de la hembra, que almacena el esperma en sus receptáculos seminales. Antes de ello, suele haber un ritual de cortejo. La hembra deja sus huevos en una red de seda, que ella misma puede transportar o dejar fijada a una tela o planta. Un capullo puede contener cientos de huevos que eclosionan aproximadamente después de dos semanas. Por lo general el joven permanece en el saco de los huevos durante unas pocas semanas, y muda una vez antes de abandonarlo. Antes de alcanzar el estado adulto se suceden varias mudas.



Figura 19-8

Araña pescadora, *Dolomedes triton*, comiendo un pez de agua dulce. Esta araña se alimenta principalmente de insectos acuáticos y terrestres, pero ocasionalmente captura pequeños peces y renacuajos. Saca del agua a su víctima paralizada, vierte las enzimas digestivas y luego succiona los contenidos predigeridos.



Figura 19-9

Tarántula, *Rhechostica hentzi*.

¿Son realmente peligrosas las arañas?

Resulta asombroso que seres tan pequeños y desvalidos como las arañas hayan generado tanto recelo irracional en los seres humanos. Las arañas son animales tímidos que, más que enemigos para el hombre, son sus aliados en la continua lucha contra los insectos. El veneno producido para matar a sus presas suele ser inocuo para el hombre. Incluso las arañas más venenosas pican tan sólo cuando se ven amenazadas, cuando defienden sus huevos o sus crías. La tarántula americana (Figura 19-9), pese a su gran tamaño, no resulta peligrosa; rara vez pica y su picadura no se considera grave.



A

Figura 19-10

A, Araña viuda negra, *Latrodectus mactans*, suspendida de su tela. Advértase el «reloj de arena» en la cara ventral de su abdomen. B, Araña monje dorado, *Loxocles reclusa*, una pequeña araña venenosa. Advértase la marca en forma de pequeño violín en su cefalotórax. El veneno es hemolítico y peligroso.



B

Hay, no obstante, dos géneros en los Estados Unidos que pueden ocasionar picaduras peligrosas e incluso mortales: *Latrodectus* (*L. latro*, ladrón + *dektes*, mordedor), y *Loxocles* (*G. loxos*, curvado + *skelos*, pata). Las especies más importantes son *Latrodectus mactans*, la **viuda negra**, y *Loxocles reclusa*, el **monje dorado**. La viuda negra es de pequeño tamaño y color negro brillante, con un «reloj de arena» rojo o naranja brillante en la cara ventral del abdomen (Figura 19-10A). El veneno es neurotóxico, actúa sobre el sistema nervioso. Aproximadamente cuatro o cinco de cada mil picaduras registradas han sido mortales.

El monje dorado tiene un color pardo y lleva una marca en forma de violín sobre el dorso. Su veneno es hemolítico más que neurotóxico, produce la muerte de los tejidos que rodean a la picadura; ésta puede ser grave y ocasionalmente mortal.

Hay arañas en otras partes del mundo que pueden ser peligrosas, como por ejemplo, la araña tela de embudo *Atrax robustus* de Australia. Las más peligrosas de todas son ciertas arañas de América del Sur, como *Phoneutria fera*. En contraste con la mayoría de las arañas, éstas son bastante agresivas.

Orden Escorpiones

Aunque los escorpiones son más comunes en las regiones tropicales y subtropicales, algunos también aparecen en las

zonas templadas. Generalmente son animales huidizos; se ocultan durante el día en galerías o bajo objetos, y por la noche se alimentan de insectos y arañas que trocean con los pedipalpos y desgarran con sus quelíceros.

Los escorpiones que viven en la arena, aparentemente localizan a sus presas al sentir las ondas superficiales que generan los movimientos de los insectos sobre la arena o bajo ella. Estas ondas son captadas por hendiduras sensoriales compuestas situadas en los segmentos basitarsales de las patas. El escorpión puede localizar una cucaracha excavadora a 50 cm de distancia y alcanzarla rápidamente en tres o cuatro movimientos rápidos de orientación.

Los tagmas del escorpión son: un corto **cefalotórax**, que lleva los apéndices, un par de ojos medios y de dos a cinco pares de ojos laterales; un **preabdomen** formado por siete segmentos y un **postabdomen**, o cola, constituido por cinco segmentos y terminado en un aparato punzante (Figura 19-11A). Los quelíceros son pequeños y triarticulados; los pedipalpos son grandes, quelados (como pinzas) y de seis artejos; y los cuatro pares de patas marchadoras tienen cada una ocho artejos.

Sobre el lado ventral del abdomen están los curiosos **peines**, órganos sensoriales utilizados para explorar el terreno y para el reconocimiento del sexo. El aguijón del último segmento tiene una



Figura 19-11

A. Escorpión (orden Escorpiones) con jóvenes que permanecen con su madre hasta la primera muda. B, Segadores, *Mitopus* sp. (orden Opiliones). Los segadores se desplazan rápidamente con sus patas semejantes a zancos. Son especialmente abundantes durante la estación de siega, de ahí su nombre.

basa bulbosa y una púa curvada que inyecta el veneno. El veneno de la mayoría de las especies no resulta perjudicial para el hombre, pero puede producirle una inflamación dolorosa. No obstante, la picadura de ciertas especies de *Androctonus* en África y de *Centruroides* (G. kenteo, pinchar + oura, cola + oides, forma) en México, pueden ser mortales a no ser que se administre un antiveneno.

Los escorpiones ejecutan una danza de apareamiento compleja. El macho sujeta las quelas de la hembra, retrocediendo y avanzando; abre la parte genital de la hembra con sus patas anteriores y pica sus pedipalpos. Finalmente deposita un espermatóforo y pone a la hembra encima hasta que la masa espermática se introduce en el orificio genital femenino. Los escorpiones son tanto ovovivíparos como vivíparos; es decir, la hembra incubaba a sus crías dentro del tracto reproductor. Después de algunos meses o un año de desarrollo, se producen, según las

especies, de 6 a 90 jóvenes. Estos, que sólo tienen unos pocos milímetros de largo, trepan sobre el dorso de la madre donde permanecen hasta pasar la primera muda (Figura 19-11). Aproximadamente maduran al cabo de un año.

Orden Opiliones: segadores

Los segadores, a menudo conocidos como «papaíto piernas largas», son frecuentes en los Estados Unidos y otras partes del mundo (Figura 19-11B). Estas curiosas criaturas se distinguen fácilmente de las arañas porque su abdomen y cefalotórax están ampliamente unidos, sin la constricción del pedicelo, y porque su abdomen muestra segmentación externa. Tienen cuatro pares de patas, por lo general largas y delgadas, y pueden perder una o más si son capturados por un depredador (o por el hombre). Los extremos de sus quelíceros tienen forma de pinza. Se alimentan como carroñeros más que como las arañas.

Orden Ácaros: ácaros y garrapatas

Los miembros de este orden son, sin duda, los más importantes de los arácnidos, tanto desde el punto de vista médico como económico. Superan, con mucho, a otros órdenes en número de individuos y especies. Aunque hay descritas unas 30 000 especies, algunos autores estiman que existen de 500 000 a un millón sin describir. En una pequeña porción de mantillo de hojas de un bosque se pueden encontrar cientos de individuos de algunas especies de ácaros. Aparecen en todo el mundo, tanto en hábitat terrestres como acuáticos, extendiéndose por regiones inhóspitas como los desiertos, áreas polares y fuentes termales. Muchos ácaros son parásitos durante uno o más estados de su ciclo vital.

La mayor parte de los ácaros tienen 1 mm o menos de longitud. Las garrapatas, que constituyen un suborden de los ácaros, tienen tamaños que oscilan entre unos pocos milímetros hasta, ocasionalmente, unos 3 cm. Una garrapata puede hincharse enormemente después de alimentarse de la sangre de su hospedador.

Los ácaros se diferencian de todos los demás arácnidos por tener completamente fusionados el cefalotórax y el abdomen, sin ningún signo de división externa o segmentación (Figura 19-12).

Llevar sus piezas bucales sobre un pequeño saliente anterior, el **capítulo**, formado principalmente por apéndices que están al servicio de la alimentación y que rodean a la boca. A cada lado de ésta hay un quelíceros que sirve para desgarrar, triturar o morder el alimento. La forma de los quelíceros varía ampliamente en las distintas familias. Al lado de los quelíceros hay un par de pedipalpos articulados, cuya forma y función también varían mucho según el tipo de alimentación. Ventralmente, las bases de los pedipalpos se fusionan para formar un **hipostoma**, mientras que dorsalmente, sobre la boca, se extiende un **rostró** o **tectum**. Los ácaros y las garrapatas adultas tienen normalmente cuatro pares de patas, aunque algunas formas especializadas pueden presentar de uno a tres pares.

La mayoría de los ácaros transfieren el esperma directamente, pero algunas espe-



Figura 19-12

A, Garrapata de los bosques, *Dermatocentor variabilis* (orden Ácaros). Las larvas, ninfas y adultos son todos parásitos; sin embargo, abandonan a sus hospedadores cuando mudan al siguiente estado. B, Ácaro rojo aterciopelado *Trombidium* sp. Como en el ácaro *Trombicula*, solamente las larvas de *Trombidium* son parásitas. Las ninfas y adultos son de vida libre y se alimentan de huevos y de pequeños invertebrados.

**Figura 19-13**

Microfotografía al microscopio de barrido del ácaro doméstico *Dermatophagoides farinae*.

cies lo hacen de forma directa mediante un espermatóforo. Del huevo sale una larva con tres pares de patas, que antes de alcanzar el estado adulto, pasa por uno o más estados ninfales con ocho patas.

Muchas especies de ácaros son de vida completamente libre. *Dermatophagoides farinae* (G. *dermatos*, piel + *phago*, comer + *eidos*, parecido) (Figura 19-13) y especies relacionadas, se encuentran en el polvo de las casas en todo el mundo, a menudo produciendo alergias y dermatosis.

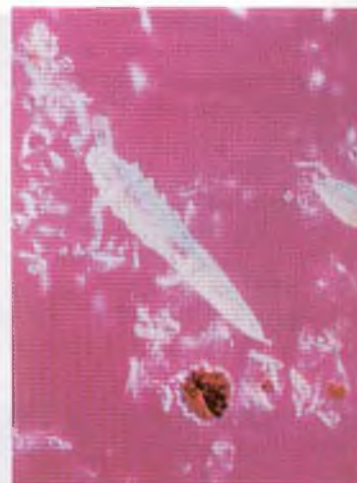
Algunos ácaros son marinos, pero la mayoría de las especies acuáticas se encuentran en aguas dulces; en sus patas tienen largas sedas semejantes a pelos que les sirven para nadar. Sus larvas pueden parasitar invertebrados acuáticos. Los ácaros pueden ser ecológicamente importantes por su abundancia, pero muchos de ellos lo son porque influyen directamente sobre nuestros alimentos y nuestra salud. Los ácaros araña (familia Tetranychidae) constituyen graves plagas agrícolas de árboles frutales, algodón, trébol y otras muchas plantas. Succionan los contenidos de sus células y esto produce un moteado en las hojas (Fig. 19-14), sobre las que construyen una tela protectora producida por las glándulas de la seda localizadas en la base de los quelíceros. A las larvas del género *Trombicula* se las denomina garrapatillas; se alimentan de tejidos dérmicos de los vertebrados terrestres, incluida la especie humana, y pueden producir una dermatitis irritante. Algunas especies de garrapatillas transmiten una enfermedad conocida como tifus exantemático asiático. El ácaro de los folículos pilosos, *Demodex* (Figura 19-15) no es, aparentemente, patógeno para el hombre; suele infestar a la

mayoría de las personas y pasar inadvertido. Otras especies de *Demodex*, y otros géneros de ácaros, son los causantes de la sarna en los animales domésticos. El ácaro de la sarna humana, *Sarcoptes scabiei* (Figura 19-16) provoca una intensa picazón cuando excava bajo la piel.

La inflamación y la picazón intensa que siguen a la picadura de la garrapatilla, no resultan de la perforación de la piel como generalmente se cree. Más bien, lo que hace la garrapatilla al morder la piel con sus quelíceros es inyectar una secreción salival que contiene poderosas enzimas que licúan las células de la piel. Ésta, como defensa, responde formando un tubo endurecido que la larva utiliza como si fuera una pajita a través de la cual sorbe los líquidos y células de su hospedador. Normalmente, al rascarse, se elimina la garrapatilla pero queda el tubo, que es una fuente de irritación durante algunos días.

**Figura 19-14**

Daño causado por los ácaros de la familia Tetranychidae (orden Ácaros) a la palma *Chamaedorea* sp. Más de 130 especies de esta familia se encuentran en Norteamérica, y un cierto número de ellas constituyen graves plagas en la agricultura. Los ácaros perforan las células de la planta y succionan su contenido; el resultado de ello es el aspecto moteado que se muestra aquí.

**Figura 19-15**

Demodex folliculorum, el ácaro de los folículos humanos.

**Figura 19-16**

Sarcoptes scabiei, el ácaro de la sarna.

**Figura 19-17**

Boophilus annulatus, una garrapata que transmite la fiebre del ganado de Texas.

Además de las enfermedades que pueden producir, las garrapatas están entre los principales vectores de enfermedades del mundo, relegadas a un segundo lugar solamente por los mosquitos. Por tanto, más que ningún otro artrópodo, una gran variedad de agentes infecciosos, como protozoos, rickettsias, virus, bacterias y hongos. Las especies de *Ixodes* transmiten la infección más común producida por artrópodos en los Estados Unidos, la enfermedad de Lyme (ver recuadro). Especies de *Dermacentor* (Figura 19-12A) y otras garrapatas transmiten la fiebre maculosa de las Montañas Rocosas, una enfermedad poco conocida, porque la mayoría de los casos ocurren en el este de los Estados Unidos. *Dermacentor* también transmite la tularemia y los agentes de algunas otras enfermedades. La fiebre del ganado de Texas, también conocida como la fiebre del agua roja, es causada por un protozoo parásito de la garrapata del ganado ovino, *Boophilus annulatus* (Figura 19-17). Se podrían citar otros muchos ejemplos.

En 1970 tuvo lugar en la ciudad de Lyme, Connecticut, una epidemia de artritis. Conocida posteriormente como la enfermedad de Lyme, está causada por una bacteria y transmitida por garrapatas del género *Ixodes*. Hasta el momento se conocen miles de casos al año en Europa y Norteamérica, y se tienen datos de otros casos en Japón, Australia y Sudáfrica. Muchas de las personas mordidas por las garrapatas infectadas se recuperan espontáneamente o no adquieren la enfermedad. Pero otras, si no son tratadas desde el principio, desarrollan una enfermedad crónica e incapacitante.

FILOGENIA Y RADIACIÓN ADAPTATIVA

FILOGENIA

Las características compartidas por anélidos y artrópodos constituyen un fuerte apoyo para la hipótesis de que ambos filos se han originado de una línea de protóstomos segmentados celomados; en el pasado divergieron para formar una línea protoanelidiana con parapodios laterales, y una o más líneas de protoartrópodos con parapodios en una posición más ventral. Algunos autores sos-

tienen que el grupo Artrópodos es polifilético y que algunos, o todos, los subfilos actuales derivan de diferentes antecesores anelidianos que sufrieron la «artropodización». La adquisición crucial estriba en el endurecimiento de la cutícula para formar el exoesqueleto artrópodiano, y la mayoría de las características que diferencian a los artrópodos de los anélidos (p. 375) resultan del endurecimiento del exoesqueleto (Prólogo de este capítulo). Por ejemplo, la función vital de los compartimentos celomáticos como esqueleto hidrostático se perdió; como consecuencia de ello los septos intersegmentarios y el sistema circulatorio cerrado se hicieron innecesarios. Por supuesto, se requirieron apéndices articulados al tener una superficie externa dura, y los músculos de la pared del cuerpo de los anélidos se transformaron e insertaron sobre la considerable superficie cuticular interna, para el movimiento eficaz de las diferentes partes del cuerpo. En comparación con los anélidos se produjo una notable disminución de las superficies permeables para la respiración y excreción. Así, los artrópodos *podrían* haber evolucionado más de una vez. No obstante, otros zoólogos argumentan con energía que las semejanzas derivadas de los subfilos de artrópodos apoyan consistentemente el monofilismo del grupo. Los filos Onicóforos y Tardígrados (Capítulo 22) pueden ser taxones hermanos de los artrópodos. En el capítulo 22 (p. 444) se muestra un cladograma en el que se representan las posibles interrelaciones.

Algunas evidencias basadas en secuencias del RNA ribosómico apoyan el monofilismo de los artrópodos y la inclusión de los onicóforos en este filo.* Estos datos también sugieren que los miriápodos (milpiés y ciempiés) son grupos hermanos de todos los demás artrópodos y que los crustáceos e insectos forman un grupo monofilético. Si estas conclusiones son apoyadas por nuevas investigaciones, nuestro concepto de la filogenia y clasificación de los artrópodos sería objeto de una importante revisión.

Dentro de los quelicerados también existen controversias, especialmente en sus relaciones con los picnogónidos (Figura

19-18). Algunos autores consideran a estos últimos como un grupo hermano de los quelicerados, y los sitúan en un gran grupo denominado Queliceriformes.

RADIACIÓN ADAPTATIVA

Los anélidos muestran una tagmatización limitada y apéndices poco diferenciados. No obstante, en los artrópodos la tendencia adaptativa ha sido hacia la tagmatización del cuerpo por diferenciación o fusión de metámeros en los grupos más evolucionados, dando lugar a tagmas como cabeza y tronco; cabeza, tórax y abdomen; o cefalotórax (cabeza y tórax fusionados) y abdomen. Los artrópodos con caracteres primitivos tienden a tener un par de apéndices similares en cada metámero. Las formas más evolucionadas tienen apéndices especializados para funciones específicas, o bien algunos segmentos pueden carecer por completo de apéndices.

Gran parte de la increíble diversidad de los artrópodos parece que se ha desarrollado por la modificación y especialización de su exoesqueleto cuticular, y por sus apéndices articulados; como resultado de ello se ha producido una amplia variedad de adaptaciones locomotoras y alimentarias.

En un campo de Sussex que estuvo sin cultivar durante algunos años, W. S. Bristowe (1971) estimó, que en determinadas estaciones del año, se alcanzó una población de 2 millones de arañas por acre. Este autor llegó a la conclusión de que esto no habría ocurrido si no es por las muchas adaptaciones especializadas que las arañas desarrollaron, entre ellas: adaptaciones al frío y al calor, a la humedad y a la sequía, y a la luz y la oscuridad.

Algunas arañas capturan grandes insectos, otras sólo pequeños: las constructoras de telas atrapan principalmente insectos voladores, mientras que las cazadoras persiguen a aquellos que viven en el suelo. Algunas ponen sus huevos en primavera, otras al final del verano. Algunas comen durante el día, otras por la noche y varias han desarrollado sabores que resultan desagradables a las aves o a ciertos insectos depredadores. Lo mismo que ha ocurrido con las arañas, ha sucedido con otros grupos de artrópodos; sus adaptaciones son muchas y diversas y han contribuido, en no pocas direcciones, a su éxito.

* Ballard, J. W. O., et al. 1992. Science 258: 1345-1348.

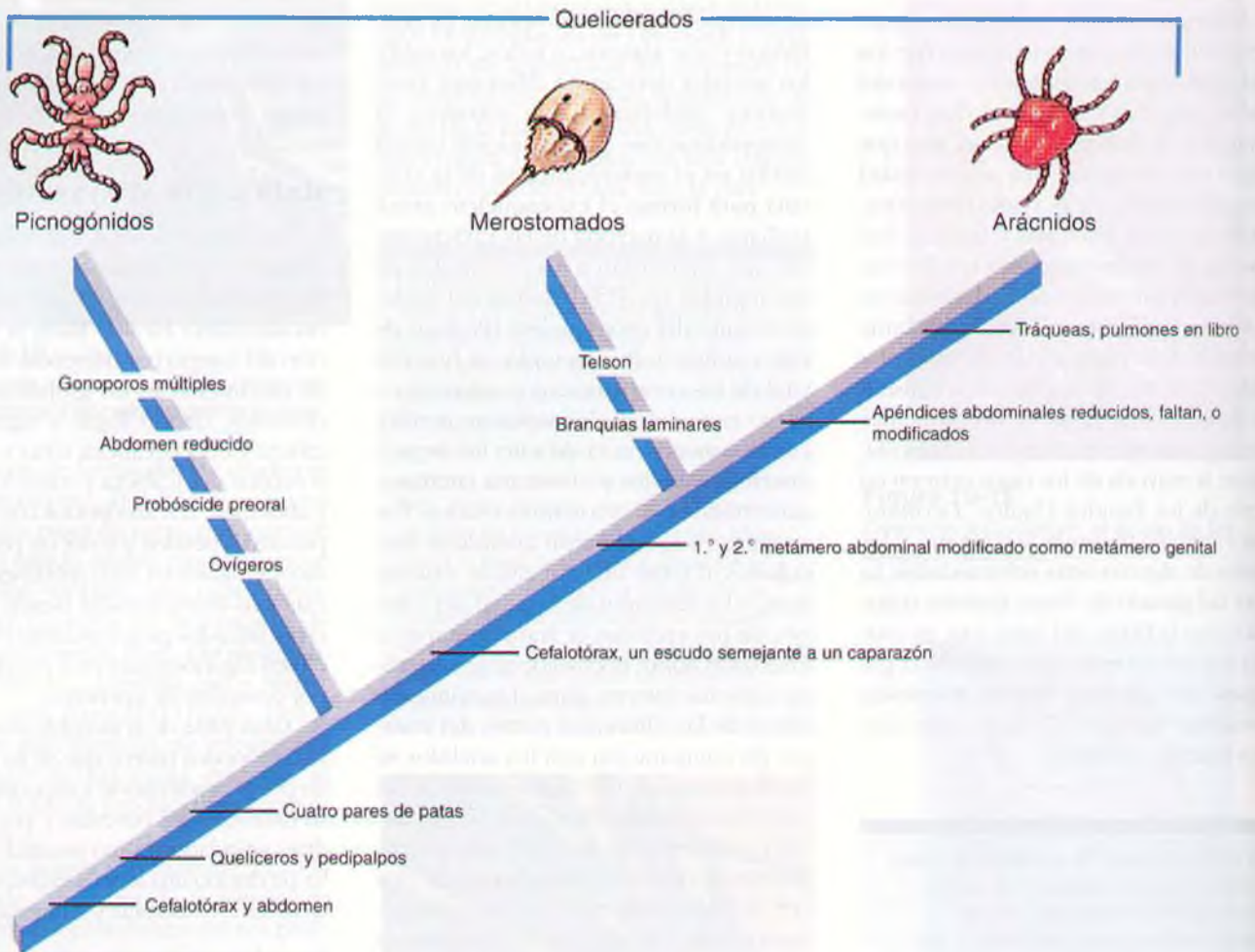


Figura 19-18

Cladograma de los quelicerados en el que se muestra una propuesta de interrelación antecesor-descendiente en la rama de los quelicerados. Los caracteres derivados compartidos que se utilizan para construir el cladograma se exponen junto a las líneas de las ramas (basado en Brusca and Brusca, 1990). Algunos autores separan a los Picnogónidos de los Quelicerados, considerándolos como un grupo hermano de éstos y reuniéndolos en un gran grupo, los Queliceriformes.

Fuente: Modificado de R. C. Brusca and G. J. Brusca, *Invertebrates*, Sinauer Associates, Inc., Sunderland, MA, 1990.

CLASIFICACIÓN DE LOS ARTRÓPODOS

Subfilo Trilobites (G. *tri*, tres + *lobos*, lóbulos): **trilobites**. Todas formas extintas; del Cámbrico al Carbonífero; cuerpo dividido por dos surcos longitudinales en tres lóbulos; cabeza, tórax y abdomen diferenciados; apéndices birrámeos (con dos ramas).

Subfilo Quelicerados (G. *chele*, uña + *keras*, cuerno + *ata*, subfijo del grupo): **euriptéridos, cangrejos cacerola, arañas, garrapatas**. Primer par de apéndices modificados en quelíceros; un par de pedipalpos y cuatro pares de patas; sin antenas, sin mandíbulas; cefalotórax y abdomen normalmente sin segmentar.

Clase Merostomados (G. *meros*, parte + *stoma*, boca + *ata*, subfijo del grupo): **quelicerados acuáticos**. Cefalotórax y abdomen; ojos compuestos laterales; apéndices con branquias; telson puntiagudo; subclases: Euriptéridos (todos extintos) y Xifosúridos, los cangrejos cacerola. Ejemplo: *Limulus*.

Clase Picnogónidos (G. *pyknos*, compacto + *gony*, rodilla ángulo): **arañas de mar**. Pequeños (3 a 4 mm), aunque algunos alcanzan 500 mm; el cuerpo es fundamentalmente un cefalotórax; abdomen fino; generalmente cuatro pares de patas marchadoras largas (algunos con cinco y seis pares); boca sobre una probóscide larga; cuatro ojos simples; sin sistemas excretor ni respiratorio. Ejemplo: *Pycnogonum*.

Clase Arácnidos (G. *archne*, araña): **escorpiones, arañas, garrapatas, ácaros, segadores**. Cuatro pares de patas; abdomen segmentado o sin segmentar, con o sin apéndices y generalmente diferenciado del cefalotórax; respiración por branquias, tráqueas o pulmones en libro; excreción por túbulos de Malpigio o por glándulas coxales; cerebro dorsal bilobulado conectado con la masa ganglionar ventral por nervios; ojos simples; principalmente ovíparos; sin verdadera metamorfosis. Ejemplos: *Argiope*, *Centruroides*.

(Continúa)

CLASIFICACIÓN DE LOS ARTRÓPODOS (Continuación)

Subfilo Crustáceos (L. *crusta*, concha + *ace*, subfijo del grupo): **crustáceos**. Principalmente acuáticos, con branquias; cefalotórax por lo general con caparazón dorsal; apéndices birrámeos modificados para distintas funciones. Los apéndices cefálicos comprenden dos pares de antenas, un par de mandíbulas y dos pares de maxilas. El desarrollo primitivamente con estado nauplio (ver clasificación de crustáceos en p. 404).

Subfilo Unirrámeos (L. *unus*, uno + *ramus*, rama): **insectos y miriápodos**. Todos los apéndices unirrámeos; los apéndices de la cabeza comprenden un par de antenas, un par de mandíbulas y uno o dos pares de maxilas.

Clase Diplópodos (G. *diploos*, doble + *pous*, *podo*, pie): **milpiés**. Cuerpo subcilíndrico; cabeza con antenas cortas y ojos simples; cuerpo con un número de metámeros variable; patas cortas, generalmente dos pares por segmento; ovíparos. Ejemplos: *Julus*, *Spirobohus*.

Clase Quilópodos (G. *cheilos*, labio + *pous*, *podos*, pie): **centauros**. Cuerpo aplanado dorsoventralmente; número de metámeros variable, cada uno con un par de patas; un par de antenas largas; ovíparos. Ejemplos: *Cermatia*, *Lithobius*, *Geophilus*.

Clase Paurópodos (G. *pauros*, pequeño + *pous*, *podos*, pie): **paurópodos**. Diminutos (1 a 1,5 mm); cuerpo cilíndrico formado por segmentos dobles que llevan 9 ó 10 pares de patas; sin ojos. Ejemplo: *Pauropus*.

Clase Sínfilos (G. *syn*, juntos + *phylon*, tribu): **ciempiés de jardín**. Delgados (1 a 8 mm) con largas antenas filiformes; cuerpo formado por 15 a 22 segmentos con 10 a 12 pares de patas; sin ojos. Ejemplo: *Scutigera*.

Clase Insectos (L. *insectus*, cortado por dentro): **insectos**. Cuerpo con cabeza, tórax y abdomen diferenciados; un par de antenas; piezas bucales para distintas formas de alimentación; cabeza con seis metámeros fusionados; tórax con tres metámeros; abdomen con un número variable de metámeros, generalmente 11; tórax con dos pares de alas (a veces sólo un par) y tres pares de patas articuladas; generalmente ovíparos; metamorfosis gradual o brusca. (En pp. 429 a 430 se da una breve descripción de los órdenes de insectos).

Resumen

Los Artrópodos constituyen el filo mayor, más abundante y diverso en el mundo. Son animales metaméricos, celomados protostomos, con sistemas de órganos bien desarrollados. La mayoría muestra una marcada tagmatización. Presentan una gran diversidad y aparecen en todos los ambientes donde es posible la vida. Quizás más que ningún otro factor, el éxito de los artrópodos se explica por su exoesqueleto cuticular, que ha hecho posible las distintas adaptaciones. Otros elementos importantes son los apéndices articulados, la respiración traqueal, los órganos sensoriales eficaces, el comportamiento complejo y la metamorfosis.

Los Trilobites son actualmente un subfilo extinto que dominó en el Paleozoico. Los miembros del subfilo Quelicerados no tienen antenas, y sus principales apéndices para la alimentación son los queliceros. Además, tie-

nen pedipalpos (que pueden parecerse a patas marchadoras) y cuatro pares de patas marchadoras. La clase Merostomados incluye a los extintos euriptéridos y al antiguo grupo, aunque todavía existente, de los cangrejos cacerola. La clase Picnogónidos contiene las arañas de mar, animales extraños y de pequeño tamaño que presentan una larga proboscidea succionadora y un abdomen vestigial. La gran mayoría de los quelicerados vivientes pertenecen a la clase Arácnidos: arañas (orden Arañas), escorpiones (orden Escorpiones), segadores (orden Opiliones), garrapatas y ácaros (orden Ácaros) entre otros.

Los tagmas de las arañas (cefalotórax y abdomen) no presentan segmentación externa y están unidos por un pedicelo, una especie de cintura. Las arañas son depredadoras, sus queliceros están provistos de glándulas de

veneno para paralizar o matar a sus presas. Respiran por pulmones en libro, tráqueas, o ambos. Las arañas pueden tejer hilos de seda que utilizan para distintos fines, entre ellos fabricar telas para atrapar presas.

Los caracteres distintivos de los escorpiones son sus grandes pedipalpos y su abdomen claramente segmentado y provisto de un aparato terminal punzante. Los segadores tienen cuerpos ovoides, pequeños, con patas muy largas y delgadas. Su abdomen está ampliamente unido al cefalotórax.

El cefalotórax y el abdomen de garrapatas y ácaros están completamente fusionados, y las piezas bucales están situadas en un capitulo en la región anterior. Son los más numerosos de los arácnidos, y algunos son importantes transmisores de enfermedades y otros de graves plagas de plantas.

Cuestionario

1. ¿Qué características importantes distinguen a los artrópodos?
2. Nombre los subfilos de artrópodos, y ponga ejemplos de cada uno de ellos.
3. ¿En qué se diferencian los artrópodos de los anélidos y en qué se parecen?
4. Explique brevemente la contribución de la cutícula al éxito de los artrópodos, y cite algunos factores que han contribuido a su éxito.
5. ¿Qué es un trilobites?
6. ¿Cuáles son los apéndices característicos de los quelicerados?
7. Describa brevemente el aspecto de los euriptéridos, cangrejos cacerola y picnogónidos.
8. ¿Cuáles son los tagmas de los arácnidos y qué tagma lleva los apéndices?
9. Describa los siguientes mecanismos en arañas: alimentación, excreción, recepción sensorial, hilado de telas y reproducción.
10. ¿Cuáles son las arañas más importantes y peligrosas para el hombre en los Estados Unidos?
11. Señale las diferencias entre los siguientes órdenes: Arañas, Escorpiones, Opiliones y Ácaros.
12. Explique de qué forma pueden afectar los ácaros al hombre.
13. Algunos biólogos sugieren que el grupo Artrópodos es polifilético. Explique por qué podría ser esto posible a pesar de las características compartidas por todos los artrópodos.

Bibliografía

Véase también la Bibliografía general de la Parte III, p. 631.

- Foelix, R. F. 1982. Biology of spiders. Cambridge, Massachusetts, Harvard University Press. *Un libro atractivo y fácil de comprender con amplias referencias; interesa tanto a los aficionados como a los profesionales.*
- Hadley, N. F. 1986. The arthropod cuticle. *Sci. Am.* **255**: 104-112 (July). *Estudios modernos sobre la estructura y química de la cutícula de los artrópodos, que ayudan a explicar sus notables propiedades.*
- Jackson, R. R. 1985. A web-building jumping spider. *Sci. Am.* **253**: 102-115 (Sept.). *Esta insólita araña saltadora se alimenta principalmente de otras arañas, en lugar de insectos. A menudo fija su tela a la de otra especie, cuya tela invade, y ataca a la araña que la construyó.*
- Jaeson, T. G. T. 1991. The epidemiology of Lyme borreliosis. *Parasitology Today* **7**: 39-45. *Excelente resumen de los aspectos clínicos y ecológicos de la enfermedad de Lyme.*
- Kaston, B. J. 1978. How to know the spiders, ed. 3. Dubuque, Iowa, William C. Brown Publishers. *Manual de identificación con encuadernación espiral.*
- Lane, R. P., and R. W. Crosskey (eds.). 1993. Medical insects and arachnids. London, Chapman and Hall. *Este es el mejor libro actualmente disponible sobre entomología médica.*
- McDaniel, B. 1979. How to know the ticks and mites. Dubuque, Iowa, William C. Brown Publishers. *Claves útiles, bien ilustradas, para géneros y categorías superiores de garrapatas y ácaros de los Estados Unidos.*
- Polis, G. A. (ed.). 1990. The biology of scorpions. Stanford, California, Stanford University Press. *El editor reúne, en un interesante resumen, todo aquello que se conoce sobre los escorpiones.*
- Shear, W.A. 1994. Untangling the evolution of the web. *Amer. Sci.* **82**: 256-266. *No existen telas de araña fósiles. La evolución de la tela puede estudiarse comparando las modernas telas entre sí y realizando estudios correlativos sobre la anatomía de las arañas.*
- Vollrath, F. 1992. Spider webs and silks. *Sci. Am.* **266**: 70-76 (Mar.). *El diseño de la tela de araña y la seda se puede someter a la misma fuerza que los materiales utilizados en ingeniería, podemos aprender enseñanzas útiles de las arañas.*

20

Los mandibulados acuáticos

Filo Artrópodos
Subfilo Crustáceos



Insectos de mar

El subfilo Crustáceos (*L. crusta*, caparazón) debe su nombre al duro caparazón que tiene la mayoría de los miembros del grupo. Se han descrito unas 30 000 especies. Las más familiares para la gente son las comestibles, como por ejemplo las langostas, los cangrejos de río, los camarones y los cangrejos de mar. Además de estos «rudos» crustáceos, hay un asombroso conjunto de formas menos familiares como son los copépodos, los ostrácodos, las pulgas de agua, los piojos de mar, los camarones renacuajo y el «krill». Todos ellos desempeñan una amplia variedad de papeles ecológicos y muestran una enorme variación de características morfológicas, lo que hace singularmente difícil componer una definición satisfactoria del grupo.

Este es el período de los artrópodos, a pesar de nuestra atadura antropocéntrica a la tradición de denominarlo el

período de los mamíferos. Los insectos y los crustáceos juntos componen el 80% de las especies animales. Mientras que los insectos ocupan el hábitat terrestre (al menos un millón de especies conocidas y un cómputo de miles de millones de individuos), los crustáceos abundan en océanos, lagos y ríos. Algunos caminan o se arrastran por el fondo, otros excavan, y algunos (como los balanos) son sésiles. Unos nadan al derecho (patas abajo) y otros lo hacen al revés, y muchos son delicadas formas microscópicas que forman parte del plancton de los océanos o de los lagos. Es probable que los *animales más abundantes del mundo* sean los copépodos del género *Calanus*. En reconocimiento a su dominio en los hábitat marinos, es comprensible que se les haya denominado «insectos de mar». ■

Los artrópodos que poseen mandíbulas (apéndices semejantes a nuestras mandíbulas) se conocen como mandibulados y tradicionalmente se les ha agrupado en el subfilo Mandibulados. Como hemos destacado en el capítulo anterior, algunos autores piensan que el filo Artrópodos es polifilético y que la artropodización tuvo lugar más de una vez. Además, muchos investigadores creen que hay diferencias suficientes entre crustáceos y unirráneos (insectos, milpiés, ciempiés, paurópodos y sínfilos) para justificar la separación, al menos a nivel de subfilo. Crustáceos y unirráneos tienen un par de **antenas**, un par de **mandíbulas** y un par de **maxilas** en la cabeza. Estos apéndices desempeñan, respectivamente, funciones sensoriales, masticadoras y de captura de alimento. El cuerpo puede estar formado por cabeza y tronco, pero en las formas más evolucionadas existe un alto grado de tagmatización (p. 374), con una cabeza bien diferenciada, tórax y abdomen. En la mayor parte de los crustáceos, uno o más segmentos torácicos se han fusionado a la cabeza para formar un **cefalotórax**. Los apéndices torácicos y abdominales tienen como principal función andar o nadar, pero en algunos crustáceos tienen funciones altamente especializadas. Los crustáceos son principalmente marinos; no obstante, hay muchas especies de agua dulce y unas pocas terrestres. Los unirráneos, sin embargo, son principalmente terrestres. Existen numerosas especies de insectos en hábitat dulciacuícolas, pero solamente unas pocas en hábitat marinos.

SUBFILO CRUSTÁCEOS

DESCRIPCIÓN GENERAL DE UN CRUSTÁCEO

Aunque los crustáceos se diferencian de los demás artrópodos en una serie de aspectos, la característica verdaderamente distintiva de los crustáceos es que son los únicos que poseen **dos pares de antenas**. Además de dos pares de antenas y un par de mandíbulas, los crustáceos tienen dos pares de maxilas en la cabeza, seguidas por un par de apéndices en cada segmento del cuerpo (en algunos crustáceos no todos los metámeros llevan apéndices). Todos los

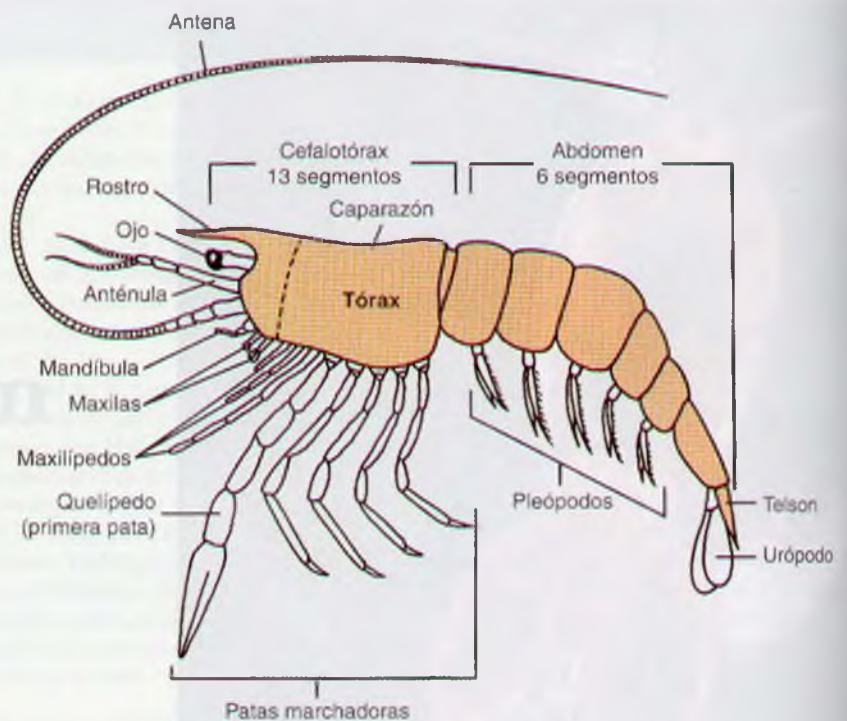


Figura 20-1

Modelo arquetípico de un malacostráceo. Las dos maxilas y los tres maxilípedos se han destacado esquemáticamente para poner de manifiesto el modelo general.

apéndices, excepto quizá las primeras antenas, son primariamente **birrámicos** (dos ramas principales), y al menos algunos de los apéndices de los adultos muestran en la actualidad esta característica. Si presentan órganos especializados para la respiración, son en forma de **branquias**.

La mayoría de los crustáceos tienen entre 16 y 20 segmentos, pero algunas formas poseen 60 o más. El presentar un mayor número de segmentos es una característica primitiva. La condición más evolucionada es tener pocos segmentos y un aumento de la tagmatización (p. 374). Los principales tagmas son: cabeza, tórax y abdomen, pero éstos no son homólogos en el conjunto de la clase (e incluso en algunas subclases) debido a la variación del grado de fusión de los segmentos, como por ejemplo, el cefalotórax.

Con mucho, el mayor grupo de crustáceos es la clase Malacostráceos, que incluye langostas, cangrejos, camarones, pulgas de playa, cochinillas de humedad y muchos otros. Los malacostráceos muestran una distribución sorprendentemente constante de los metámeros del cuerpo y tagmas, conocida a menudo

como **facies carinoide*** y considerada el modelo ancestral de la clase (Figura 20-1). Este modelo corporal tiene una cabeza con cinco (embrionariamente seis) metámeros fusionados, un tórax con ocho metámeros y un abdomen con seis (siete en algunas especies). En el extremo anterior está el **rostró** y en el posterior el **telson**, ambos sin segmentar. El telson, junto con el último metámero y sus **urópodos**, constituye el abanico caudal en muchas formas.

En muchos crustáceos, la cutícula dorsal de la cabeza puede extenderse posteriormente y rodear los lados del animal hasta cubrirlo, o quedar fusionada con alguno o con todos los segmentos torácicos y abdominales. Esta cubierta se llama **caparazón**. En algunos grupos el caparazón adquiere el aspecto de valvas (semejantes a las de una almeja) que cubren la mayor parte o todo el cuerpo. En los decápodos (que incluyen langostas, cangrejos y otros) el caparazón cubre por completo el cefalotórax, pero no el abdomen.

* «Carinoide» deriva del nombre científico de un grupo de crustáceos; «facies» significa apariencia, aspecto general.

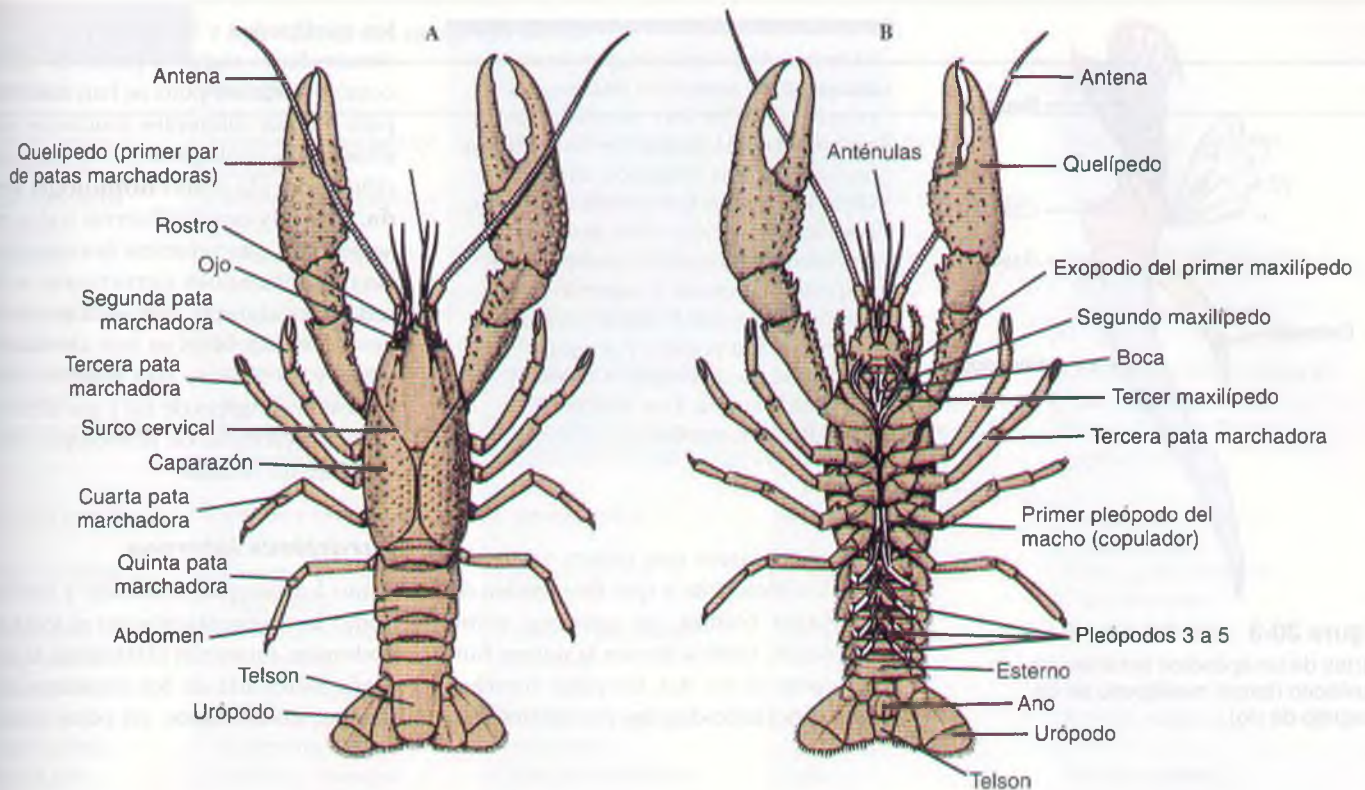


Figura 20-2

Estructura externa del cangrejo de río. A, Vista dorsal. B, Vista ventral.

FORMA Y FUNCIÓN

Por su tamaño y fácil disponibilidad, los grandes crustáceos, como el cangrejo de río, se han estudiado más que otros grupos. También se estudian generalmente en los cursos elementales de laboratorio. Por tanto, muchos de los comentarios que se dan a continuación se aplican específicamente a los cangrejos de río y sus afines.

Caracteres externos

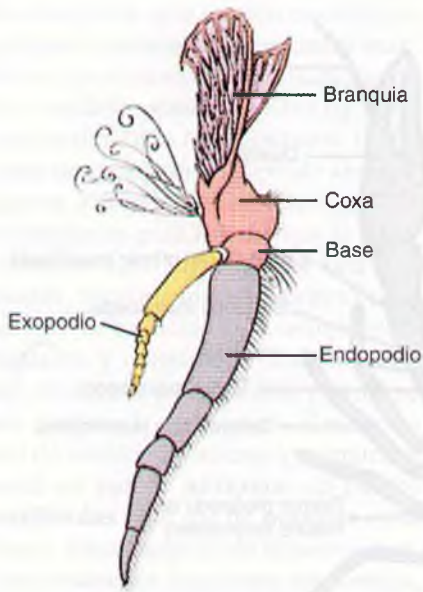
El cuerpo de los crustáceos está cubierto por una cutícula compuesta de quitina, proteína y material mineral calcificado. Las placas más duras y pesadas de los grandes crustáceos son particularmente ricas en depósitos calcáreos. La cubierta protectora es blanda y fina entre las uniones de los metámeros, proporcionando flexibilidad de movimiento. El caparazón, si lo hay, cubre la mayor parte o todo el cefalotórax; en los decápodos, como el cangrejo de río, todos los segmentos cefálicos y torácicos están cubiertos dorsalmente por el caparazón. Cada metámero no cubierto por el caparazón está protegido por una placa cuticular

dorsal o **tergo** (Figura 20-2A), y una barra transversal ventral, el **esterno**, se sitúa entre los apéndices segmentarios (Figura 20-2B). El abdomen termina en un telson, que no se considera un metámero, y lleva el ano (el telson puede ser homólogo al pigidio de los anélidos). En varios grupos el telson lleva un par de salientes que forman las **furcas caudales**.

La posición de los **gonoporos** varía de acuerdo con el sexo y el grupo de crustáceos. Pueden localizarse sobre, o en la base, de un par de apéndices en el extremo terminal del cuerpo, o sobre los metámeros carentes de patas. En el cangrejo de río las aberturas de los vasos deferentes se localizan en el lado medio de la base del quinto par de patas marchadoras, y las de los oviductos en la base del tercer par de patas. En la hembra la abertura del receptáculo seminal se localiza en la línea media ventral, entre el cuarto y quinto par de patas marchadoras.

Apéndices. Los representantes de las clases Malacostráceos (como el cangrejo de río) y Remipedios, tienen típicamente un par de apéndices articulados en cada

metámero (Figura 20-3), aunque los somitos abdominales de la mayor parte de las otras clases no llevan apéndices. En los crustáceos evolucionados, como el cangrejo de río, se evidencia una considerable especialización de los apéndices. No obstante, todas son variaciones del modelo birrámeo básico, lo que se ejemplifica en un apéndice del cangrejo de río como es el maxilípedo (una pata torácica modificada como apéndice cefálico) (Figuras 20-3 y 20-4). La porción basal, el **protopodidio**, lleva un **exopodio** lateral y un **endopodio** mediano. El protopodio consta de dos articulaciones (**coxa** y **base**), mientras que el exopodio y el endopodio tienen de una a varias. Algunos apéndices, como las patas marchadoras de los cangrejos de río, son secundariamente unirrámeos. Sobre los apéndices de un crustáceo puede haber expansiones laterales llamadas **enditos** y **exitos**, respectivamente, y a un exito sobre el protopodio se le denomina **epipodidio**. Los epipodidios se modifican a menudo en branquias. El cuadro 20-1 pone de relieve cómo se han modificado los apéndices respecto al esquema birrámeo para adaptarse a funciones específicas.



La terminología aplicada por diversos autores a los apéndices de los crustáceos no ha sido aceptada con uniformidad. Al menos hay dos sistemas que son los más utilizados. Términos alternativos a los que hemos usado son, por ejemplo: protopodito, exopodito, endopodito, basipodito, coxopodito y epipodito. Al primer y segundo par de antenas se les puede llamar anténulas y antenas, y a la primera y segunda maxilas se las denomina a menudo maxilula y maxila. Una rosa por cualquier otro nombre...

los quelípedos y los pleópodos, se han desarrollado todos a partir de un tipo común birrámeo pero se han modificado para realizar diferentes funciones; todos ellos son homólogos entre sí, una condición conocida como **homología seriada**. Primitivamente fueron todos muy semejantes, pero durante la evolución de las modificaciones estructurales se han reducido algunas ramas, algunas han desaparecido, otras se han alterado bastante, y en otras se han añadido nuevas partes. El cangrejo de río y sus afines son el mejor ejemplo de homología seriada en el Reino Animal.

Caracteres internos

Tanto los sistemas muscular y nervioso, como la segmentación en el tórax y el abdomen, muestran claramente la metamorfosis heredada de los ancestros anelidarios; no obstante, en otros sistemas

Las estructuras que tienen un modelo básico semejante y que descienden de una forma común, se conocen como homólogas, tanto si tienen la misma función como si no. Así, las patas marchadoras especializadas, las piezas bucales,

Figura 20-3
Partes de un apéndice birrámeo de crustáceo (tercer maxilípodo de un cangrejo de río).

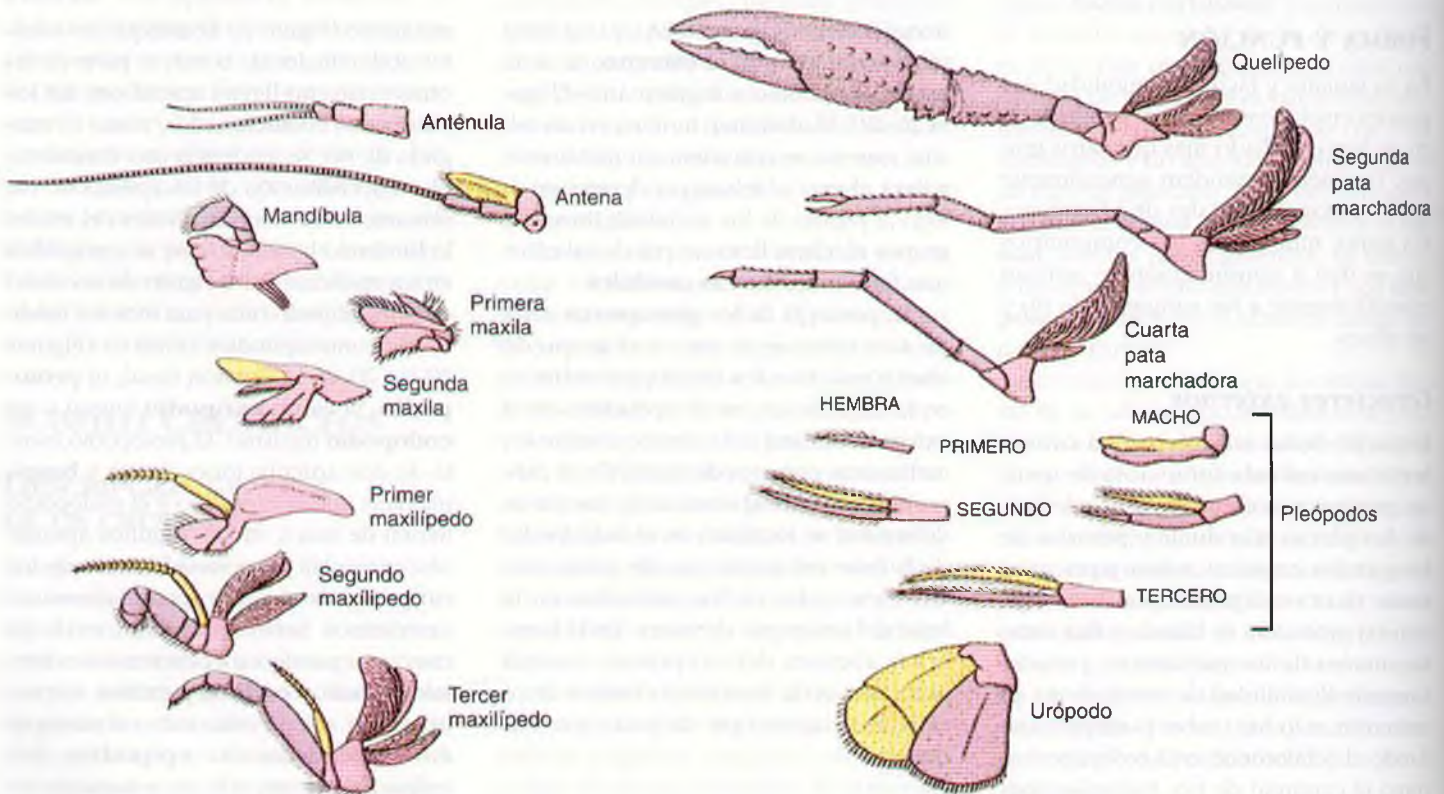


Figura 20-4
Apéndices de un cangrejo de río que muestran cómo se han modificado, desde el modelo birrámeo básico hasta el de un pleópodo. Protopodio, rosa; endopodio, púrpura; exopodio, amarillo.

Tabla 20-1

Apéndices del cangrejo de río

Apéndice	Protopodio	Endopodio	Exopodio	Función
Primera antena (anténula)	3 artejos, estatocisto en la base	Palpo multiarticulado	Palpo multiarticulado	Tacto, gusto, equilibrio
Segunda antena (antena)	2 artejos, poro excretor en la base	Palpo multiarticulado largo	Fino, lámina puntiaguda	Tacto, gusto
Mandíbula	2 artejos, mandíbulas duras, palpo basal	Palpo con 2 artejos distales	Falta	Masticación del alimento
Primera maxila (maxilula)	2 artejos con dos enditos delgados	Láminas pequeñas sin unir	Falta	Sujeción del alimento
Segunda maxila (maxila)	2 artejos, con 2 enditos y 1 escafnognatito	1 pequeño segmento puntiagudo	Parte de escafnognatito (achicador)	Lleva corrientes de agua a las branquias
Primer maxilípodo	2 láminas medianas y epipodio	2 pequeños artejos	Un segmento basal, más muchos filamentos unidos	Tacto, gusto, sujeción del alimento
Segundo maxilípodo	2 artejos y branquia (epipodio)	5 artejos cortos	2 artejos estrechos	Tacto, gusto, sujeción del alimento
Tercer maxilípodo	2 artejos y branquia (epipodio)	5 artejos anchos	2 artejos estrechos	Tacto, gusto, sujeción del alimento
Primera pata marchadora (quelípodo)	2 artejos y branquia (epipodio)	5 artejos con pinzas (fuertes)	Falta	Ataque-defensa
Segunda pata marchadora	2 artejos y branquia (epipodio)	5 artejos con pinzas pequeñas	Falta	Marcha, captura
Tercera pata marchadora	2 artejos y branquia (epipodio), poro genital en la hembra	5 artejos con pinzas pequeñas	Falta	Marcha, captura
Cuarta pata marchadora	2 artejos y branquia (epipodio)	5 artejos sin pinza	Falta	Marcha
Quinta pata marchadora	2 artejos; sin branquia poro genital en el macho	5 artejos sin pinza	Falta	Marcha
Primer pleópodo	En la hembra reducido o falta En el macho fusionado con endopio para formar un tubo			En el macho transferencia de espermátóforos a la hembra
Segundo pleópodo Macho	Estructura modificada para transferir el esperma a la hembra	Estructura modificada para transferir el esperma a la hembra		
Hembra	2 artejos	Filamentos unidos	Filamento articulado	Crean corrientes de agua, llevan huevos y jóvenes
Tercer, cuarto y quinto pleópodos	2 artejos cortos	Filamentos unidos	Filamento articulado	Crean corrientes de agua, en la hembra llevan huevos y jóvenes
Urópodos	Un artejo corto y ancho	Plano, oval y aplanado	Aplanado, lámina oval dividida en dos partes	Natación; en la hembra protección de los huevos

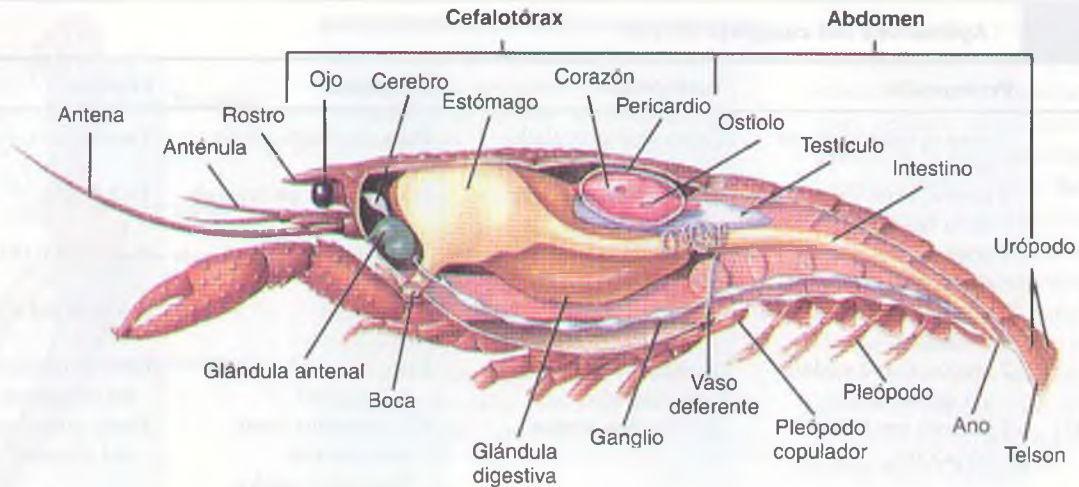
existen modificaciones importantes. La mayor parte de los cambios se traducen en una concentración de partes en una región particular, e incluso, reducción o pérdida completa de partes, como por ejemplo los interseptos.

Hemocele. El principal espacio corporal de los artrópodos no es el celoma, sino un **hemocele** lleno de sangre. Durante

el desarrollo embrionario de la mayoría de los artrópodos, se abren en el mesodermo de ciertos metámeros cavidades celomáticas vestigiales que enseguida se obliteran, o bien pueden continuarse con el espacio existente entre el mesodermo en desarrollo, las estructuras ectodérmicas y el vitelo. Este espacio se convierte en un hemocele y de esta forma no queda limitado por el peritoneo meso-

dérmico. Los únicos compartimentos celomáticos que quedan en los crustáceos son los sacos externos de los órganos excretores y el espacio que rodea a las gónadas.

Sistema muscular. Los músculos estriados constituyen una parte considerable del cuerpo de la mayoría de los crustáceos. Por lo general los músculos se dis-

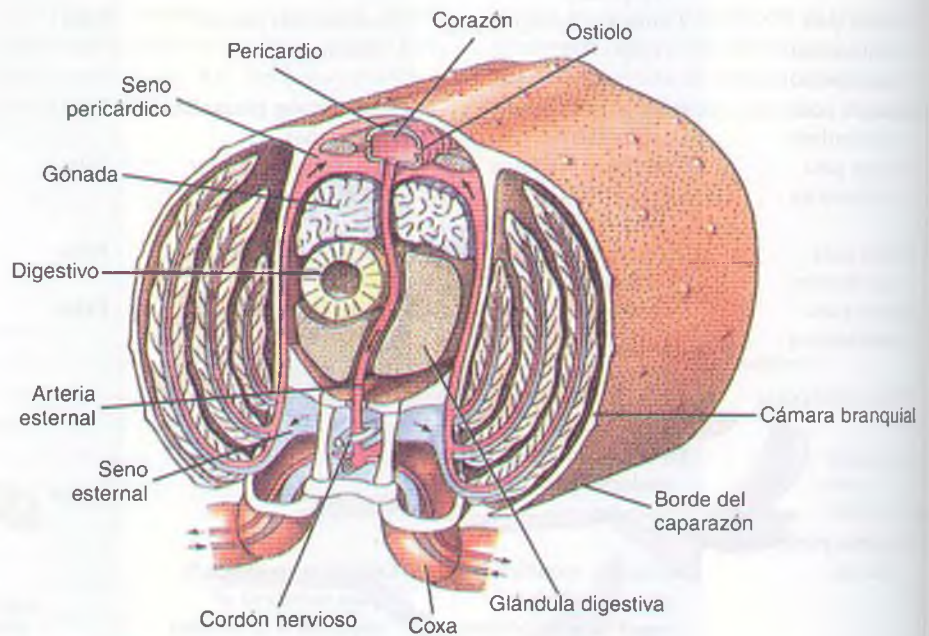
**Figura 20-5**

Estructura interna de un cangrejo de río macho.

ponen en grupos antagónicos: **flexores**, que aproximan una parte hacia el cuerpo, y **extensores**, que la alejan. El abdomen de un cangrejo de río tiene flexores potentes (Figura 20-5) que se utilizan cuando el animal nada hacia atrás (el mejor medio para escapar). Los fuertes músculos situados a cada lado del estómago controlan las mandíbulas.

Sistema respiratorio. El intercambio de gases en los crustáceos más pequeños tiene lugar sobre las superficies más finas de la cutícula (por ejemplo, en las patas) o sobre todo el cuerpo, y pueden faltar las estructuras especializadas. Los crustáceos mayores tienen branquias, que son delicadas expansiones plumosas provistas de una cutícula muy fina. En los decápodos, los lados del caparazón encierran la cavidad branquial, que se abre anterior y ventralmente (Figura 20-6). Las branquias pueden salir desde la pared pleural hacia el interior de la cavidad branquial, o bien, desde la articulación de las patas torácicas con el cuerpo, o desde las coxas torácicas. Los dos últimos tipos son característicos del cangrejo de río. Una parte de la segunda maxila («el achicador») impulsa el agua sobre los filamentos branquiales, al interior de la cavidad branquial en las bases de las patas, y sale de la cavidad branquial hacia la parte anterior.

Sistema circulatorio. Los crustáceos y otros artrópodos tienen un sistema circulatorio de tipo «abierto» o lagunar. Esto significa que no hay venas ni separación

**Figura 20-6**

Esquema de la sección transversal a través de la región cardíaca del cangrejo de río, en la que se muestra la dirección del flujo sanguíneo en este sistema sanguíneo «abierto». El corazón bombea sangre hacia los tejidos del cuerpo a través de arterias que vierten en los senos tisulares. La sangre que retorna entra en el seno esternal, se dirige hacia las branquias para el intercambio gaseoso, y finalmente vuelve al seno pericárdico por los canales eferentes. Nótese la ausencia de venas.

entre la sangre y el líquido intersticial, como ocurre en los animales con sistemas cerrados (p. 687). La hemolinfa (sangre) sale del corazón mediante arterias, circula a través del hemocele y vuelve a los senos venosos o espacios antes de entrar en el corazón. Los anélidos tienen un sistema circulatorio cerrado, como los vertebrados.

El principal órgano propulsor es un corazón dorsal: un saco único sin tabicar,

de músculo estriado. La hemolinfa entra en el corazón, desde el **seno pericárdico** circundante, a través de pares de ostiolos, con válvulas que impiden el reflujo al seno (Figura 20-6). Desde el corazón la hemolinfa entra en una o más arterias; en éstas existen unas válvulas que impiden el reflujo de la hemolinfa. Pequeñas arterias vierten en los senos laterales, los cuales, a menudo, descargan en un amplio **seno esternal** (Figura 20-6).

Desde aquí, la hemolinfa es conducida hacia las branquias (si las hay) mediante canales aferentes de los senos; allí tiene lugar el intercambio de oxígeno y dióxido de carbono. La hemolinfa es entonces devuelta al seno pericárdico por los canales eferentes (Figura 20-6).

La hemolinfa en los artrópodos es incolora, e incluye al menos dos tipos de células ameboides. La solución puede llevar hemocianina, pigmento respiratorio que contiene cobre, o hemoglobina, que contiene hierro. La hemolinfa tiene la propiedad de coagularse, lo que impide su pérdida en las heridas pequeñas. Algunos amebocitos liberan un coagulante similar a la trombina, que precipita el coágulo.

Sistema excretor. Los órganos excretores de los crustáceos adultos son un par de estructuras tubulares localizadas en la región cefálica, ventralmente y por delante del esófago (Figura 20-5). Se denominan **glándulas antenales** o **glándulas maxilares**, según se abran en la base de las antenas o de las segundas maxilas. Unos pocos crustáceos adultos tienen los dos tipos. Los órganos excretores de los decápodos son glándulas antenales, también llamadas **glándulas verdes**. Los crustáceos no tienen túbulos de Malpighio, órganos excretores de las arañas e insectos.

El **saco terminal** de la glándula antenal, que deriva de un compartimiento celomático embrionario, consta de una pequeña vesícula (**sáculo**) y de una masa esponjosa denominada **laberinto**. El laberinto conecta por un **túbulo excretor** con una **vejiga** dorsal, que se abre al exterior por un poro situado en la superficie ventral del segmento antenal basal (Figura 20-7). La presión hidrostática interna del hemocoele proporciona la fuerza necesaria para la filtración del líquido dentro del saco terminal, y a medida que es filtrado pasa a través del túbulo excretor, se modifica por la reabsorción de sales, aminoácidos, glucosa y algo de agua y finalmente es excretado como orina.

La excreción de los desechos nitrogenados (sobre todo amoníaco) tiene lugar por difusión a través de las áreas finas de la cutícula, especialmente de las branquias, y los llamados órganos excretores funcionan principalmente en la regulación de la composición osmótica de los líquidos corporales. Los crustáceos de

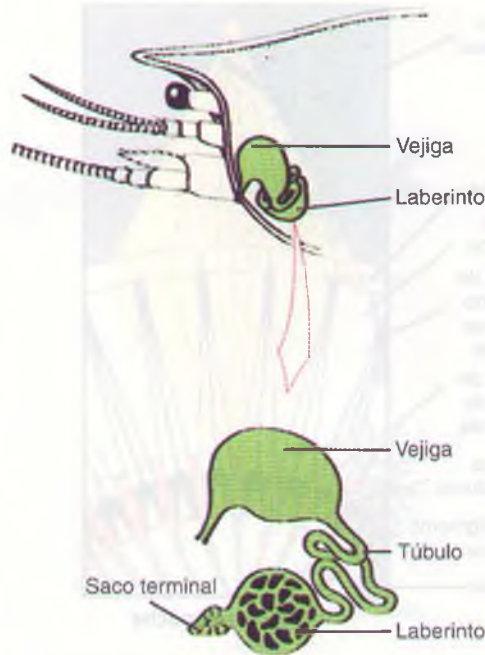


Figura 20-7

Esquema de una glándula antenal (glándula verde) del cangrejo de río (en su posición natural el órgano está mucho más plegado). Algunos crustáceos carecen de laberinto, y el túbulo excretor (canal nefridial) es un tubo más espiralado.

agua dulce, como el cangrejo de río, están constantemente amenazados por la sobre-dilución de la sangre por el agua que se difunde a través de las branquias y otras superficies permeables. Las glándulas verdes, al formar una orina diluida, baja en sales, actúan como un mecanismo efectivo de «control de flujo». En la orina se pierde algo de Na^+ y Cl^- , pero esta pérdida se compensa en las branquias mediante la absorción selectiva de sal a partir del agua. En los crustáceos marinos, como las langostas y cangrejos, los riñones funcionan para ajustar la composición salina de la hemolinfa por la modificación selectiva del contenido de sal en la orina tubular. En estas formas, la orina resulta isosmótica con la sangre.

Sistema nervioso y sensorial. Los sistemas nerviosos de los crustáceos y los anélidos tienen mucho en común, aunque el de los crustáceos presente una mayor fusión de ganglios (Figura 20-5). El cerebro consiste en un par de **ganglios supraesofágicos** que envían nervios a los ojos y a los dos pares de antenas. Está unido por conectivos a los **ganglios subesofágicos**, que envían ner-

vios a la boca, apéndices, esófago y glándulas antenales. El doble cordón nervioso ventral tiene un par de ganglios por cada metámero y envía nervios hacia los apéndices, músculos y otras partes. Además de este sistema nervioso central, puede haber un sistema nervioso simpático asociado al tracto digestivo.

Los crustáceos tienen órganos sensoriales mejor desarrollados que los anélidos. Los órganos sensoriales más importantes del cangrejo de río son los ojos y los estatocistos. Los órganos táctiles están ampliamente distribuidos por el cuerpo en forma de **pelos táctiles**, delicadas expansiones de la cutícula especialmente abundantes en las quelas, las piezas bucales y el telson. Los sentidos químicos del gusto y el olfato se encuentran en los pelos de las antenas, piezas bucales y otros lugares.

Sobre cada uno de los segmentos basales de las primeras antenas del cangrejo de río se encuentra un **estatocisto** sacciforme, que se abre en la superficie dorsal por un poro. El estatocisto contiene una cresta formada a partir de un revestimiento quitinoso, y está provista de pelos sensoriales y de granos de arena que sirven de **estatolitos**. Siempre que el animal cambia de posición, cambia también la de los granos de arena situados sobre los pelos sensoriales, lo que es transmitido como estímulo al cerebro; el animal, por tanto, puede ajustar su propia posición. El revestimiento cuticular del estatocisto se renueva en cada muda (ecdisis), y con él se pierden también los granos de arena. Tras la muda nuevamente se recogen granos de arena que se incorporan a través del poro dorsal.

En muchos crustáceos los ojos son compuestos, ya que están formados por muchos fotorreceptores unidos denominados **ommatidios** (Figura 20-8). Cubriendo la superficie redondeada de cada ojo hay una zona de cutícula transparente, la **córnea**, dividida en muchos cuadrillos o hexágonos denominados facetas que son los extremos más externos de los ommatidios. Cada ommatidio se comporta como un ojo diminuto y está formado por varios tipos de células distribuidas en columnas (Figura 20-8). Entre los ommatidios adyacentes se encuentran células pigmentarias negras.

En el ojo compuesto de un artrópodo, el movimiento del pigmento le permite ajustar diferentes intensidades de

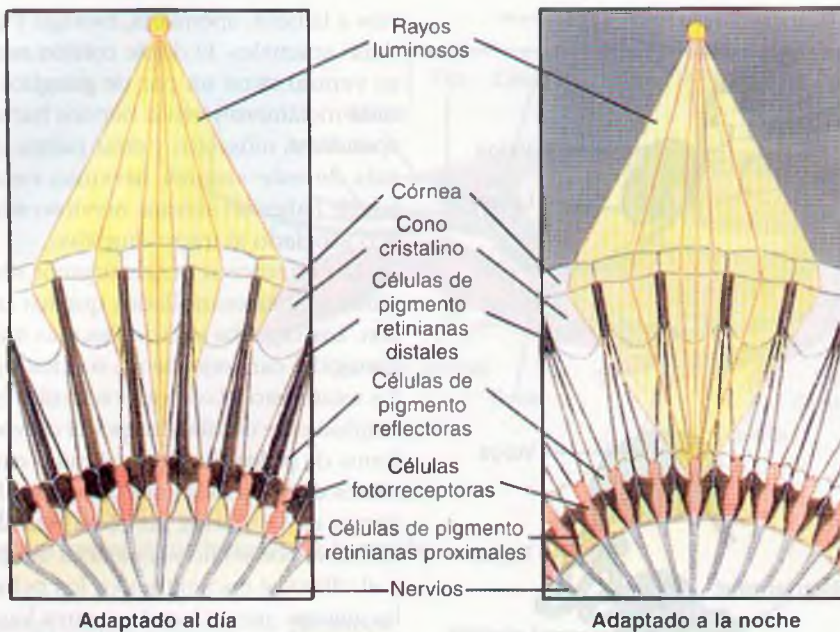


Figura 20-8

Parte del ojo compuesto de un artrópodo que muestra la migración del pigmento en el ommatidio para la visión nocturna y diurna. En cada esquema están representados cinco ommatidios. Durante el día cada ommatidio está rodeado por un collar de pigmento oscuro, de tal manera, que cada ommatidio es estimulado solamente por los rayos que entran por su propia córnea (visión en mosaico); durante la noche el pigmento forma collares incompletos y los rayos de luz pueden alcanzar a los ommatidios adyacentes (imagen continua o de superposición).

luz. En cada ommatidio hay tres tipos de células pigmentarias: retinal distal, retinal proximal y reflectante; estas células se distribuyen de tal manera que pueden formar un collar más o menos completo alrededor de cada ommatidio. Para intensidades altas de luz, o para la adaptación a la luz del día, el pigmento retinal distal se mueve hacia dentro y encuentra el pigmento retinal proximal que se mueve hacia fuera; de esta manera se forma alrededor del ommatidio una funda completa de pigmento (Figura 20-8). En estas condiciones, solamente los rayos que atraviesan la córnea directamente pueden alcanzar la célula fotorreceptora (retinular). Cada ommatidio está aislado de los otros; así, cada ommatidio puede ver sólo una zona limitada del campo visual (imagen en mosaico o aposición). Con luz amortiguada, los pigmentos distal y proximal están separados de tal manera que los rayos de luz, con la ayuda de las células pigmentarias reflectoras, tienen la posibilidad de extenderse hacia los ommatidios adyacentes y formar una imagen continua o por superposición. Este segundo tipo de visión es menos preciso, pero tiene la ventaja de

aprovechar mejor la limitada cantidad de luz que se recibe.

Reproducción, ciclos de vida y función endocrina

La mayoría de los crustáceos tienen sexos separados, y hay una amplia variedad de especializaciones para la cópula entre los diferentes grupos. Los percebes son monoicos, pero generalmente practican la fecundación cruzada. En algunos ostrácos, los machos son raros y la reproducción es generalmente partenogenética. La mayor parte de los crustáceos incuban de alguna manera sus huevos: los branquiópodos y los percebes tienen cámaras incubadoras especiales, los copépodos tienen sacos ovígeros a los lados del abdomen (Figura 20-19) y muchos malacostráceos llevan huevos y jóvenes unidos a sus apéndices.

El cangrejo de río tiene un desarrollo directo, esto es, sin formas larvárias. Del huevo eclosiona un diminuto joven con la misma forma que el adulto y con un conjunto completo de apéndices y metámeros. No obstante, en la mayoría de los crustáceos el desarrollo es indirecto y del

huevo sale una larva muy diferente al adulto, tanto en aspecto como en estructura. La transformación de la larva en adulto se denomina **metamorfosis**. La larva primitiva y más ampliamente difundida entre los crustáceos es la **nauplio** (Figuras 20-9 y 20-23). La larva nauplio tiene solamente tres pares de apéndices: primeras antenas unirrámeas, segundas antenas birrámeas y mandíbulas birrámeas; todos ellos funcionan como apéndices nadadores. El desarrollo posterior puede implicar un cambio gradual hacia la forma del cuerpo del adulto, en el que a través de una serie de mudas se añaden apéndices y segmentos, o un cambio brusco, como es el caso de la metamorfosis del percebe, que pasa de un estado nauplio libre y nadador a una larva llamada cipris provista de un caparazón bivalvo, y finalmente a un estado adulto sésil y con placas calcáreas.

Ecdisis. La ecdisis (G. *ekdyein*, desnudarse), o muda, es necesaria para que el cuerpo aumente de tamaño, dado que el exoesqueleto no es una parte viva y no crece como lo hace el animal. Muchas de las funciones de los crustáceos, como la reproducción, el comportamiento y muchos procesos metabólicos, están afectadas por la fisiología del ciclo de la muda.

La **cutícula**, que es secretada por la epidermis subyacente, tiene varias capas (Figura 20-10). La más externa es la **epicutícula**, una capa muy fina de proteína impregnada de lípidos. El grueso de la cutícula lo forman varias capas de **procutícula**: (1) la **exocutícula**, que está justo por debajo de la epicutícula y que contiene proteínas, sales de calcio y quitina; (2) la **endocutícula**, que a su vez está formada por (3) una **capa principal**, que contiene más quitina y menos proteína, y que está fuertemente calcificada, y (4) una **capa membranosa**, no calcificada y relativamente fina, de quitina y proteína.

Poco tiempo antes de que tenga lugar la ecdisis, las células epidérmicas aumentan considerablemente de tamaño, se separan de la capa membranosa, secretan una nueva epicutícula y comienzan a producir una nueva exocutícula (Figura 20-11). Se segregan enzimas en la zona que queda inmediatamente sobre la nueva epicutícula. Estas enzimas comienzan a disolver la endocutícula antigua y los productos solubles son absorbidos

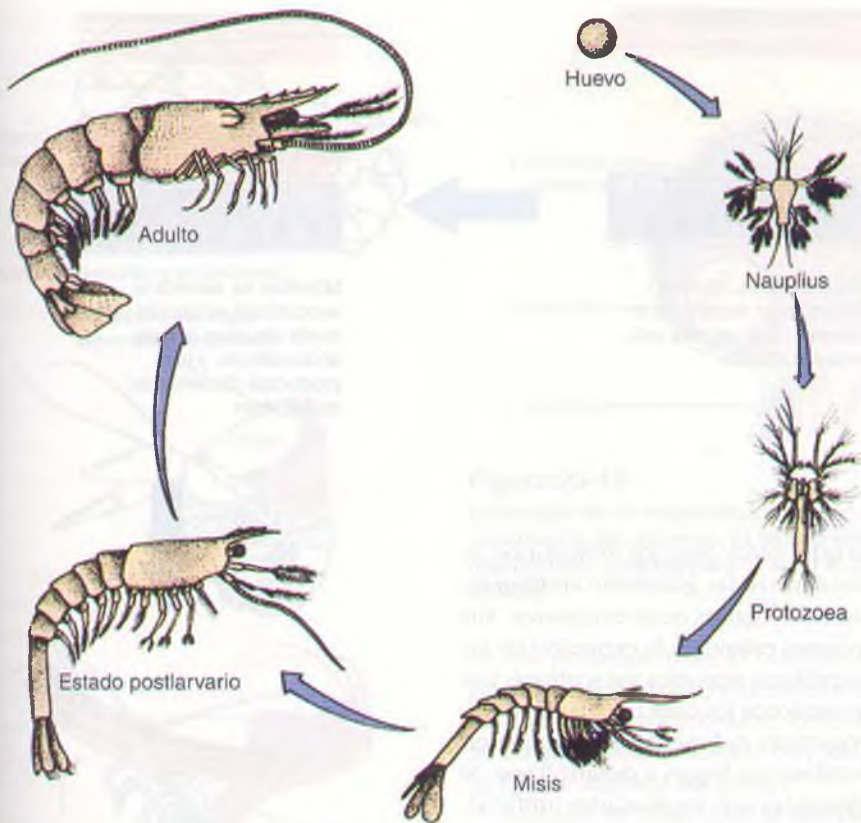


Figura 20-9

Ciclo vital de un camarón del Golfo, *Penaeus*. Los peneidos frezan a profundidades entre 40 y 90 metros. Las formas larvarias jóvenes constituyen una parte importante de la fauna planctónica, y se abren camino cerca de la orilla en aguas de poca salinidad para desarrollarse como juveniles. Los individuos mayores regresan a las aguas profundas.

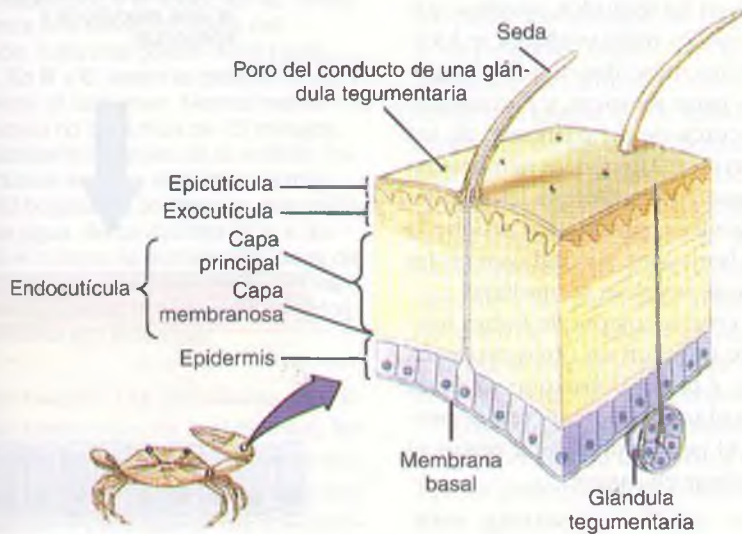


Figura 20-10

Estructura de la cutícula de un crustáceo.

y almacenados en el interior del cuerpo de los crustáceos. Algunas de las sales de calcio se almacenan como **gastrolitos** (concreciones minerales) en las paredes del estómago. Finalmente, de la antigua

cutícula sólo permanecen la exocutícula y la epicutícula, debajo de las cuales están las nuevas exo y epicutícula. El animal traga agua, que es absorbida por el intestino, y el volumen sanguíneo aumenta

enormemente. La presión interna provoca la rotura de la cutícula y el animal sale por sí mismo de su antiguo exoesqueleto (Figura 20-12). Luego tiene lugar un estiramiento de la todavía blanda cutícula, la reposición de sales inorgánicas recuperadas y de otros constituyentes, y el endurecimiento de la nueva cutícula. Durante el período de muda el animal está indefenso, por lo que permanece escondido.

Cuando el crustáceo es joven, la ecdisis debe acontecer frecuentemente para permitir el crecimiento, y el ciclo de muda es corto. Cuando el animal se acerca a la madurez, en los períodos de intermuda incrementa la masa de tejidos a medida que el agua es reemplazada por tejido vivo.

Control hormonal del ciclo de la ecdisis. Aunque la ecdisis está controlada hormonalmente, el ciclo se inicia a menudo por un estímulo ambiental percibido por el sistema nervioso central. Tales estímulos pueden incluir cambios de temperatura, duración del día y humedad (en el caso de los cangrejos terrestres). El resultado de la señal procedente del sistema nervioso central es la disminución de la producción de una **hormona inhibidora de la muda** por el **órgano X**. Este órgano está formado por un grupo de células neurosecretoras situadas en la médula terminal del cerebro. En el cangrejo de río y otros decápodos, la médula terminal se encuentra en los pedúnculos oculares. La hormona es transportada por los axones del órgano X al **seno glandular** (que probablemente no tiene función glandular) y al pedúnculo ocular, donde es liberada a la hemolinfa.

Cuando el nivel de la hormona inhibidora desciende, induce el vertido de una **hormona de la muda** desde los **órganos Y**. Estos órganos se localizan debajo de la epidermis cerca de los músculos aductores de las mandíbulas y son homólogos de las glándulas protorácicas de los insectos, que producen la hormona ecdisona. La acción de la hormona de la muda es la de iniciar los procesos anteriores a la ecdisis (preecdisis). Una vez iniciado, el ciclo prosigue automáticamente, sin la acción ulterior de las hormonas de los órganos X o Y.

Otras funciones endocrinas. La extracción de los pedúnculos oculares no sólo

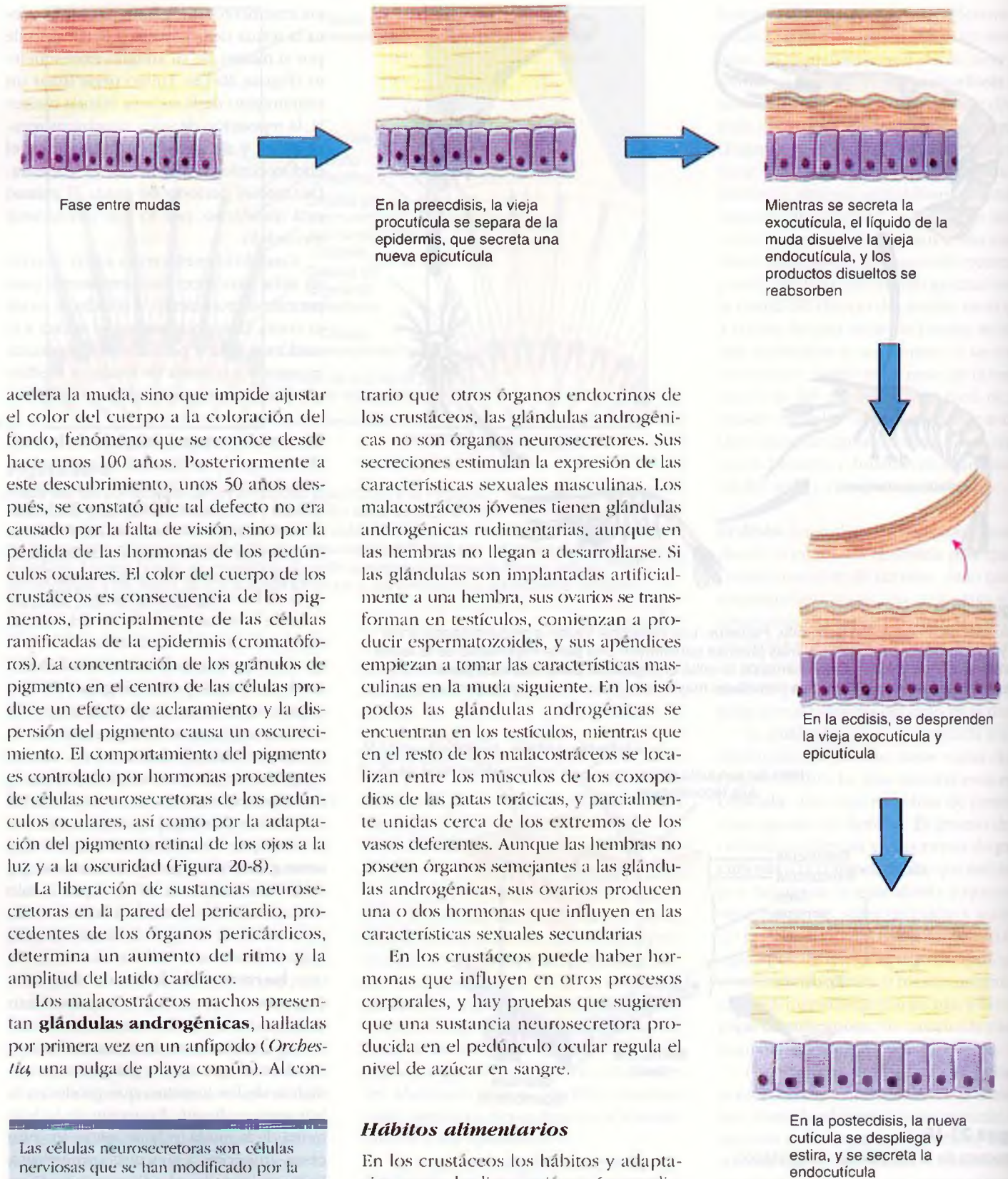


Figura 20-11

Secreción de la cutícula y reabsorción en la ecdisis.

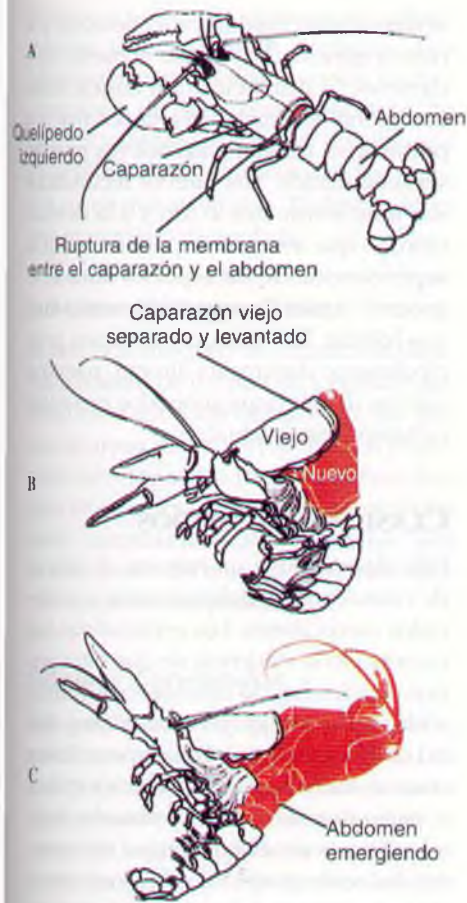


Figura 20-12
Secuencia de la muda en el bogavante *Homarus americanus*. **A**, La membrana entre el caparazón y el abdomen se rompe y comienza una elevación ligera del caparazón. Esta fase puede durar hasta 2 horas. En **B** y **C**, salen la cabeza, el tórax y finalmente el abdomen. Normalmente este proceso no dura más de 15 minutos. Inmediatamente después de la ecdisis, los quelipodos se secan y el cuerpo es muy blando. El bogavante continúa la absorción rápida de agua, de tal manera, que a las 12 horas el cuerpo ha aumentado cerca del 20% en longitud y el 50% en peso. En las semanas siguientes, el agua de los tejidos será sustituida por proteínas.

de piezas bucales. Las mandíbulas y maxilas están implicadas en la ingestión; los maxilípedos en la sujeción y desmenuzamiento, y en los depredadores las patas marchadoras y particularmente los quelipodos, en la captura de alimento.

Muchos crustáceos, tanto de gran tamaño como de pequeño, son depredadores, y algunos muestran adaptaciones interesantes para matar a sus presas. Una forma semejante al camarón, *Lygiosquilla*, tiene sobre una de sus patas marchadoras un dedo especializado que puede sacar de un surco y lanzar súbitamente para clavarlo

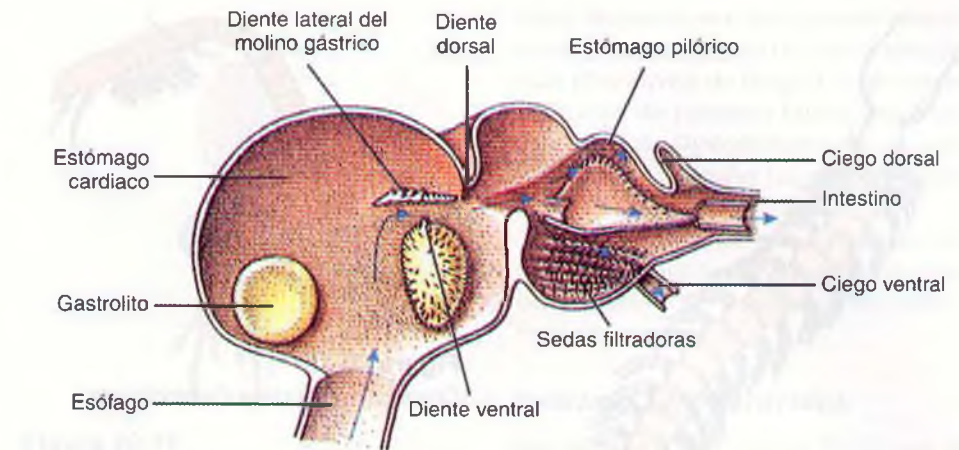


Figura 20-13
Estómago de un malacostráceo en el que se observa el molino gástrico y la dirección del movimiento del alimento. El molino está provisto de bordes quitinosos, o dientes, para la masticación, y sedas para tamizar el alimento antes de que pase al interior del estómago pilórico.

en una presa que pase. El camarón pistola *Alpheus* tiene una quela enormemente alargada que puede montarse como el gatillo de una pistola y cerrarse con una fuerza tal que aturde a sus presas.

Los que se alimentan de **partículas en suspensión (filtradores)** se nutren de plancton, detritos y bacterias; los **depredadores**, de larvas, gusanos, crustáceos, caracoles y peces, y los **carroñeros** se alimentan de restos de animales y plantas muertas. Los filtradores como los camarones duende, las pulgas de agua y los percebes, utilizan sus patas para la obtención del alimento; estos apéndices llevan una gruesa fila de sedas, para crear corrientes de agua que llevan el alimento a través de las mismas hacia la boca. El camarón de fango *Upogebia* utiliza las sedas largas situadas sobre sus dos primeros apéndices torácicos para filtrar el alimento; las partículas alimenticias las obtienen de la corriente de agua que circula por la galería y que es producida por el movimiento de sus pleópodos.

Los cangrejos de río tienen un estómago dividido en dos partes (Figura 20-13). La primera parte contiene un **molino gástrico** mediante el cual, el alimento, previamente desgarrado por las mandíbulas, es desmenuzado aún más por sus tres dientes calcáreos; de esta manera se obtienen partículas lo suficientemente finas como para pasar a través de un filtro de sedas que hay en la segunda parte del estómago. A continuación las partículas llegan al intestino, donde tiene lugar la digestión química.

BREVE RESUMEN DE LOS CRUSTÁCEOS

Constituyen un extenso grupo con muchas subdivisiones, y tienen muchos modelos estructurales, hábitat y modos de vida. Algunos son mucho más grandes que los cangrejos de río; otros son más pequeños, incluso microscópicos. En unos casos están altamente desarrollados y especializados, en otros tienen una organización más simple.

El lector podrá comprobar que el resumen de los crustáceos y la clasificación que se da en la p. 404 son extraordinariamente breves. Aunque se mencionan todas las clases, una exposición completa de los taxones de categoría inferior a dicho nivel requeriría una cobertura más allá de la finalidad de este libro de texto.

CLASE REMIPEDIOS

Los remipedios (Figura 20-14) es una muy pequeña clase de crustáceos recientemente descubierta. Las diez especies descritas se han encontrado en cuevas relacionadas con el mar. Los remipedios tienen características muy primitivas. En el tronco (tórax y abdomen) hay 25-38 segmentos, todos con pares de apéndices birrámeos nadadores y esencialmente iguales. Las antenas son birrámeas. Tanto el par de maxilas como el de maxilípedos son prensiles y, aparentemente, adaptados a la alimentación. La forma de los apéndices nadadores se parece a la que presentan los copépodos, pero a dife-



Figura 20-14
Crustáceo de la clase Remipedios.

rencia de éstos y de los cefalocáridos, las patas nadadoras están dirigidas lateralmente, y no ventralmente.

CLASE CEFALOCÁRIDOS

Los cefalocáridos (Figura 20-15) forman también un pequeño grupo, con sólo nueve especies. Aparecen a lo largo de ambas costas de los Estados Unidos, Indias occidentales y Japón. Tienen de 2 a 3 mm de longitud, y se han encontrado en sedimentos de fondo, desde la zona intermareal hasta unos 300 m de profundidad. Algunas de sus características son bastante primitivas. Las patas torácicas son muy semejantes entre sí, y las segundas maxilas se parecen a las patas torácicas. Las segundas maxilas y los siete primeros pares de patas tienen un gran epipodito en el protopodio, y ése es uniarticulado. Los cefalocáridos carecen de ojos, de caparazón y de apéndices abdominales. Hermafroditas auténticos, son los únicos artrópodos que liberan los óvulos y los espermatozoides a un conducto común.

CLASE BRANQUIÓPODOS

También representan un tipo de crustáceos con algunos caracteres primitivos. Se reconocen cuatro órdenes: **Anostráceos** (camarón duende y camarón de las salinas, Figura 20-16B), sin caparazón; **Notos-**

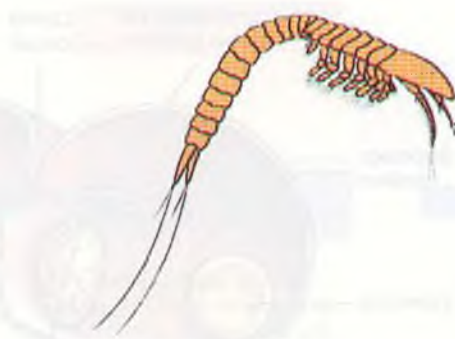


Figura 20-15
Crustáceo de la clase Cefalocáridos.

tráceos (camarones renacuajo, Figura 20-16A) cuyo caparazón forma un ancho escudo dorsal; **Concostráceos** (camarones almeja), con un caparazón bivalvo que generalmente encierra todo el cuerpo; y los **Cladóceros** (pulgas de agua, Figura 20-16C), típicamente con un caparazón que encierra el cuerpo pero no la cabeza. Los branquiópodos tienen reducidas las primeras antenas y las segundas maxilas. Sus patas son aplanadas y foliares (**filopodios**) y son los principales órganos respiratorios (de aquí el nombre de branquiópodos). La mayoría de ellos utilizan sus patas para filtrar alimento, y excepto en los cladóceros, para la locomoción.

La mayoría de los branquiópodos son formas dulciacuícolas. El orden más abundante e importante es el de los Cladóceros, que a menudo representan un componente importante del zooplancton de las aguas dulces. Su reproducción es muy interesante y recuerda a la de algunos rotíferos (Capítulo 16). Durante el

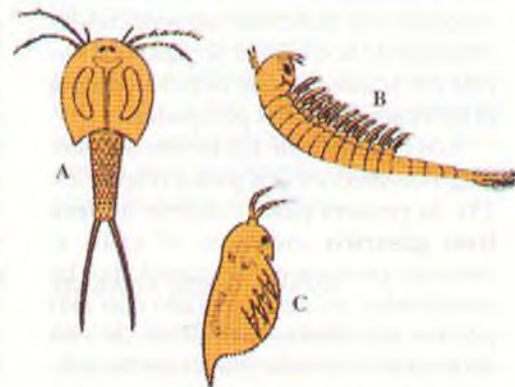


Figura 20-16
Ejemplos de la clase Branquiópodos.
A, Camarón renacuajo, orden Notostráceos.
B, Camarón duende, orden Anostráceos.
C, *Daphnia*, orden Cladóceros.

verano suelen producir sólo hembras por partenogénesis, con lo que aumenta rápidamente la población. En condiciones desfavorables producen algunos machos por meiosis normal y los huevos pueden ser fecundados. Los huevos fecundados son muy resistentes al frío y a la desecación, lo que es muy importante para la supervivencia de las especies durante el invierno y para llegar pasivamente a nuevos hábitat. Los cladóceros tienen principalmente desarrollo directo, mientras que los demás branquiópodos presentan metamorfosis gradual.

CLASE MAXILÓPODOS

Esta clase incluye un número de grupos de crustáceos tradicionalmente considerados como clases. Los especialistas han reconocido la evidencia de que estos grupos descienden de un antecesor común, y forman así un grupo monofilético dentro de los crustáceos. Básicamente tienen cinco metámeros cefálicos, seis torácicos y, generalmente, cuatro metámeros abdominales más un telson, aunque son comunes las reducciones. El abdomen carece de apéndices típicos. El ojo de la larva nauplio (cuando existe) tiene una estructura única y se le conoce como **ojo maxilopodiano**.

Subclase Ostrácodos

Los representantes de los ostrácodos, al igual que los concostráceos, están encerrados en un caparazón bivalvo; parecen almejas diminutas, pues su tamaño oscila entre 0,25 y 8 mm de longitud (Figura 20-17). Los ostrácodos muestran una considerable fusión de los metámeros del tronco, y el número de apéndices torácicos se reducen a dos o ninguno. La alimentación y la locomoción se realizan principalmente mediante los apéndices cefálicos. La mayor parte de los ostrácodos viven sobre el fondo o trepan por las



Figura 20-17
Ostrácodo. Subclase Ostrácodos, clase Maxilópodos.

plantas, no obstante algunos son planctónicos, excavadores o parásitos. Los hábitos alimentarios son diversos: los hay comedores de partículas, de plantas, de carroña y depredadores. Su distribución es amplia y abarca tanto los medios marinos como dulciacuícolas. El desarrollo es una metamorfosis gradual.

Subclase Mistacocáridos

Es ésta una subclase de crustáceos diminutos (menos de 0,5 mm de longitud) que viven en el agua intersticial entre los granos de arena de las playas (hábitat psam-molitoral) (Figura 20-18). Sólo se han descrito 10 especies, pero los mistacocáridos están ampliamente distribuidos por muchas partes del mundo. Presentan algunas características primitivas.

Subclase Copépodos

Este grupo es el segundo, tras los Mala-costráceos, en número de especies. Los copépodos son de pequeño tamaño (generalmente unos pocos milímetros o menos de longitud), y bastante alargados y afilados en su parte posterior. Carecen de caparazón, y el adulto conserva el ojo nauplio (maxilopodial), simple y medio (Figura 20-19). Tienen un único par de maxilípedos unirrámeos y cuatro pares de apéndices birrámeos torácicos, bastante aplanados y nadadores. El quinto par de patas está reducido. Generalmente, la

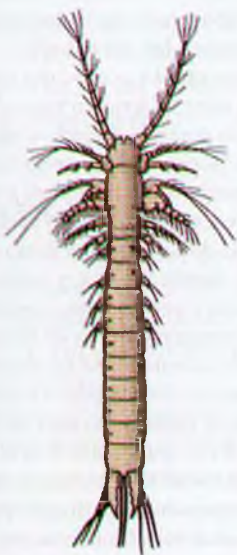


Figura 20-18

Crustáceo mistacocárido de la subclase Mistacocáridos, subclase Maxilópodos.



Figura 20-19

Copépodo con ovisacos; subclase Copépodos, clase Maxilópodos.

parte posterior del cuerpo está separada de la anterior (porción que lleva los apéndices) por una articulación mayor. A menudo las primeras antenas son más largas que los demás apéndices. Los copépodos han evolucionado muy diversamente y con mucho éxito, con un gran número de especies simbióticas y de vida libre. Muchos adultos y formas parásitas están tan modificados (y pueden diferir tanto de la descripción dada aquí) que difícilmente pueden reconocerse como artrópodos, y no digamos como crustáceos.

Desde el punto de vista ecológico, los copépodos de vida libre tienen una enorme importancia, ya que con frecuencia ocupan el nivel de consumidores primarios (p. 809), dominando en las comunidades acuáticas. En muchas localidades marinas el copépodo *Calanus* constituye el organismo más abundante del zooplancton y representa la mayor proporción de la biomasa total (p. 809). En otros lugares, y por lo que respecta a la biomasa, sólo pueden ser superados por los eufásidos (p. 402). *Calanus* forma la mayor parte de la dieta de peces ecológica y económicamente importantes, como el arenque, el bacalao, o la sardina, así como de las larvas de grandes peces; junto con los eufásidos constituyen un alimento importante para ballenas y tiburones. En el zooplancton marino aparecen con frecuencia otros géneros, y algunas formas como *Cyclops* y *Diaptomus* pueden constituir una importante fracción del plancton de agua dulce. Muchas especies de copépodos son parásitos de otros invertebrados marinos y de peces marinos y dulciacuícolas (algunos de

estos últimos tienen importancia económica). Ciertas especies de copépodos de vida libre sirven de hospedadores intermediarios de parásitos humanos, como es el caso de *Diphyllobothrium* (un cestodo) y *Dracunculus* (un nematodo), y de otros animales.

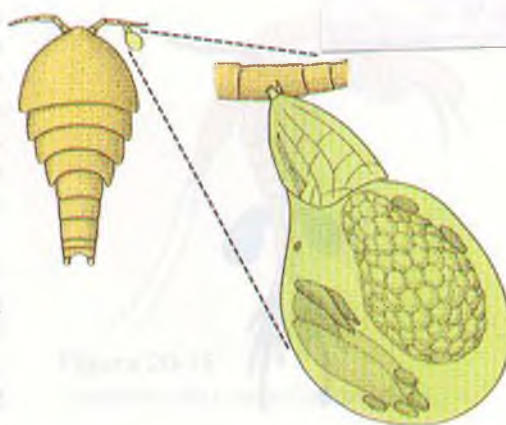
El desarrollo de los copépodos es indirecto, y algunos de los parásitos altamente modificados muestran metamorfosis sorprendentes.

Subclase Tantulocáridos

Los tantulocáridos (Figura 20-20) son la clase de crustáceos (aquí considerada como una subclase) más recientemente descrita (1983). Desde entonces sólo se conocen unas 12 especies. Son diminutos (0,15-0,2 mm), ectoparásitos de crustáceos bentónicos de zonas profundas, y con aspecto de copépodo. No se identifican apéndices cefálicos, salvo un par de antenas en la hembra sexual. Su ciclo vital no se conoce con certeza, pero hay evidencias que sugieren la existencia de un ciclo partenogenético y otro bisexual con fecundación. La larva *tantulus* penetra en la cutícula de sus hospedadores mediante un tubo bucal. Su abdomen y todos los apéndices torácicos desaparecen durante la metamorfosis. Las fases juveniles tienen de seis a siete metámeros abdominales, carácter único entre los maxilópodos; no obstante, otras evidencias apoyan su inclusión dentro de esta clase.

Subclase Branquiuros

Es éste un pequeño grupo de crustáceos primitivamente parásitos de peces, que a pesar de su nombre no tienen branquias (Figura 20-21). Los miembros de este grupo tienen generalmente entre 5 y 10 mm de longitud, y pueden encontrarse tanto en peces de mar como en dulciacuícolas. Típicamente presentan un caparazón ancho, en forma de escudo, ojos compuestos, cuatro apéndices torácicos birrámeos para la natación, y un abdomen corto sin segmentar. Las segundas maxilas se han modificado a modo de copas sutoras, facilitando a los parásitos el movimiento sobre sus hospedadores, e incluso, pasar de uno a otro. El desarrollo es casi directo, no hay nauplio, y el joven se parece al adulto excepto en el tamaño y el desarrollo de los apéndices.

**Figura 20-20**

Tantulocárido. Se muestra a este curioso y pequeño parásito fijado al primer par de antenas de su hospedador copépodo (a la izquierda); subclase Tantulocáridos, clase Maxilópodos.



A



B

Figura 20-22

Percebes; orden Torácicos, subclase Cirrípedos, clase Maxilópodos. A, Balanos, *Balanus balanoides*, sobre una roca intermareal esperando la vuelta de la marea. B, Anátifa común, *Lepas anatifera*. Fijese en las patas alimentadoras, o cirros. Los percebes se fijan a una gran variedad de sustratos duros, como rocas, pilotes y cascos de barcos.

Subclase Cirrípedos

Los cirrípedos incluyen los percebes (orden Torácicos), que normalmente están encerrados en un caparazón de placas calcáreas, y tres órdenes pequeños de formas cavadoras o parásitas. Los percebes adultos son sésiles y pueden fijarse al sustrato por un pedúnculo (percebe, Figura 20-22B) o directamente (bellotas de mar, Figura 20-22A). Típicamente, el cuerpo está rodeado por una cubierta (manto) y segrega un caparazón de placas calcáreas. La cabeza está reducida, falta el abdomen, y las patas torácicas son largos cirros multiarticulados con sedas semejantes a pelos. Los cirros se extienden a través de una abertura existente entre las placas calcáreas; de esta manera el animal filtra el agua y retiene las pequeñas partículas de las que se alimenta (Figura 20-22). Aunque todos los percebes son marinos, a menudo se encuentran en la zona intermareal que-

dando expuestos, durante algún tiempo, a la desecación y a veces al agua dulce. Durante estos periodos, la abertura que hay entre las placas puede cerrarse hasta dejar únicamente una pequeña rendija.

Los percebes frecuentemente invaden los cascos de los barcos al fijarse y crecer en ellos. Tan grande puede ser su número, que la velocidad del barco puede quedar reducida al 30 ó 40%, necesitando poner el barco en dique seco para limpiarlo.

Los percebes son hermafroditas y durante su desarrollo sufren una importante metamorfosis. La mayoría producen nauplios que enseguida se convierten en larvas cipris, denominadas así por su parecido con los ostrácodos del género *Cypris*. Dicha larva tiene un caparazón bivalvo y ojos compuestos. Se fija

**Figura 20-21**

Piojo de pez; subclase Branquiuros, clase Maxilópodos.

al sustrato por medio de sus primeras antenas, que poseen glándulas adhesivas; a continuación comienza la metamorfosis, que implica cambios drásticos, como la secreción de las placas calcáreas, la pérdida de los ojos y la transformación de los apéndices nadadores en cirros.

Los cirrípedos del orden Rizocéfalos, como *Sacculina*, parásitos de cangrejos, están muy modificados. Al igual que otros cirrípedos, comienzan su vida como larva cipris, pero cuando encuentran un hospedador, la mayoría de las especies se transforman en un **kentrogon** (G. *kentron*, un punto, una espina + gonos, progeñe) que inyecta células del parásito dentro del hemocel del cangrejo (Figura 20-23). Eventualmente, crecen a través del cuerpo del cangrejo salientes como raíces absorbentes, y las estructuras reproductoras del parásito empiezan a exteriorizarse entre el cefalotórax y el abdomen del cangrejo.

La posición exacta en la que se marcan externamente las estructuras reproductoras del cuerpo del cangrejo es de gran valor adaptativo para el rizocéfalo parásito. Debido a que la masa de huevos del cangrejo (cuando la tiene) puede desarrollarse en este punto, el cangrejo trata al parásito como si fuera una masa de huevos. Por tanto, lo protege, ventila y cuida, y realmente le ayuda a su reproducción, contribuyendo con un comportamiento de freza en el momento adecuado. Se ha demostrado que la ayuda del cangrejo es necesaria para que el parásito prosiga en buen estado. ¿Pero qué ocurre si la larva del rizocéfalo tiene la poca suerte de infestar a un cangrejo macho? Ningún problema; durante el desarrollo interno del parásito en el cangrejo, éste es castrado y su estructura y comportamiento se transforman en los de una hembra!

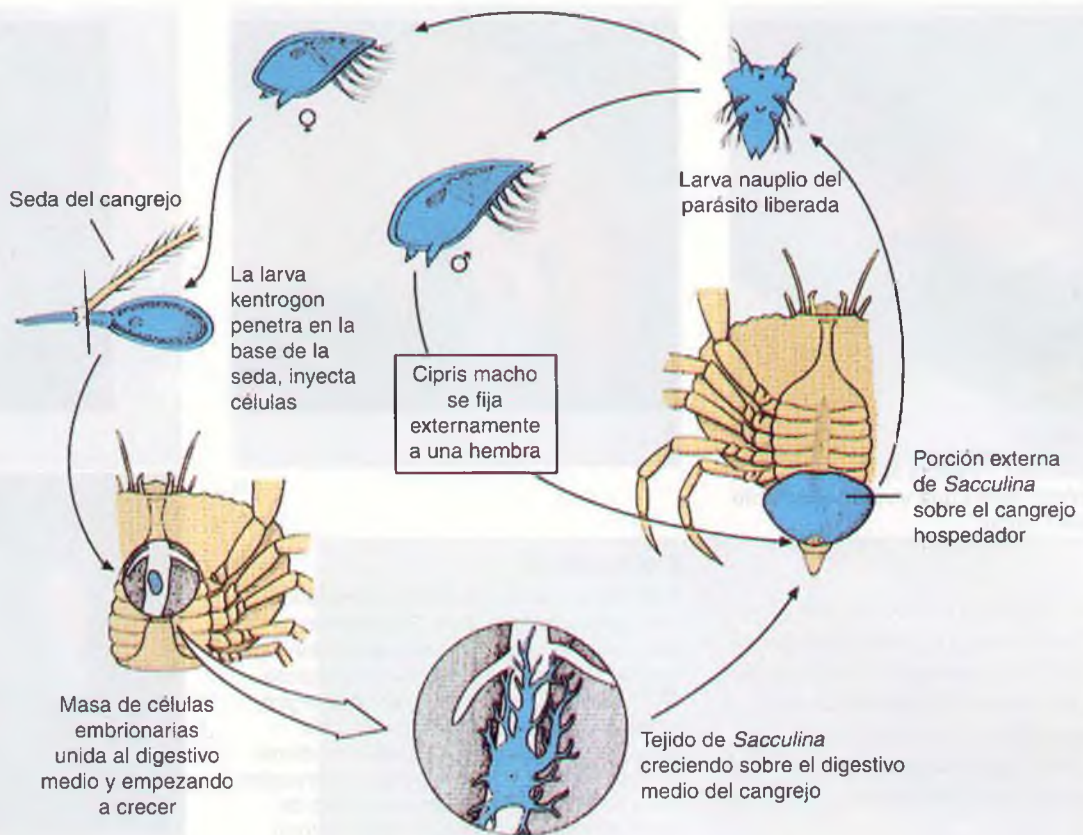


Figura 20-23

Ciclo vital de *Sacculina* (orden Rizocéfalos, subclase Cirrípedos, clase Maxilópodos), parásito de cangrejos (*Carcinus*).

CLASE MALACOSTRÁCEOS

Forman la mayor clase de los crustáceos. Presentan una gran diversidad como indica la compleja clasificación del grupo, que incluye: 3 subclases, 14 órdenes y muchos subórdenes, infraórdenes y superfamilias. Nosotros limitamos nuestra breve revisión a la mención de unos pocos de los órdenes más importantes. La característica facies caridoide de los malacostráceos se ha descrito en la página 388.

Orden Isópodos

Es uno de los pocos grupos de crustáceos que han invadido con éxito el medio terrestre, además del marino y del dulciacuicola, y son los únicos crustáceos realmente terrestres.

Por lo general el cuerpo es aplanado dorsoventralmente, carecen de caparazón y tienen ojos compuestos sésiles. Su primer par de patas torácicas son los maxilípedos; el resto de las patas carecen de exopodios y son semejantes entre sí. Los apéndices abdominales llevan branquias, y excepto los urópodos, también

son muy similares unos de otros (de ahí el nombre de isópodos).

Las cochinillas de humedad (*Porcellio* y *Armadillidium*, Figura 20-24A) viven bajo piedras y en lugares húmedos. Aunque son terrestres, carecen de la eficaz cubierta cuticular y de otras adaptacio-

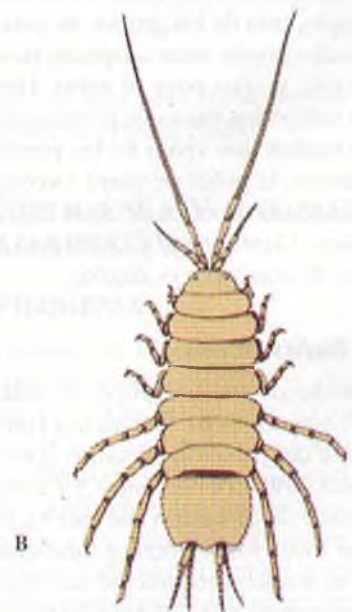
nes que poseen los insectos para conservar el agua; ello les obliga a vivir sólo en lugares muy húmedos. *Caecidotea* (Figura 20-24B) es una forma común de agua dulce que se encuentra bajo las rocas o entre las plantas acuáticas. *Ligia* es una forma marina común que vive en



A

Figura 20-24

A, Cuatro cochinillas de humedad, *Armadillidium vulgare* (orden Isópodos), formas comunes terrestres. B, Cochinita de agua dulce, *Caecidotea* sp., un isópodo acuático.



B

**Figura 20-25**

Isópodo parásito (*Anilocra* sp.) de *Cephalopholis fulvus* que vive en el arrecife de coral del Caribe.

las playas o en las rocas costeras. Algunos isópodos son parásitos de peces (Figura 20-25) o crustáceos y algunos de ellos pueden estar muy modificados.

El desarrollo es esencialmente directo, pero determinados parásitos pueden tener metamorfosis complejas.

Orden Anfípodos

Los anfípodos se parecen a los isópodos en el sentido de que sus representantes carecen de caparazón, tienen ojos compuestos sésiles y un par de maxilípedos (Figura 20-26). Sin embargo, suelen estar comprimidos lateralmente, y presentar sus branquias en una posición torácica típica. Además, sus patas torácicas y abdominales se disponen en dos o más grupos que difieren en forma y función. Por ejemplo, uno de los grupos de patas abdominales puede estar adaptado para la natación, y otro para el salto. Hay muchos anfípodos marinos, incluyendo algunas formas que viven en las playas (por ejemplo, la pulga de playa *Orchestia*), numerosas especies de agua dulce (*Hyalella* y *Gammarus*) y unos pocos parásitos. El desarrollo es directo.

Orden Eufasiáceos

Los eufasiáceos son un grupo de solamente 90 especies, pero forman una parte importante del plancton oceánico conocido como «krill». Tienen entre 3 y 6 cm de longitud y un caparazón que está fusionado con todos los segmentos torácicos, aunque no encierra totalmente las branquias. Carecen de maxilípedos y todas las



A



B



C

Figura 20-26

Anfípodos marinos. **A**, Anfípodo nadador libre, *Anisogammarus* sp. **B**, Camarón esqueleto, *Caprella* sp. sobre una colonia de briozoos; se parece a una mantis religiosa. **C**, *Phronima*, un anfípodo marino pelágico sujeto a la túnica de una salpa (subfilo Urocordados, Capítulo 26). Nada mediante sus apéndices abdominales, que sobresalen de la abertura del tunicado con forma de barril; el anfípodo maniobra para capturar sus presas. La túnica no se observa.

**Figura 20-27**

Meganyctiphanes (orden Eufasiáceos) «krill del norte».

patas torácicas tienen exopodios (Figura 20-27). La mayoría son bioluminiscentes, con un órgano denominado **fotóforo** que tiene una sustancia productora de luz. Algunas especies pueden aparecer en enormes enjambres que pueden superar los 45 m² y extenderse de 100 a 500 m en una dirección única. Constituyen la dieta principal de las ballenas y de muchos peces. De los huevos eclosionan nauplios y el desarrollo es directo.

Orden Decápodos

Los decápodos tienen tres pares de maxilípedos y cinco pares de patas marcha-

doras, de los cuales el primero está muy modificado y forma las pinzas (quelas). El tamaño oscila entre unos pocos milímetros hasta el más grande de todos los artrópodos, el cangrejo araña japonés, cuyas quelas tienen una envergadura de 4 m. Los cangrejos de río, las langostas, los cangrejos y los langostinos pertenecen a este grupo (Figuras 20-28 y 20-29). Hay alrededor de 10 000 especies de decápodos y el orden es extremadamente diverso. Tienen una gran importancia ecológica y económica, y numerosas especies sirven de alimento al hombre.

Los cangrejos, especialmente, presentan una gran diversidad de formas.



A



B



C



D



E

Figura 20-28

Crustáceos decápodos. **A**, El cangrejo de roca naranja brillante tropical, *Grapsus grapsus*, constituye una notable excepción a la regla de que la mayoría de los cangrejos tienen una coloración críptica. **B**, Cangrejo ermitaño, *Elassochirus gilli*, tiene un exoesqueleto abdominal blando, vive en la concha de un caracol que lleva con él y en el que se puede recoger para su protección. **C**, Cangrejo violinista macho, *Uca* sp., exhibe su gran quelipedo para señalar su territorio, y como amenaza y combate. **D**, Camarón rojo nocturno, *Rhynchocinetes rigens*, merodea por cuevas y salientes de los arrecifes coralinos, pero sólo por la noche. **E**, El bogavante espinoso, *Panulirus argus* (mostrado aquí) y el bogavante del norte, *Homarus americanus*, son consumidos con gusto por la gente.



Figura 20-29

El cangrejo esponja, *Dromidia antillensis*. Este cangrejo es una de las especies que deliberadamente se enmascara y camufla con materiales que recoge de su entorno inmediato.

Aunque recuerdan al esquema del cangrejo de río, difieren de éstos por tener un cefalotórax más ancho y un abdomen reducido. Ejemplos familiares a lo largo de la costa marina son los cangrejos ermitaños (Figura 20-28B), que viven en las conchas de caracoles ya que su abdomen no está protegido por el mismo exoesqueleto pesado que tienen en su parte anterior; los cangrejos violinistas, *Uca* (Figura 20-28C) que excavan en la arena justo en el nivel de marea alta y salen para correr por encima de la arena cuando la marea baja; y los cangrejos araña, como *Libinia*, y el interesante cangrejo decorador *Oregonia* y otros, que cubren sus caparazones con esponjas o anéno-

mas de mar para conseguir un disfraz protector (Figura 20-29).

FILOGENIA Y RADIACIÓN ADAPTATIVA

FILOGENIA

Las interrelaciones de los crustáceos con otros artrópodos constituyen, desde hace tiempo, un rompecabezas. La controversia sobre si los Artrópodos son un grupo polifilético se trató en el Capítulo 19. Tradicionalmente los crustáceos se han unido a los unirrámeos (insectos y miriápodos, Capítulo 21) en un grupo conocido como Mandibulados, por tener man-

dióbulas (en contraste con los Queliceros). Críticos de este tradicional agrupamiento han argumentado que las mandíbulas de cada uno de los grupos son diferentes y que no han sido heredadas de un antecesor común. Además de algunas diferencias en la musculatura, las mandíbulas de los crustáceos son multiarticuladas y las superficies masticadoras están en las bases, «mandíbula gnatóbásica», mientras que las mandíbulas de los unirráneos son uniaarticuladas y la superficie masticadora está en la parte distal, «mandíbula completa». No obstante, los partidarios de la «hipótesis mandibular» mantienen que estas diferencias no son tan fundamentales como para que no pudieran haber aparecido durante los 550 millones de años de historia del taxón mandibulados. Así mismo, señalan las numerosas semejanzas que existen entre los crustáceos y los unirráneos, como la estructura básica de los ommatidios, el cerebro tripartito, y la cabeza, primitivamente de cinco metámeros, cada uno de ellos con un par de apéndices.

Esta hipótesis mandibular puede representarse en un cladograma (Figura 20-30).

Entre los crustáceos, los remipedios parecen ser las más primitivas de las formas conocidas (Figura 20-30). Tienen un cuerpo largo, sin tagmatizar por detrás de la cabeza, un cordón nervioso ventral doble, y ciegos digestivos con disposición seriada. Los fósiles de un artrópodo del período Missisipiense parecen ser un grupo hermano de los remipedios y pueden arrojar luz sobre el origen de los apéndices birráneos, ya que tienen *dos pares* de apéndices en cada metámero. Es posible que actualmente cada metámero represente dos metámeros ancestrales que se han unido (condición diplópoda)*. Dicha condición la hemos visto en los diplópodos (p. 410), una clase de los unirráneos con dos pares de patas en cada metámero. En el crustáceo ancestral, las bases de los pares de apéndices sobre los metámeros diplópodos se ha-

bían fusionado para dar un apéndice birráneo, con dos ramas sobre un protopodio común.

RADIACIÓN ADAPTATIVA

Los crustáceos han invadido todos los nichos acuáticos, demostrando una gran radiación adaptativa. Incuestionablemente, son los artrópodos que dominan el medio marino, y comparten con los insectos el dominio de los hábitat dulciacuáticos. La invasión del medio terrestre es más limitada, sólo los isópodos han obtenido un notable éxito. Hay otros pocos ejemplos de crustáceos terrestres, como son los cangrejos de tierra. La clase más diversa es la de los malacostráceos, y el grupo más abundante es el de los copépodos. Ambos incluyen formas filtradoras y carroñeras. Los copépodos han tenido un particular éxito como parásitos tanto de vertebrados como de invertebrados, y parece claro que los copépodos parásitos actuales son el resultado de numerosas invasiones de tales nichos.

* Emerson, J. J., and F. R. Schram. 1990. *Science* 250:667-669.

CLASIFICACIÓN DEL SUBFILO CRUSTÁCEOS

La clasificación de los crustáceos de categoría superior es compleja y sujeta a cambios según se dispone de nuevos datos. La siguiente clasificación cuenta con varias fuentes bibliográficas. En ella omitimos muchos taxones menores.

Clase Remipedios (L. *remipedes*, remos, patas). Sin caparazón; protopodios uniaarticulados; anténulas y antenas birráneas; todos los apéndices del tronco similares; apéndices cefálicos prensiles; el metámero de los maxilípedos fusionado con la cabeza; tronco no regionalizado. Ejemplo: *Speleonectes*.

Clase Cefalocáridos (G. *kephale*, cabeza + *karis*, camarón + *idos*, sufijo plural). Sin caparazón; filopodios; protopodio uniaarticulado; anténulas unirráneas y antenas birráneas; carecen de ojos compuestos; sin apéndices abdominales; maxilípedos semejantes a las patas torácicas. Ejemplo: *Hutchinsoniella*.

Clase Branquiópodos (G. *branchia*, branquia + *pous, podos*, pie). Filopodios; con o sin caparazón; sin maxilípedos; anténulas reducidas; con ojos compuestos; sin apéndices abdominales; maxilas reducidas.

Orden Anostráceos (G. *an*, prefijo que significa: sin + *ostrakon*, concha): **camarón duende** y **camarón de las salinas**. Sin caparazón; sin apéndices abdominales; antenas unirráneas. Ejemplos: *Artemia*, *Branchinecta*.

Orden Notostráceos (G. *notos*, el dorso + *ostrakon*: concha): **camarones renacuajo**. El caparazón forma un gran escudo dorsal; con apéndices abdominales, reducidos posteriormente; antenas vestigiales. Ejemplos: *Triops*, *Lepidurus*.

Orden Cladóceros (G. *klados*, rama + *keras*, cuerno): **pulgas de agua**. Caparazón plegado que generalmente encierra el tronco pero no la cabeza; antenas birráneas; sin apéndices abdominales. Ejemplos: *Daphnia*, *Leptodora*.

Orden Concostráceos (G. *konche* + *ostrakon*, concha): **camarones almeja**. Caparazón bivalvo que encierra todo el cuerpo; antenas birráneas; todo el tronco con apéndices semejantes. Ejemplo: *Lynceus*.

Clase Maxilópodos (L. *maxila*, quijada + *pous, podos*, pie). Generalmente tienen cinco metámeros cefálicos, seis torácicos y cuatro abdominales, pero son comunes las reducciones; carecen de apéndices típicos en el abdomen; ojo nauplio de estructura única (ojo maxilopodiano); con o sin caparazón.

Subclase Ostrácodos (G. *ostrakodes*, testáceos, que tienen una concha): **ostrácodos**. Caparazón bivalvo que encierra por completo el cuerpo; cuerpo no segmentado o con segmentación indiferenciada; no más de dos pares de apéndices torácicos. Ejemplos: *Cypris*, *Cypridina*, *Gigantocypris*.

Subclase Mistacocáridos (G. *mystax*, bigote + *karis*, camarón): **camarones con bigote**. Sin caparazón; cuerpo formado por cefalón y tronco, éste con diez segmentos; telson con prolongaciones caudales en forma de uña; apéndices cefálicos casi idénticos y unirráneos excepto antenas y mandíbulas que son birráneas; del segundo al quinto metámero con apéndices cortos uniaarticulados. Ejemplo: *Derocheilocaris*.

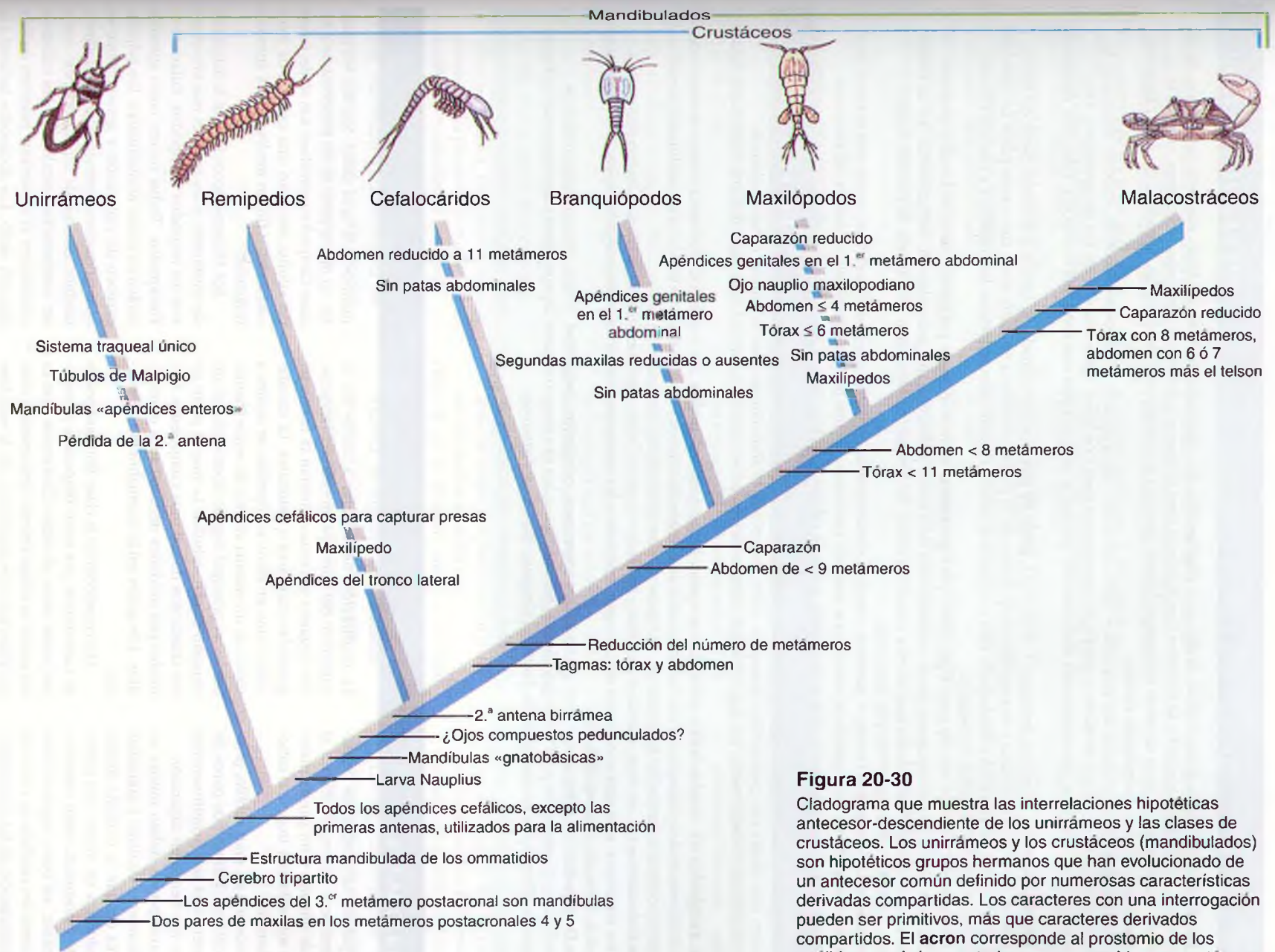


Figura 20-30

Cladograma que muestra las interrelaciones hipotéticas antecesor-descendiente de los unirrámeos y las clases de crustáceos. Los unirrámeos y los crustáceos (mandibulados) son hipotéticos grupos hermanos que han evolucionado de un antecesor común definido por numerosas características derivadas compartidas. Los caracteres con una interrogación pueden ser primitivos, más que caracteres derivados compartidos. El **acron** corresponde al prostomio de los anélidos, es el cierre anterior y no se considera un metámero. Los caracteres indicados entre paréntesis son los presumiblemente originados dentro del grupo subsecuente al origen del propio grupo. Éstos serían ejemplos de características paralelas o convergentes que se han originado en más de una clase.

CLASIFICACIÓN DEL SUBFILO CRUSTÁCEOS (Continuación)

Subclase Copépodos (G. *kope*, remar + *pous*, *podos*, pie): **copépodos**. Sin caparazón; típicamente tórax con siete metámeros, de los cuales el primero, y a veces al segundo, se fusionan con la cabeza para formar el cefalotórax; anténulas unirrámeas; antenas bi- o unirrámeas; de cuatro a cinco pares de patas nadadoras; formas parásitas a menudo muy modificadas. Ejemplos: *Cyclops*, *Diaptomus*, *Calanus*, *Ergasilus*, *Lernaea*, *Salmincola*, *Caligus*.

Subclase Tantulocáridos (L. *tantulus*, tan pequeño + *caris*, camarón). Sin apéndices cefálicos reconocibles, excepto antenas en las hembras sexuadas; estilete cefálico mediano y sólido; seis metámeros torácicos libres, cada uno con un par de apéndices; cinco metámeros anteriores birrámeos; seis metámeros abdominales; diminutos ectoparásitos con forma de copépodo. Ejemplos: *Basipodella*, *Deoterthon*.

Subclase Branquiuros (G. *branchia*, branquia + *uros*, cola): **piojo de pez**. Cuerpo ovalado; la cabeza y la mayor parte del tronco cubiertos por un caparazón aplanado e incompletamente fusionado al primer metámero torácico; tórax con cuatro pares de apéndices birrámeos; abdomen no segmentado, bilobulado; ojos compuestos; antenas y anténulas reducidas; las maxilulas a menudo forman discos succionadores. Ejemplos: *Argulus*, *Chonopeltis*.

Subclase Cirrípedos (L. *cirrus*, rizo de pelo + *pes*, *pedis*, pie): **percebes**. Adultos sésiles o parásitos; cabeza reducida y abdomen rudimentario; carecen de ojos compuestos pares; segmentación del cuerpo indiferenciada; generalmente hermafroditas; en las formas libres el caparazón da lugar a un manto que secreta placas calcáreas; las antenas se convierten en órganos de fijación, luego desaparecen. Ejemplos: *Balanus*, *Pollicipes*, *Sacculina*.

Clase Malacostráceos (G. *malakos*, blando + *ostrakon*, concha). Generalmente con ocho segmentos torácicos, y seis más el telson en el abdomen; todos los segmentos con apéndices; anténulas a menudo birrámeas; los tres primeros pares de apéndices del tórax con frecuencia son maxilípedos; el caparazón, que a veces falta, cubre la cabeza y parte o todo el tórax; los epipodios torácicos generalmente son branquias.

Orden Isópodos (G. *isos*, igual + *pous*, *podos*, pie): **isópodos**. Sin caparazón; anténulas generalmente unirrámeas, a veces vestigiales; ojos sésiles (sin pedúnculo); branquias sobre los apéndices abdominales; por lo general cuerpo aplanado dorsoventralmente; normalmente los segundos apéndices torácicos no son prensiles. Ejemplos: *Armadillidium*, *Caecidotea*, *Ligia*, *Porcellio*.

Orden Anfípodos (G. *amphis*, sobre ambos lados + *pous*, *podos*, pie): **anfípodos**. Sin caparazón; anténulas a menudo birrámeas; ojos usualmente sésiles; branquias sobre las coxas torácicas; segundo y tercer par de apéndices torácicos generalmente prensiles; típicamente cuerpo comprimido lateralmente. Ejemplos: *Orchestia*, *Hyaella*, *Gammarus*.

Orden Eufasiáceos (G. *eu*, bien + *phaios*, luminoso, brillante + L. *aceos*, sufijo, perteneciente a): **krill**. Caparazón fusionado a todos los segmentos torácicos aunque sin encerrar por completo a las branquias; sin maxilípedos; todos los apéndices torácicos con exopodios. Ejemplo: *Meganyciphanes*.

Orden Decápodos (G. *deka*, diez + *pous*, *podos*, pie): **camarones, cangrejos, langostas**. Todos los segmentos torácicos fusionados con el caparazón y cubiertos por él; ojos pedunculados; los tres primeros pares de apéndices torácicos modificados en maxilípedos. Ejemplos: *Penaeus*, *Cancer*, *Pagurus*, *Grapsus*, *Homarus*, *Panulirus*.

Resumen

Además de un par de mandíbulas, los crustáceos y los unirrámeos tienen en común al menos un par de antenas y un par de maxilas. Sus tagmas son: cabeza y tronco, o cabeza, tórax y abdomen.

Los Crustáceos son un gran subfilo, principalmente acuáticos. Tienen dos pares de antenas, sus apéndices son primitivamente birrámeos y muchos tienen un caparazón.

Todos los artrópodos deben mudar su cutícula periódicamente (ecdisis) y aumentar su tamaño antes de que la cutícula recién secretada se endurezca de nuevo. Los períodos de premuda y postmuda están controlados hormonalmente, así como algunos otros procesos, tales como los cambios de color del cuerpo y la diferenciación de las características sexuales.

Los hábitos alimentarios varían ampliamente en los crustáceos y hay muchos depredadores, carroñeros, filtradores y parásitos.

La respiración tiene lugar a través de la superficie del cuerpo o mediante branquias. Los órganos excretores toman la forma de glándulas maxilares o antenales. La circulación, como en otros artrópodos, se realiza a través de un sistema abierto de senos (hemocel) y el principal órgano bombeador es un corazón dorsal, tubular. La mayor parte de los crustáceos tienen ojos compuestos formados por unidades denominadas ommatidios. Los sexos están normalmente separados.

Los crustáceos de la clase Branquiópodos se caracterizan por tener filopodios y contener, entre otros, al orden Cladóceros, que es un grupo ecológicamente importante como zooplankton. Los miembros de la subclase Copépodos carecen de caparazón y de apéndices abdominales. Son muy abundantes y se encuentran entre los más importantes consumidores primarios en muchos ecosistemas

marinos y de agua dulce. Muchos son parásitos. La mayor parte de los miembros de la subclase Cirrípedos (percebes) son sésiles en estado adulto, secretan una concha de placas calcáreas, y filtran mediante sus apéndices torácicos.

Los Malacostráceos forman la mayor clase de crustáceos, y los órdenes más importantes son los Isópodos, Anfípodos, Eufasiáceos y Decápodos. Todos tienen tanto apéndices torácicos como abdominales. Los isópodos carecen de caparazón y generalmente son aplanados dorsoventralmente. Los anfípodos también carecen de caparazón, pero suelen ser comprimidos lateralmente. Los eufasiáceos constituyen el importante plancton oceánico llamado «krill». Los decápodos incluyen a los cangrejos de mar, camarones, bogavantes, cangrejos de río y otros; tienen cinco pares de patas marchadoras (incluyendo los quelípedos) en el tórax.

Cuestionario

1. ¿Cuáles son los tagmas y apéndices de la cabeza de los crustáceos? ¿Qué otras características importantes distinguen a los crustáceos de los otros grupos de artrópodos?
2. Defina los siguientes términos: tergo, esterno, furca caudal, telson, protopodio, exopodio, endopodio, epipodito y endito.
3. ¿Qué se entiende por estructuras homólogas? ¿Qué quiere decir homología seriada, y cómo muestran los crustáceos la homología seriada?
4. Diferencie un hemocele de un celoma.
5. Describa brevemente la respiración y circulación del cangrejo de río.
6. Describa brevemente la función de las glándulas maxilares y antenales de los crustáceos.
7. ¿Cómo detectan los cangrejos de río los cambios de posición?
8. ¿Cuál es la unidad fotorreceptora de un ojo compuesto? ¿Cómo se ajustan estas unidades a la cantidad variable de luz?
9. ¿Qué es un nauplio? ¿Qué diferencia hay entre un desarrollo directo y uno indirecto en los crustáceos?
10. Describa el proceso de muda en los crustáceos, incluyendo la acción de las hormonas.
11. De las clases y subclases de crustáceos, Branquiópodos, Ostrácodos, Copépodos, Cirripedos y Malacostráceos, ¿cuáles son las más diversas? ¿Y las más numerosas? Diferencie unas de otras.
12. Compare y contraste los Isópodos, Anfípodos, Eufasiáceos y Decápodos.
13. ¿Cuál es el significado de los remipedios en las hipótesis sobre el origen de los crustáceos?

Bibliografía

Véase también la Bibliografía general de la Parte III, p. 631.

Bliss, D. E. (editor in chief). 1982-1985. The biology of Crustacea, vols. 1-10. New York, Academic Press, Inc. *Esta serie es una obra estándar de referencia para todos los aspectos de la biología de los crustáceos.*

Cameron, J. N. 1985. Molting in the blue crab. *Sci. Am.* **252**: 102-109 (May). *Se describe el ciclo vital y desarrollo del comercialmente valioso cangrejo azul Callinectes sapidus. Los estudios sobre la química de los procesos de muda pueden tener importantes beneficios económicos.*

Cronin, T. W., N. J. Marshall, and M. F. Land. 1994. The unique visual system of the mantis shrimp. *Amer. Sci.* **82**: 356-365. *Los antecesores de los camarones*

mantis divergieron de otros crustáceos hace unos 400 millones de años. El preciso golpe de rapina de estos depredadores agresivos requiere un sistema de visión muy refinado.

Emerson, M. J., and F. R. Schram. 1990. The origin of crustacean biramous appendages and the evolution of the Arthropoda. *Science* **250**: 667-669. *Se aporta la evidencia del fósil misisipiense Tesnusocaris de que los apéndices birrámeos de los crustáceos pueden tener su origen por fusión de las patas en un metámero diplópodo.*

Huys, R., G. A. Boxhall, and R. J. Lincoln. 1993. The tanculocaridan life cycle: the circle closed? *J. Crust. Biol.* **13**: 432-442. *La hipótesis de actualidad de un ciclo partenogenético que alterna con uno que incluye*

fecundación de estas pequeñas y extrañas criaturas.

Ritchie, L. E., and J. T. Høeg. 1981. The life history of *Lernaeodiscus porcellanae* (Cirripedia: Rhizocephala) and coevolution with its porcellanid host. *J. Crust. Biol.* **1**: 334-347. *Se describe el ciclo vital y los cuidados maternos dados al parásito por sus hospedadores. Una historia fascinante.*

Schmitt, W. L. 1965. Crustaceans. Ann Arbor, The University of Michigan Press. *Un libro pequeño y bueno escrito por uno de los estudiosos más eminentes del grupo. De lectura muy interesante y fácil de entender.*

Schram, F. R. 1986. Crustacea. New York, Oxford University Press. *En la actualidad, éste es el informe más completo.*

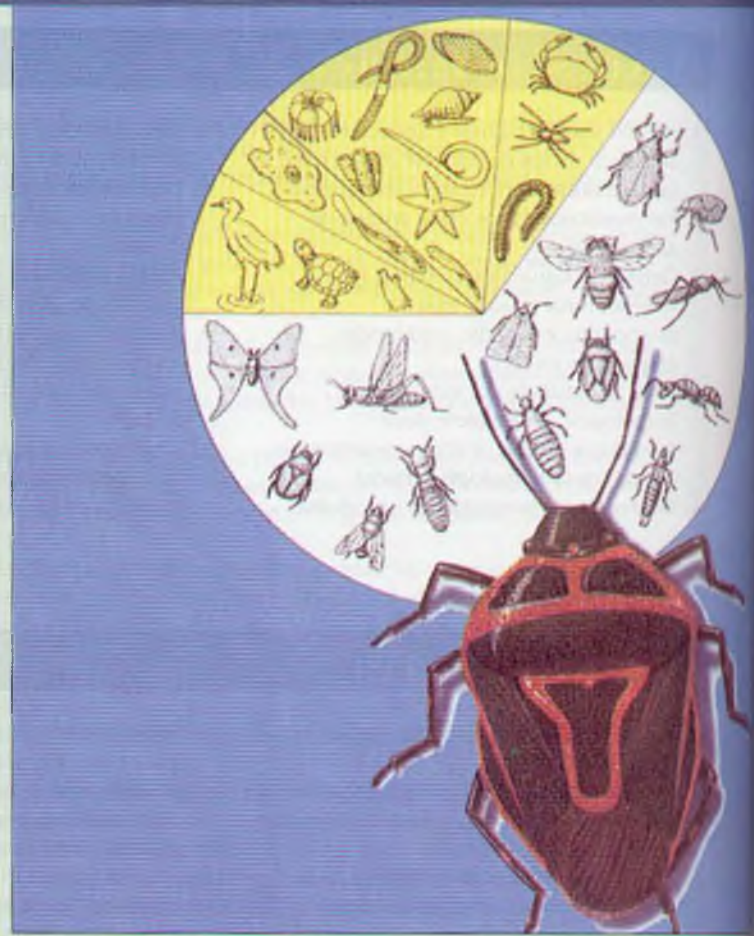
21

Los mandibulados terrestres

Filo Artrópodos

Unirrámeos:

*Clases Quilópodos,
Diplópodos, Paurópodos,
Sínfilos e Insectos*



Una combinación victoriosa

Tratándolo como un ejército invasor, Túnez, Argelia y Marruecos se han movilizado para combatir la más seria infestación de langostas en los últimos 30 años. Miles de millones de insectos causaron extensos daños a los cultivos, y constituyen una amenaza para las delicadas economías de África del Norte.*

Las sorprendentes pérdidas infligidas ocasionalmente por los miles de millones de langostas en África, sirven solamente como advertencia de nuestra incesante lucha con el grupo de animales que actualmente domina la Tierra: los insectos. Son mucho más numerosos que todas las especies animales del mundo juntas, y la cantidad de individuos es igualmente enorme. Algunos científicos han estimado que en la actualidad existen ¡200 millones de insectos por persona! Los insectos tienen una incomparable habilidad para adaptarse a todos los

ambientes terrestres, y virtualmente, a todos los climas.

Habiendo evolucionado originalmente de formas terrestres, desarrollaron alas e invadieron el aire 150 millones de años antes que los reptiles, las aves y los mamíferos. Muchos han invadido hábitat dulciacuícolas, donde ahora prevalecen ampliamente; sólo en el mar es limitado el número de insectos.

¿En cuánto podemos estimar el enorme número de estas criaturas? En común con otros artrópodos, los insectos tienen una combinación de valiosas adaptaciones estructurales y fisiológicas, como son: un exoesqueleto adaptable, segmentación, un eficaz sistema respiratorio y órganos sensoriales altamente desarrollados. Además, los insectos tienen una capacidad extraordinaria para sobrevivir en condiciones adversas. ■

* Del New York Times, 20 de abril de 1988.

Los miembros del subfilo Unirrámicos son artrópodos principalmente terrestres. Sólo unos pocos han vuelto a la vida acuática, generalmente de agua dulce.

El término «miriápodo», que significa «muchos pies», se utiliza comúnmente para designar a un grupo de cuatro clases de unirrámeos que han desarrollado un patrón de dos tagmas —cabeza y tronco— con apéndices pares en la mayoría o en todos los metámeros del cuerpo. Los miriápodos incluyen a los quilópodos (ciempiés), los diplópodos (milpiés), los paurópodos y los sínfilos.

Los insectos han desarrollado un patrón de tres tagmas —cabeza, tórax y abdomen— con apéndices en la cabeza y en el tórax, pero muy reducidos o sin ellos en el abdomen. El antecesor común de los insectos probablemente se parecía, en la forma general del cuerpo, a los miriápodos.

Los unirrámeos tienen solamente un par de antenas, y sus apéndices son siempre unirrámeos, nunca birrámeos como los de los crustáceos. Aunque algunos insectos jóvenes son acuáticos y tienen branquias, éstas no son homólogas de las de los crustáceos.

Los insectos y miriápodos utilizan tráqueas para el transporte de los gases

respiratorios directamente hasta y desde todas las células del cuerpo, de una manera semejante a los onicóforos y algunos arácnidos.

La excreción generalmente se realiza en túbulos de Malpigio.

CLASE QUILÓPODOS

Los quilópodos (*G. cheilos*, margen, labio + *pous, podos*, pie), o ciempiés, son formas terrestres de cuerpos aplanados que pueden presentar desde unos pocos a 177 metámeros (Figura 21-1). Cada metámero, excepto el primero después de la cabeza, y los dos últimos del cuerpo, lleva un par de patas articuladas. Los apéndices del primer segmento del cuerpo están modificados para formar uñas venenosas.

Los apéndices cefálicos son similares a los de los insectos. Hay un par de antenas, un par de mandíbulas y uno o dos pares de maxilas. En la cabeza tienen además un par de ojos formados por grupos de ocelos.

El sistema digestivo es un tubo recto en cuyo extremo anterior vierten las glándulas salivales. En la parte posterior del intestino desembocan dos pares de túbulos de Malpigio. Presentan un corazón

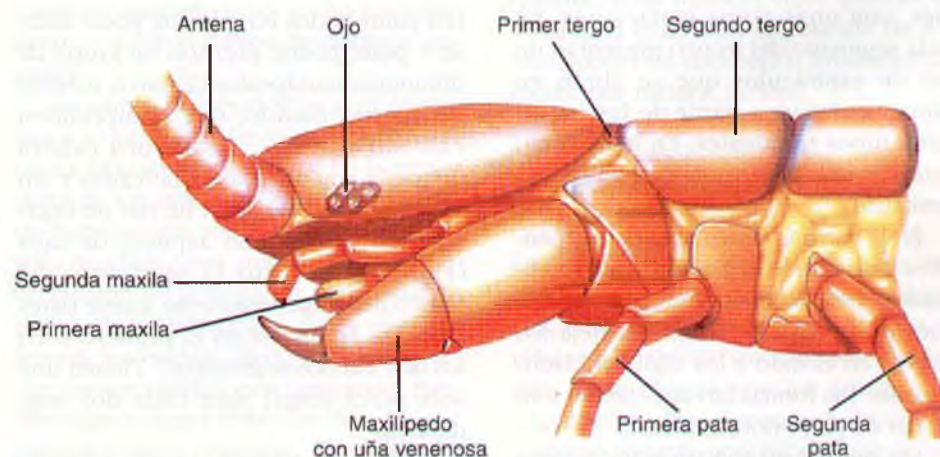
alargado con un par de arterias en cada metámero. El corazón tiene una serie de ostiolas para facilitar el retorno de la sangre desde el hemocoele. La respiración se realiza mediante un sistema traqueal de tubos ramificados que parten de un par de espiráculos en cada metámero. El sistema nervioso es típicamente artropodiano, y hay también un sistema nervioso visceral.

Los sexos son separados, con gónadas impares y conductos pares. Algunos ciempiés son ovíparos y otros vivíparos. Los jóvenes son semejantes a los adultos.

Los ciempiés prefieren lugares húmedos, como las partes ocultas de los troncos, cortezas y piedras. Son muy ágiles y carnívoros, alimentándose de lombrices de tierra, cucarachas y otros insectos. Matan a sus presas con sus uñas venenosas y luego las mastican con sus mandíbulas. El ciempiés casero común, *Scutigera* (*L. scutum*, escudo + *gera*, portador), que tiene 15 pares de patas, se ve a menudo escabulléndose en los cuartos de baño y sótanos húmedos, donde captura insectos. La mayoría de las especies son inofensivas para el hombre, aunque muchos ciempiés tropicales, algunos de los cuales pueden alcanzar una longitud de 30 cm, son peligrosos.



A



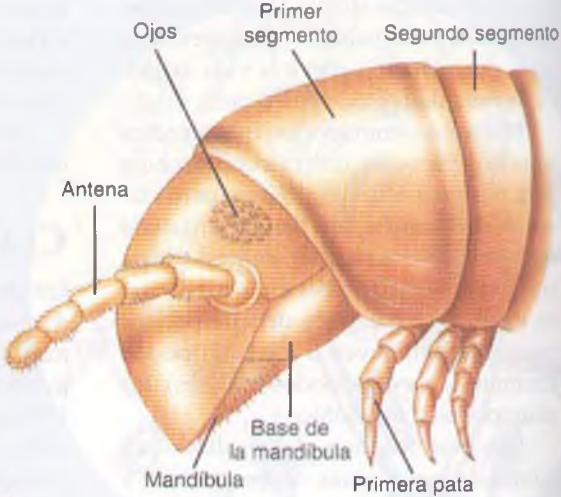
B

Figura 21-1

A, Ciempiés, *Scolopendra* (clase Quilópodos). Casi todos los segmentos tienen un par de apéndices. El primer segmento lleva un par de uñas venenosas que, en algunas especies, pueden causar graves daños. Los ciempiés son carnívoros. B, Cabeza de un ciempiés.



A



B

Figura 21-2
A. Milpiés, *Narceus americanus*. Obsérvese la duplicación típica de los apéndices en la mayoría de los segmentos (diplosegmentos).
B. Cabeza de milpié.

CLASE DIPLÓPODOS

Los diplópodos (G. *diplos*, doble, dos + *pous*, *podos*, pie) se conocen comúnmente como milpiés. A pesar de que no tienen tantas patas, presentan un elevado número de apéndices, ya que cada segmento del tronco tiene dos pares, condición que puede tener su origen en la fusión de pares de metámeros (p. 404). Sus cuerpos cilíndricos están formados por 25 a 100 segmentos. El corto tórax comprende cuatro segmentos, cada uno con un par de patas.

La cabeza lleva dos grupos de ojos simples y un par de antenas, mandíbulas y maxilas. La estructura general del cuerpo es semejante a la de los ciempiés, con unas pocas variaciones. En cada segmento del tronco presentan un par de espiráculos que se abren en cámaras aéreas, a partir de las cuales salen tubos traqueales. En el extremo anterior se encuentran dos aberturas genitales.

En la mayoría de los milpiés los apéndices del séptimo segmento están modificados como órganos copuladores. Después de la cópula la hembra deja los huevos en el nido y los vigila cuidadosamente. Las formas larvarias tienen sólo un par de patas por metámero.

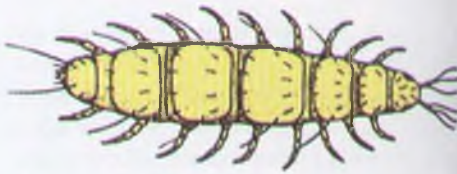
Los milpiés no son tan activos como los ciempiés, se desplazan muy despacio, con movimientos elegantes y no serpenteando como los ciempiés. Prefieren los lugares oscuros y húmedos situados

debajo de troncos o piedras. La mayoría son herbívoros, alimentándose de materia orgánica en descomposición, aunque algunos comen plantas vivas. Como son animales de movimientos lentos, muchos milpiés se enrollan cuando se les molesta. Muchos también se protegen de los depredadores secretando líquidos tóxicos o repelentes a partir de glándulas especiales (**glándulas repugnatorias**) situadas a ambos lados del cuerpo. Ejemplos comunes de esta clase son: *Spirobolus* y *Julus*, ambos con una amplia distribución.

CLASE PAURÓPODOS

Los paurópodos (G. *pauros*, poco, escaso + *pous*, *podos*, pie) son un grupo de diminutos miriápodos (2 mm o menos) de cuerpo blando, que comprenden casi 500 especies. Tienen una cabeza pequeña con antenas ramificadas y sin ojos, aunque presentan un par de órganos sensoriales con aspecto de ojos (Figura 21-3A). Sus 12 segmentos del tronco llevan generalmente nueve pares de patas (ninguna en el primero o en los dos últimos segmentos). Tienen una sola placa tergal para cada dos segmentos.

Carecen de tráqueas, espiráculos y sistema circulatorio. Los paurópodos posiblemente están estrechamente relacionados con los diplópodos, pero tienen más características primitivas.



A



B

Figura 21-3
A. Paurópodo. Miriápodos diminutos, blanquecinos, con antenas trirramificadas y nueve pares de patas. Viven en hojas, escombros y bajo piedras. Carecen de ojos pero tienen órganos sensoriales que se parecen a ellos. B. *Scutigera*, un sínfilo; pequeño miriápodo blanquecino que algunas veces resulta una plaga en las casas de campo.

A pesar de su amplia distribución, los paurópodos son los miriápodos peor conocidos. Viven en terrenos húmedos, cubiertos de hojas o de vegetación muerta, y bajo cortezas y desperdicios. Los géneros más representativos son *Pauropus* y *Allopaupopus*.

CLASE SÍFILOS

Los sínfilos (*G. sym*, junto + *phylon*, tribu) son pequeños (2 a 10 mm) y sus cuerpos se parecen a los de los ciempiés (Figura 21-3B). Viven en el humus, hojas enmohecidas y desperdicios. *Scutigera* (L. diminutivo de *Scutigera*) produce a menudo daños en plantas y flores, particularmente en los invernaderos. Son de cuerpo blando, con 14 segmentos, 12 de los cuales llevan sendos pares de patas y 1 con un par de hileras. Las antenas son largas y sin ramificar. Sólo hay descritas 160 especies.

La conducta de apareamiento de *Scutigera* es poco frecuente. El macho sitúa un espermatóforo en el extremo de un tallo. Cuando la hembra lo encuentra, lo pone dentro de su boca y almacena el espermia en sacos bucales especiales. Entonces extrae los óvulos de su gonoporo con la boca y los fija a musgos o líquenes, o en las grietas de las paredes, impregnándolos durante este proceso con el espermia y fecundándolos. Los jóvenes, al principio, tienen sólo seis o siete pares de patas.

Los sínfilos carecen de ojos, pero tienen unas fosetas sensoriales en la base de las antenas. El sistema traqueal se limita a un par de espiráculos en la cabeza y a tubos traqueales sólo en los segmentos anteriores.

CLASE INSECTOS

Los insectos (*L. insectus*, seccionado por dentro) son los más diversos y abundantes de todos los grupos de artrópodos. Hay más especies de insectos que sumadas todas las demás clases de animales juntos. El número de especies de insectos registradas se ha estimado en 1 millón, pero este número posiblemente represente sólo una fracción de las especies que existen. Hay una fuerte evidencia de una evolución continua de los insectos hasta la actualidad, aun cuando el registro fósil indica que el grupo es en su conjunto estable.

Resulta difícil apreciar el significado de este extenso grupo y su papel en el modelo biológico de la vida animal. El estudio de los insectos (**entomología**)

ocupa el tiempo y el esfuerzo de especialistas, hombres y mujeres, de todo el mundo. La lucha entre el hombre y sus insectos competidores parece interminable; es más, paradójicamente, los insectos tienen tantos vínculos en la economía de la naturaleza, en tantos papeles útiles, que sin ellos nos enfrentaríamos con grandes dificultades.

Los insectos se diferencian de los demás artrópodos por poseer en la región torácica **tres pares de patas**, y generalmente **dos pares de alas**, aunque algunos tienen un par de alas y otros carecen de ellas. El tamaño de los insectos varía desde menos de 1 mm a 20 cm de longitud, aunque la mayoría no superan los 2,5 cm. Generalmente, los insectos más grandes viven en las zonas tropicales.

DISTRIBUCIÓN

Los insectos son los animales más abundantes y difundidos en la Tierra. Se han extendido prácticamente en todos los medios susceptibles de alojar vida, excepto en las zonas profundas del mar. Relativamente hay pocos insectos marinos. Los zapateros de mar (*Halobates*), que viven en la superficie del océano, son los únicos invertebrados marinos que viven en la interfase mar-aire. Los insectos son comunes en aguas salobres, marjales marinos y en playas arenosas. Abundan en las aguas dulces, el estiércol, los bosques (especialmente en el dosel del bosque tropical) y en las plantas; se encuentran incluso en desiertos, eriales y cumbres montañosas, y como parásitos dentro y sobre el cuerpo de plantas y animales.

Su amplia distribución es posible gracias a su capacidad de vuelo y a su naturaleza altamente adaptativa. En la mayor parte de los casos son capaces de superar barreras que son casi infranqueables para muchos otros animales. Su pequeño tamaño les permite ser transportados por corrientes de agua y aire a regiones lejanas. Sus huevos, bien protegidos, pueden resistir condiciones rigurosas y pueden viajar a largas distancias llevados por pájaros y otros animales. Su agilidad y agresividad les capacita para luchar por todos los nichos posibles de un biotopo. No se les puede aplicar un modelo único de adaptaciones biológicas.

ADAPTABILIDAD

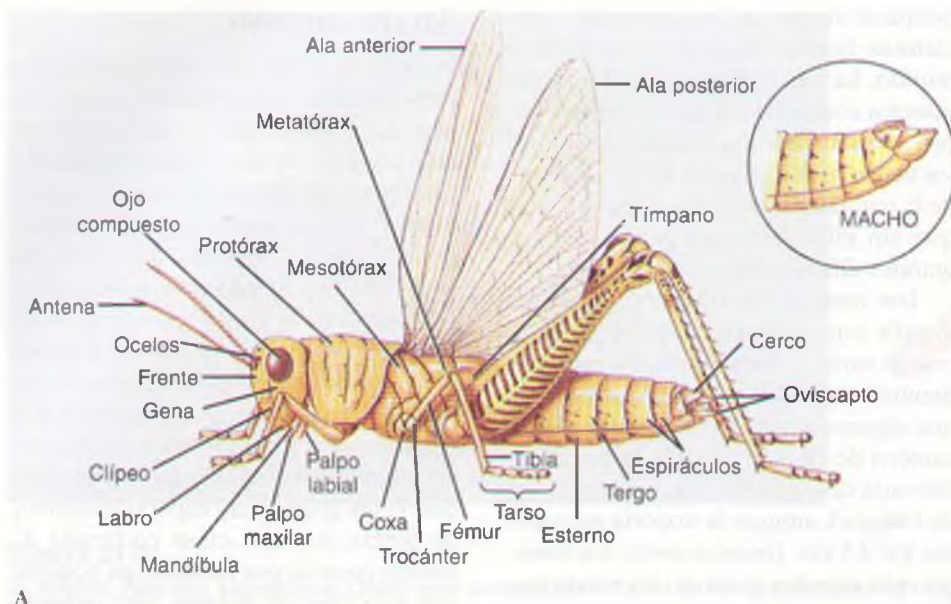
Durante su evolución, los insectos han mostrado una sorprendente adaptabilidad, como evidencia su amplia distribución y la enorme diversidad de especies. La mayoría de sus modificaciones estructurales se han producido en las alas, patas, antenas, aparato bucal y tubo digestivo. Esta amplia diversidad permite a este potente grupo aprovechar todas las fuentes de comida y cobijo. Algunos son parásitos, otros chupan savia de las plantas, otros mastican hojas, otros son depredadores y algunos viven de la sangre de diversos animales. Dentro de estos diferentes grupos hay especializaciones, de forma que una clase particular de insecto comerá, por ejemplo, las hojas de una sola clase de plantas. Esta especificidad de hábitos alimentarios reduce la competencia y en gran parte es responsable de su diversidad biológica.

Los insectos están bien adaptados a regiones secas y desérticas. El exoesqueleto duro y protector ayuda a evitar la evaporación, pero algunos insectos también extraen al máximo los líquidos de la comida y la materia fecal, así como el agua producto de su metabolismo corporal.

Como en otros artrópodos, el exoesqueleto está constituido por un sistema complejo de placas denominadas **escleritos**, conectadas unas con otras mediante uniones articuladas, flexibles y oculatas. La musculatura entre los escleritos permite al insecto realizar movimientos precisos. La rigidez de su esqueleto es atribuible a las escleroproteínas y no a la quitina, y su ligereza hace posible el vuelo. En contraste, la cutícula de los crustáceos está endurecida fundamentalmente por materia mineral.

ORGANIZACIÓN EXTERNA Y FUNCIÓN

Los insectos muestran una sorprendente variedad de características morfológicas, pero como grupo y por lo que se refiere a la tagmatización, son mucho más homogéneos que los crustáceos. Algunos insectos tienen una estructura corporal bastante generalizada, otros, sin embargo, están altamente especializados. El saltamontes, o langosta, es un tipo generalizado que se utiliza habitualmente en los laboratorios para explicar las


Figura 21-4

A. Características externas de una hembra de saltamontes. En el recuadro se muestra el segmento terminal de un macho con la genitalia externa. **B.** El saltamontes *Melanoplus* sp. (orden Ortópteros). Este gran género contiene muchas especies que constituyen plagas para la agricultura.

características generales de los insectos (Figura 21-4).

Los tagmas de los insectos son: cabeza, tórax y abdomen. La cutícula de cada metámero del cuerpo está típicamente compuesta de cuatro placas (escleritos), una dorsal (noto o tergo), una ventral (esterno) y un par de pleuras laterales. Las pleuras de los segmentos abdominales son más membranosas que esclerotizadas.

La cabeza generalmente lleva un par de ojos compuestos relativamente grandes, un par de antenas y tres ocelos. Las antenas, que varían mucho en tamaño y forma (Figura 21-5), funcionan como órganos táctiles, olfativos y en algunos casos como órganos auditivos. Las piezas bucales están formadas por cutícula especialmente endurecida, y típicamente comprenden: un labro, un par de mandíbulas, un par de maxilas, un labio y una hipofaringe en forma de lengüeta. El tipo de piezas bucales que presenta un insecto determina sus hábitos alimentarios. Algunas de estas modificaciones las trataremos más adelante.

El tórax está formado por tres metámeros: protórax, mesotórax y metatórax, cada uno con un par de patas (Figura 21-4). En la mayoría de los insectos, meso y metatórax llevan cada uno un par

Larva de mariposa de la seda



Mariposa de la seda



Escarabajo japonés



Escarabajo ajedrezado



Avispón



Sírfido (mosca)


Figura 21-5

Algunos de los distintos tipos de antenas de los insectos.

de alas. Las alas, expansiones cuticulares de la epidermis, están formadas por una doble membrana, con venas dotadas de una cutícula más gruesa, que sirven para dar rigidez a las alas. Aunque el modelo de venación varía entre las diferentes especies, se mantiene constante dentro de una misma especie; por ello se utiliza para la clasificación e identificación.

Las patas de los insectos están a menudo modificadas para realizar funciones especiales. Las formas terrestres, como los escarabajos, tienen patas marchadoras con almohadillas terminales y uñas. Estas almohadillas pueden ser pegajosas para caminar por cualquier superficie, como lo hace la mosca doméstica. Las patas posteriores de los saltamontes y grillos están adaptadas para el salto (Figura 21-6). El alacrán cebollero tiene el primer par de patas modificadas para excavar en el suelo. Las chinches de agua y muchos escarabajos acuáticos presentan apéndices en forma de pala para la natación. Para atrapar a sus presas, la mantis religiosa tiene las patas anteriores largas y fuertes (Figura 21-7). Las patas de la abeja melífera están modificadas para recolectar el polen (Figura 21-8).

El abdomen de los insectos está compuesto de 9 a 11 segmentos; el undécimo, cuando existe, está reducido a un par de cercos (apéndices en el extremo posterior). Las larvas y las ninfas presentan una serie de apéndices abdominales que faltan en los adultos. El extremo del abdomen lleva la genitalia externa (Figura 21-4A).

Por lo que se refiere a la forma del cuerpo, hay innumerables variaciones entre los insectos. Los escarabajos son generalmente gruesos y rollizos (Figura 21-9A); los caballitos del diablo, típulas y fásquidos son largos y delgados (Figura 21-9B); muchos escarabajos acuáticos son hidrodinámicos; las cucarachas son aplanadas, adaptadas a vivir en rendijas. El ovíscapo de la hembra de las avispas icneumoníidas es extremadamente largo (Figura 21-10). Los cercos en las tijeretas forman pinzas de aspecto córneo, y en los plecópteros y efémeras son largos y articulados. Las antenas son largas en las cucarachas y saltamontes, cortas en las libélulas y en la mayoría de los escarabajos, mazudas en las mariposas, y plumosas en la mayoría de las polillas. Existen además otras variaciones (Figura 21-5).

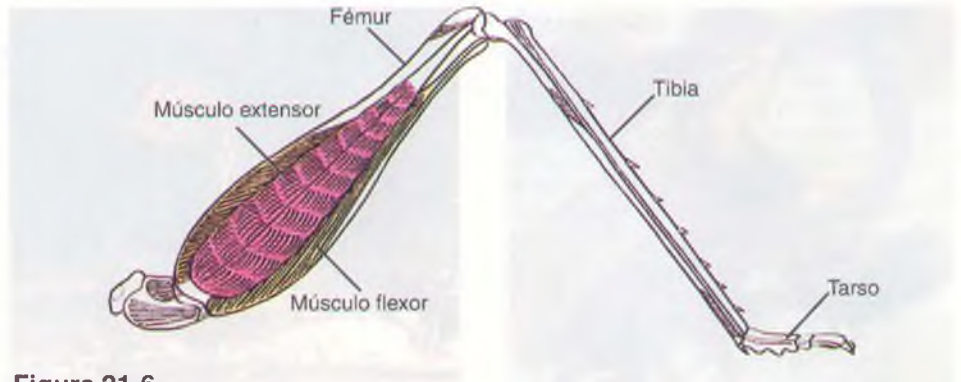


Figura 21-6

Pata posterior de un saltamonte. Los músculos que actúan en la pata se encuentran en un cilindro hueco del exoesqueleto. Aquí se insertan en la pared interna, desde la cual pueden actuar sobre las partes del miembro como palancas. Obsérvese el eje de unión y la inserción de los músculos flexores y extensores, que actúan antagónicamente para extender y flexionar el apéndice.



A



B

Figura 21-7

A, Mantis religiosa (orden Ortópteros) comiendo un insecto. B, Mantis religiosa poniendo huevos.

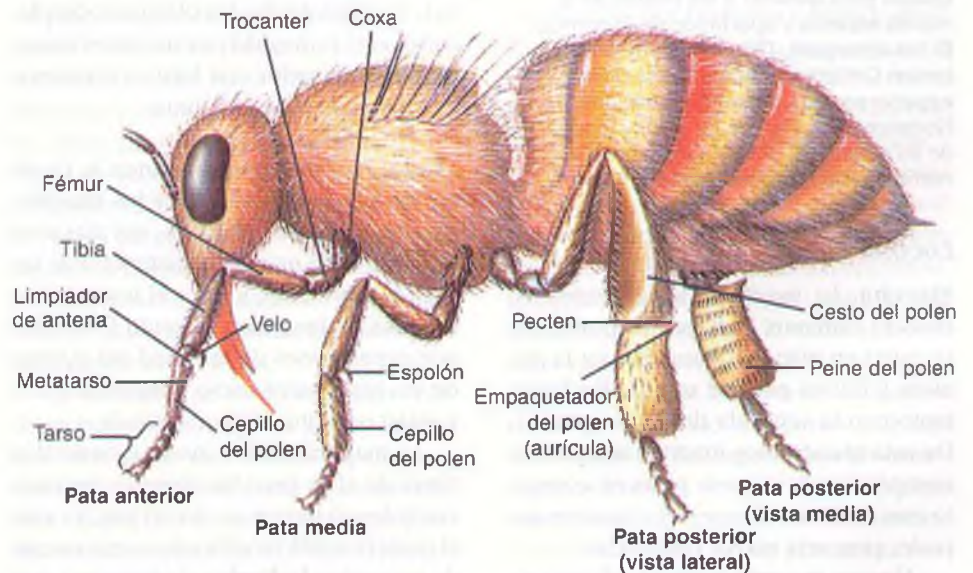


Figura 21-8

Adaptaciones de las patas de una abeja obrera. En la pata anterior, el entrante dentado cubierto con el velo se utiliza para limpiar la antena. El espolón de la pata media extrae cera de las glándulas de la cera localizadas en el abdomen. Los cepillos del polen de las patas anterior y media recogen el polen atrapado en los pelos del cuerpo y lo depositan en los cepillos del polen de las patas posteriores. Los largos pelos del pecten de una pata posterior recogen el polen de los cepillos de la pata opuesta; luego la aurícula (empaquetadora del polen) prensa el polen dentro de un cesto del polen cuando la pata es flexionada hacia atrás. Una abeja transporta su carga en los cestos hasta el panal y deposita el polen en una celda, que queda al cuidado de las obreras.



A



B

Figura 21-9

A. Escarabajo rinoceronte gigante, *Diloboderus abderus* (orden Coleópteros) de Uruguay. Aunque pudiera parecer que las expansiones, de feroz apariencia, de su cabeza y tórax les sirven para atacar y ensartar a un enemigo, en realidad los utilizan para levantar a los rivales de la misma especie y apartarlos de la comida. **B.** Insectos palo, *Diaperomera femorata* (orden Ortópteros) apareándose. Esta especie es común en gran parte de Norteamérica. Carece de alas, y a pesar de su camuflaje, sirve de alimento a numerosos depredadores.

Locomoción

Marcha. La mayoría de los insectos, cuando caminan, lo hacen disponiendo las patas en triángulo, formado por la primera y última pata de uno de los lados junto con la segunda del lado opuesto. De esta manera, los insectos mantienen siempre tres de sus seis patas en contacto con el suelo, dispuestas como un tripo, para una mayor estabilidad.

Algunos insectos, como el zapatero de agua *Gerris* (L. gero, transportar), son capaces de caminar sobre la superficie del agua. Este insecto tiene sobre las almohadillas de sus metatarsos unos pelos que no rompen la película superficial del agua, sino que la hunden ligeramente. Al des-

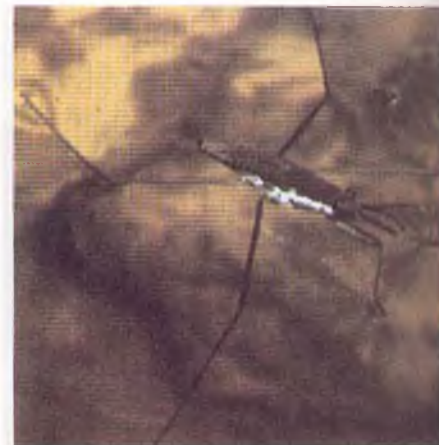
**Figura 21-10**

Una avispa icneumónida con el extremo del abdomen puntiagudo que utiliza para perforar, con su largo ovíscapo, en un árbol para encontrar un túnel hecho por la larva del escarabajo perforador de la madera. La avispa puede taladrar 13 mm o más en la madera para depositar sus huevos en la larva del escarabajo, que se convertirá en el hospedador de las larvas del icneumónido. Otras especies de icneumónidos atacan a arañas, polillas, moscas, grillos, orugas y otros insectos.

plazarse, *Gerris* sólo utiliza sus dos pares de patas posteriores y dirige el movimiento con las anteriores (Figura 21-11). El cuerpo del zapatero marino *Halobates* (*G. balos*, el mar + *bates*, el que se desliza), que aprovecha las olas para desplazarse, está protegido por un revestimiento tupido de pelos con forma de gruesos ganchos que repele el agua.

Vuelo. Los insectos comparten la facultad de volar con las aves y los mamíferos voladores. Sin embargo, sus alas evolucionaron de manera distinta a las de las aves y mamíferos, y no son homólogas. Las alas de los insectos están formadas por expansiones de la pared del cuerpo de los segmentos meso y metatorácicos y están constituidas por cutícula.

La mayoría de los insectos tiene dos pares de alas, pero los dípteros (moscas verdaderas) tienen un único par, ya que el posterior está modificado como un par de pequeños **halterios** (balancines) que vibran y son responsables del equilibrio durante el vuelo. Los machos del orden Estrepsípteros tienen sólo el par de alas posteriores y un par de halterios. Los machos de los insectos cóccidos tienen sólo un par de alas pero carecen de halterios. Algunos

**Figura 21-11**

Zapatero de agua, *Gerris* sp. (orden Hemípteros). El animal se sostiene sobre sus largas y finas patas por la tensión superficial del agua.

insectos carecen de alas. En las hormigas y las termitas, por ejemplo, únicamente tienen alas los machos y las hembras fértiles en determinados períodos; las obreras son siempre ápteras. Los piojos y las pulgas son siempre ápteros.

Las alas pueden ser finas y membranosas, como en las moscas y otros muchos insectos (Figura 21-10); gruesas y coriáceas, como los élitros de los escarabajos (Figura 21-9A); apérgaminadas, como las alas anteriores de los saltamontes; cubiertas con finas escamas, como las de las mariposas y las polillas; o cubiertas de pelos, como en las frigíneas.

Los movimientos están controlados por un conjunto de músculos del tórax. Los **músculos directos del vuelo** están unidos directamente a la propia ala; los **músculos indirectos del vuelo** no están unidos al ala y el movimiento se produce mediante alteraciones de la forma del tórax. El ala está unida al tergo torácico y, lateralmente, a un saliente pleural que actúa como punto de apoyo de la palanca (Figura 21-12). En todos los insectos la elevación del ala se consigue mediante músculos indirectos, que bajan el tergo hacia el esterno (Figura 21-12A). En las libélulas y las cucarachas la elevación se lleva a cabo por músculos directos unidos al ala, al lado del fulcro pleural. En himenópteros y dípteros todos los músculos del vuelo son indirectos. La elevación se produce cuando los músculos esternotergales se relajan y los músculos longitudinales del tórax arquean el tergo (Figura 21-12B), subiendo las articula-

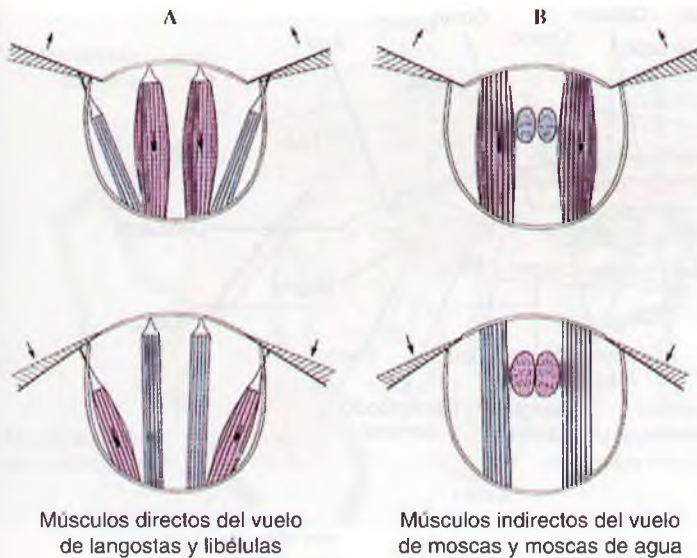


Figura 21-12

A, Músculos del vuelo de insectos como las cucarachas, en los que la elevación es por músculos indirectos y el batido por músculos directos. **B**, En insectos como las moscas y abejas, tanto la elevación como el batido se realiza por músculos indirectos. **C**, Figura en forma de ocho seguida por el ala de un insecto durante su elevación y batido.



ciones del tergo con respecto a la pleura. La elevación en escarabajos y saltamontes implica tanto a los músculos directos como a los indirectos.

La contracción muscular para el vuelo tiene dos tipos de control nervioso: **sincrónico** y **asincrónico**. Los grandes insectos como las libélulas y las mariposas tienen músculos sincrónicos, en los que una única oleada de impulsos nerviosos estimula la contracción muscular y el consiguiente golpe de ala. Los músculos asincrónicos aparecen en insectos más especializados. Su mecanismo de acción es complejo, y depende del almacenamiento de energía potencial en partes resistentes de la cutícula torácica. La contracción de un grupo de músculos (moviendo el ala en una dirección) estimula al grupo muscular antagonista, provocando su contracción (y moviendo el ala en la otra dirección). Debido a que las contracciones musculares no están en fase con la estimulación nerviosa, sólo son necesarios impulsos nerviosos ocasionales para la activación alterna de la contracción. Así son posibles batidos alares extremadamente rápidos. Por ejemplo, las mariposas (con músculos sincrónicos) pueden batir cuatro veces por segundo. Los insectos con músculos asincrónicos, como moscas y abejas, pueden vibrar a 100 batidos por segundo o más. La mosca de la fruta *Drosophila* (G. *dro*-sos, rocío + *philos*, amante) puede volar

a 300 batidos por segundo, y en ciertos mosquitos se han contado más de 1000 batidos por segundo.

Obviamente, el vuelo supone algo más que un simple movimiento de alas; se necesita un empuje hacia delante. Mientras que los músculos indirectos del vuelo alternan rítmicamente elevación y abatimiento de las alas, los músculos directos modifican el ángulo de aquéllas, actuando como alerones durante la elevación y descenso, doblando el borde de ataque de las alas hacia abajo durante el descenso y hacia arriba durante el ascenso. Esto produce un movimiento en forma de ocho (Figura 21-12C) que ayuda a expeler el aire del borde posterior de las alas. La calidad del empuje hacia delante depende, desde luego, de varios factores, como las variaciones en la venación de las alas, de su inclinación y de cómo estén recubiertas.

La velocidad de vuelo varía. Los voladores más rápidos tienen generalmente alas estrechas de movimientos rápidos, con una fuerte inclinación y una figura de ocho muy marcada. Las polillas esfinge y los tábanos son capaces de alcanzar 48 km por hora y las libélulas unos 40. Algunos insectos son capaces de realizar vuelos largos. La mariposa monarca *Danaus plexippus* (G. *Danaus*, rey mítico de Arabia) (Figura 21-26) migra hacia el Sur cientos de millas en el otoño, volando a una velocidad aproximada de 10 km por hora.

ORGANIZACION INTERNA Y FUNCIÓN

Nutrición

El aparato digestivo (Figura 21-13) consta de un tracto anterior (boca con glándulas salivales, esófago, buche para almacenar y molleja para triturar), un tracto medio (estómago y ciegos gástricos) y un tracto posterior (intestino, recto y ano). Una parte de la digestión se puede realizar en el buche, cuando el alimento se mezcla con la saliva. El tracto medio es el principal sitio de digestión y absorción, y los ciegos digestivos pueden incrementar la superficie para estas funciones. En el tramo posterior, la absorción de nutrientes es escasa (con ciertas excepciones, como las termitas xilófagas), pero es una zona fundamental para la reabsorción de agua y ciertos iones (p. 419).

La mayoría de los insectos se alimentan de los jugos de las plantas y de tejidos vegetales (**fitófagos** o **herbívoros**). Algunos insectos se alimentan de plantas específicas; otros, como los saltamontes, comen cualquier tipo de planta. Las orugas de muchas polillas y mariposas comen sólo el follaje de determinadas plantas. Ciertas especies de hormigas y termitas cultivan hongos como fuente de alimento.

Muchos escarabajos y las larvas de numerosos insectos viven sobre anima-

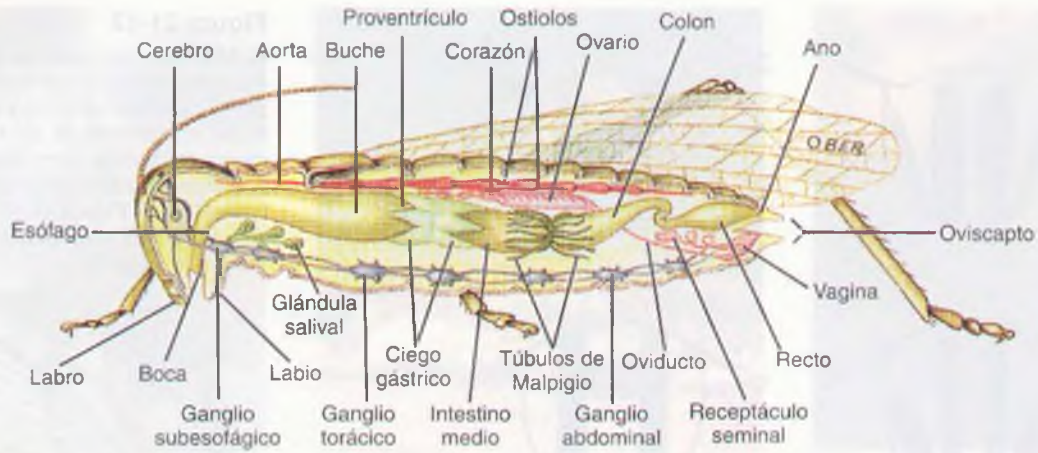


Figura 21-13
Estructura interna de la hembra de un saltamontes.



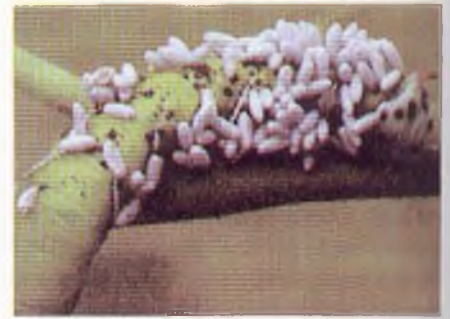
Figura 21-14
Hembra de la pulga humana, *Pulex irritans*.

les muertos (**saprófagos**). Ciertos insectos son **depredadores**, capturan y comen otros insectos, así como otros tipos de animales (Figura 21-7). Se ha comprobado que el escarabajo buceador *Cybister fimbriolatus* (G. *kybister*, buceador) no es depredador, como se suponía, sino carroñero.

Muchos insectos, tanto adultos como larvas, son **parásitos**. Por ejemplo, las pulgas (Figura 21-14) viven de la sangre de los mamíferos, y las larvas de muchas especies de avispas se alimentan de arañas y orugas (Figura 21-15). En cambio, muchos son parasitados por otros insectos; algunos de estos últimos son beneficiosos para el hombre como control de plagas. El fenómeno del parasitismo de insectos por otros insectos se conoce con el nombre de **hiperparasitismo**, y a menudo llega a ser bastante complejo.



A



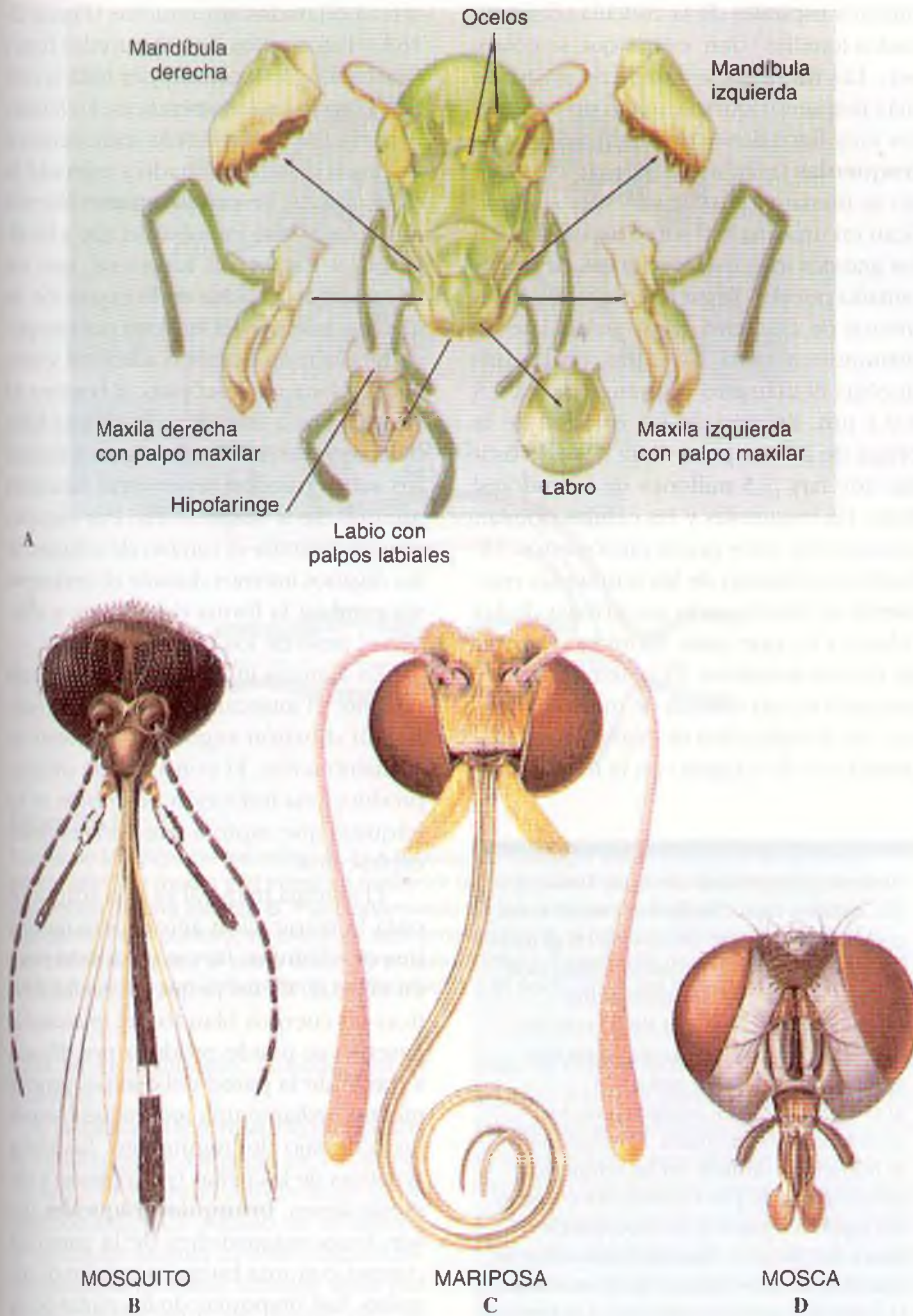
B

Figura 21-15

A. Oruga cornuda, estado larvario de una polilla esfinge (orden Lepidópteros). Más de 100 especies de Norteamérica son muy voladoras y, la mayoría, de hábitos nocturnos. Sus larvas, denominadas orugas cornudas por presentar una espina posterior grande y gruesa, constituyen con frecuencia plagas en los tomates, tabaco y otras plantas. **B.** Oruga cornuda parasitada por una pequeña avispa, *Apanteles*, que deposita sus huevos dentro de la oruga. Las larvas de la avispa han emergido, y sus pupas están sobre la piel de la oruga. Los jóvenes de las avispas emergen entre los 5 y 10 días, y la oruga generalmente muere.

Las piezas bucales están adaptadas a cada tipo de alimentación. En el **aparato bucal chupador**, las piezas están dispuestas en forma de tubo y pueden atravesar los tejidos de plantas y animales. Esta disposición está bien representada en el escorpión de agua (*Ranatra fusca*, orden Hemipteros). Este insecto, alargado en forma de palo y con un delgado tubo respiratorio caudal, presenta un pico en el que hay cuatro estiletes perforadores, formados por dos mandíbulas y dos maxilas. Estas piezas encajan entre sí y forman dos tubos: un tubo salival, para inyectar saliva en la presa, y un tubo ali-

mentario, para extraer los líquidos corporales de la presa. El mosquito también combina la perforación, con estiletes en forma de aguja, y la succión a través de un canal alimentario (Figura 21-16B). En las abejas melíferas el labio forma una «lengua» cubierta por muchos pelos. Cuando la abeja hunde su probóscide dentro del néctar, la punta de la lengua se dobla hacia arriba, y se mueve rápidamente hacia delante y hacia atrás. El líquido entra en el tubo por capilaridad y es absorbido continuamente por el bombeo de la faringe. En las mariposas y las polillas suelen faltar las mandíbulas, y las maxilas están

**Figura 21-16**

Cuatro tipos de aparatos bucales de insectos. (Ver texto para la descripción de los tipos y ejemplos.)

modificadas en una larga probóscide succionadora (Figura 21-16C) para chupar el néctar de las flores. En posición de reposo la probóscide se enrolla en una espiral plana, y cuando estos insectos se alimentan, la probóscide se extiende y el líquido es bombeado por músculos faríngeos.

Las moscas domésticas, las moscardas y las moscas de la fruta tienen un **aparato bucal lamedor-chupador** (Figura 21-16D). En el extremo del labio hay un par de lóbulos grandes y suaves, con surcos

en la superficie anterior que sirven como canales alimentarios. Estas moscas chupan alimentos líquidos o los licúan mediante secreciones salivales. Los tábanos no sólo chupan líquidos superficiales, sino que pueden morder la piel con sus afiladas mandíbulas y luego chupar la sangre.

El **aparato bucal masticador**, como el de los saltamontes y otros muchos insectos herbívoros, está adaptado para cortar y triturar el alimento (Figura 21-16A); el de la mayoría de los carnívoros

está afilado y aguzado para perforar sus presas. Las mandíbulas de los insectos masticadores son placas dentadas, fuertes, cuyos bordes pueden morder o desgarrar mientras las maxilas sujetan el alimento y lo pasan hacia la boca. A la acción mecánica hay que añadir la acción química, realizada por las enzimas segregadas por las glándulas salivales.

Circulación

En la cavidad pericárdica hay un corazón tubular (Figura 21-13) que impulsa la hemolinfa (sangre) hacia delante, a través del único vaso sanguíneo, la aorta dorsal. El latido cardíaco es una onda peristáltica. Para facilitar el paso de la hemolinfa hacia las alas y las patas presentan órganos contráctiles accesorios; también se facilita el flujo mediante movimientos del cuerpo. La hemolinfa está formada por plasma y amebocitos, y aparentemente, no actúa en el transporte de oxígeno.

Intercambio de gases

Los animales terrestres requieren un aparato respiratorio eficaz que les permita un rápido intercambio oxígeno-dióxido de carbono, y al mismo tiempo, restringir la pérdida de agua. En los insectos ésta es la función del **sistema traqueal**, una extensa red de finos tubos que se ramifican por todo el cuerpo (Figura 21-17). Los troncos traqueales se abren al exterior mediante pares de **espiráculos**, generalmente dos pares en el tórax y siete u ocho en el abdomen. Un espiráculo puede ser un simple orificio en el tegumento, como ocurre en los insectos ápteros; pero generalmente está provisto de una válvula o mecanismo de cierre para impedir la pérdida de agua. La evolución de tales mecanismos debe haber sido muy importante para la adaptación de los insectos a los ambientes secos. El espiráculo puede presentar también mecanismos de filtración a modo de placas perforadas o grupos de sedas entrecruzadas para evitar la entrada de agua, parásitos o polvo en las tráqueas.

Las **tráqueas** están formadas por una única capa de células y revestidas por cutícula, que se cambia durante la muda con el resto de la cutícula externa. Las tráqueas están sostenidas por engrosa-

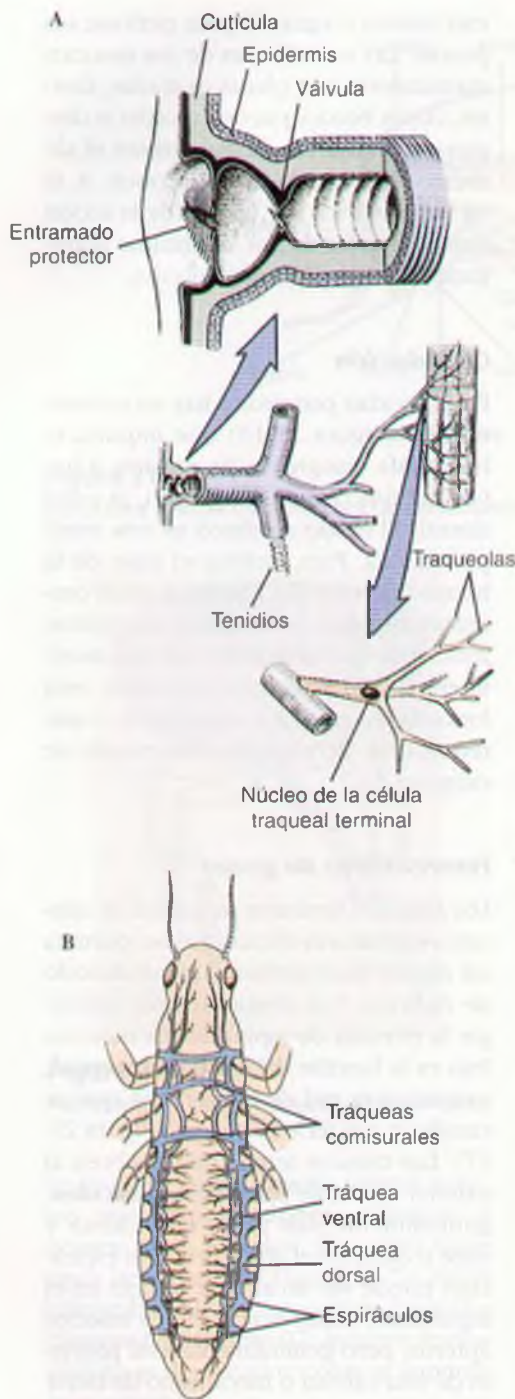


Figura 21-17

A. Relaciones entre los espiráculos, tráqueas, tenidios (bandas quitinosas que refuerzan las tráqueas) y traqueolas (esquemático). **B.** Disposición generalizada del sistema traqueal de insectos (esquemático). No están representados ni los sacos aéreos ni las traqueolas.

mientos espirales de la cutícula (denominados tenidios) que evitan que se colapsen. Las tráqueas se ramifican en tubos más pequeños que terminan en conductos muy finos llenos de líquido, llamados **traqueolas** (recubiertas por cutícula que no se muda en la ecdisis) y que se ramifican en una fina red sobre las células. En los grandes insectos las tráqueas de mayor tamaño pueden llegar a tener varios milímetros de diámetro, pero gradualmente disminuyen hasta 1 ó 2 μm . En las traqueolas el diámetro disminuye hasta 1,5 a 0,1 μm . En uno de los estados de la oruga de la mariposa de la seda se estima que hay ¡1,5 millones de traqueolas! Entre las traqueolas y las células quedan escasamente unos pocos micrómetros. De hecho, el extremo de las traqueolas realmente se hunde en la membrana de las células a las que surte, terminando cerca de las mitocondrias. El sistema traqueal proporciona un sistema de transporte eficaz, sin la utilización de pigmentos transportadores de oxígeno en la hemolinfa.

Aunque el escarabajo de agua *Dytiscus* (*G. dytikos*, capaz de nadar) puede volar, pasa la mayor parte de su vida en el agua como un excelente nadador. Utiliza una «branquia artificial», formando una burbuja de aire recogida debajo de sus élitros. La burbuja se mantiene estable gracias a una capa de pelos del abdomen, y está en contacto con los espiráculos abdominales. El oxígeno de la burbuja se difunde en las tráqueas, y es reemplazado por difusión del oxígeno del agua. Así pues, la burbuja puede funcionar durante muchas horas antes de que el dítisco necesite subir de nuevo a la superficie para recoger otra. Las larvas de los mosquitos no son buenas nadadoras, pero viven justo debajo de la superficie del agua, asomando al exterior sus cortos tubos respiratorios que parecen «periscopios» de submarinos (Figura 21.22B). Un método muy utilizado en la lucha contra los mosquitos es el derramamiento de petróleo sobre el agua, ya que así se taponan las tráqueas de las larvas y se asfixian. Las larvas de los sirfidos tienen una cola extensible que pueden alargar hasta 15 cm para alcanzar la superficie del agua.

El sistema traqueal puede también incluir **sacos aéreos**, que parecen ser trá-

queas dilatadas sin tenidios (Figura 21-18A). Estos sacos tienen paredes finas y flexibles, y se localizan por toda la cavidad corporal y los apéndices. En muchos insectos los sacos aéreos incrementan el volumen de aire inspirado y expirado. En el abdomen se producen movimientos musculares que impulsan el aire a las tráqueas y expanden los sacos, que son entonces colapsados en la expiración. En algunos insectos —la langosta por ejemplo— se produce un bombeo adicional gracias a su abdomen telescópico, al bombeo del protórax o a impulsar la cabeza hacia delante y hacia atrás. En algunos insectos los sacos pueden tener otras funciones además de la respiratoria. Por ejemplo, pueden permitir el cambio de volumen de los órganos internos durante el crecimiento sin cambiar la forma del insecto, y reducen el peso de los grandes insectos.

En algunos insectos de muy pequeño tamaño, el intercambio gaseoso se realiza por difusión según un gradiente de concentración. El consumo de oxígeno produce una reducción de presión en las tráqueas que aspiran aire a través de los espiráculos.

El sistema traqueal es una adaptación para la respiración aérea, pero muchos insectos (ninfas, larvas y adultos) viven en el agua. En las pequeñas ninfas acuáticas de cuerpos blandos, el intercambio gaseoso se puede producir por difusión a través de la pared del cuerpo, generalmente mediante una red traqueal situada justo debajo del tegumento. Las ninfas acuáticas de las perlas (plecópteros) y efémeras tienen **branquias traqueales**, que son finas expansiones de la pared del cuerpo con una buena provisión de tráqueas. Las branquias de las ninfas de las libélulas se localizan en el recto (branquias rectales) y el intercambio se produce a medida que el agua sale y entra.

Excreción y equilibrio hídrico

Los insectos y las arañas presentan un peculiar sistema excretor, constituido por **túbulos de Malpigio** que operan junto con glándulas especializadas de la pared del recto. Los túbulos de Malpigio, en número variable, son tubos ciegos finos y elásticos, que se insertan en la separación existente entre el intestino medio y el posterior (Figuras 21-13 y 21-18A). Los extremos libres de los túbulos flotan

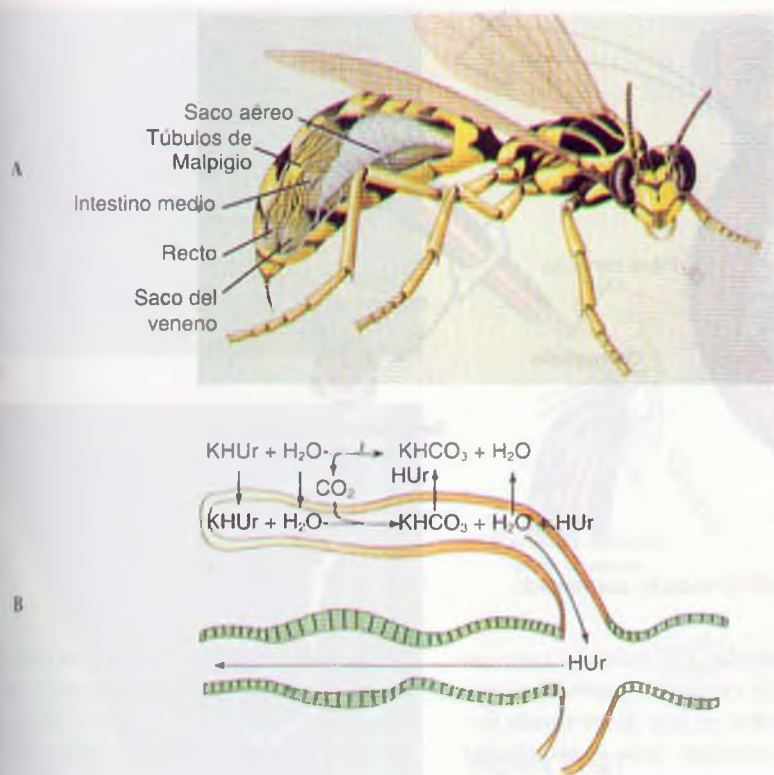


Figura 21-18

Túbulos de Malpigio de insectos. **A**, Los túbulos de Malpigio están situados en el límite entre el intestino medio y el intestino posterior (recto), como se muestra en la imagen de una sección de una avispa. **B**, Funcionamiento de los túbulos de Malpigio. Los solutos, especialmente el potasio, se excretan activamente hacia el interior de los túbulos. Le acompañan el agua y el urato ácido de potasio (KHUr). Este fluido pasa al recto, donde los solutos y el agua son activamente reabsorbidos y el ácido úrico (HUr) excretado.

libres en el hemocoele, bañados en la hemolinfa.

El mecanismo de formación de la orina en los túbulos de Malpigio de los insectos herbívoros, parece depender de la secreción activa de potasio en el interior de los túbulos (Figura 21-18B). Esta secreción primaria de iones arrastra agua por ósmosis produciendo un líquido rico en potasio. Además se excretan o difunden otros muchos solutos y materiales de desecho. En la mayoría de los insectos, el principal producto de desecho del metabolismo del nitrógeno es el ácido úrico, que virtualmente es insoluble en el agua (p. 661). El ácido úrico entra en el extremo superior del túbulo, donde el pH es ligeramente alcalino, como urato ácido de potasio (KHUr), relativamente soluble. Según pasa la orina en formación hacia el extremo inferior del túbulo, el potasio se combina con el dióxido de carbono y se reabsorbe como bicarbonato potásico (KHCO_3); el pH cambia a ácido (pH 6,6) y el ácido úrico (HUr), insoluble, preci-

pita. Al drenar la orina al tubo digestivo y pasar a través de él, las glándulas rectales especializadas absorben cloro, sodio (y en algunos casos potasio) y agua.

Dado que los requerimientos de agua varían según los distintos tipos de insectos, esta capacidad de reciclar el agua y las sales es muy importante. Los insectos que viven en ambientes secos pueden reabsorber prácticamente toda el agua a partir del recto, produciendo una mezcla de orina y heces casi seca. Los insectos que se alimentan de hojas, toman y excretan una mayor cantidad de líquidos. Las larvas de agua dulce necesitan excretar agua y conservar las sales. Los insectos que se alimentan de frutos secos necesitan conservar agua y excretar sales.

Sistema nervioso

El sistema nervioso es, en general, parecido al de los crustáceos, con una tendencia similar a la fusión de ganglios (Figura 21-13). Cierta número de insectos

tienen un sistema de fibras nerviosas gigantes. También poseen un sistema nervioso estomodeal análogo al sistema nervioso autónomo de los vertebrados. Presentan células neurosecretoras en varias partes del cerebro, con una función endocrina; no obstante, se conoce poco acerca de su actividad si se exceptúa su papel en la muda y en la metamorfosis.

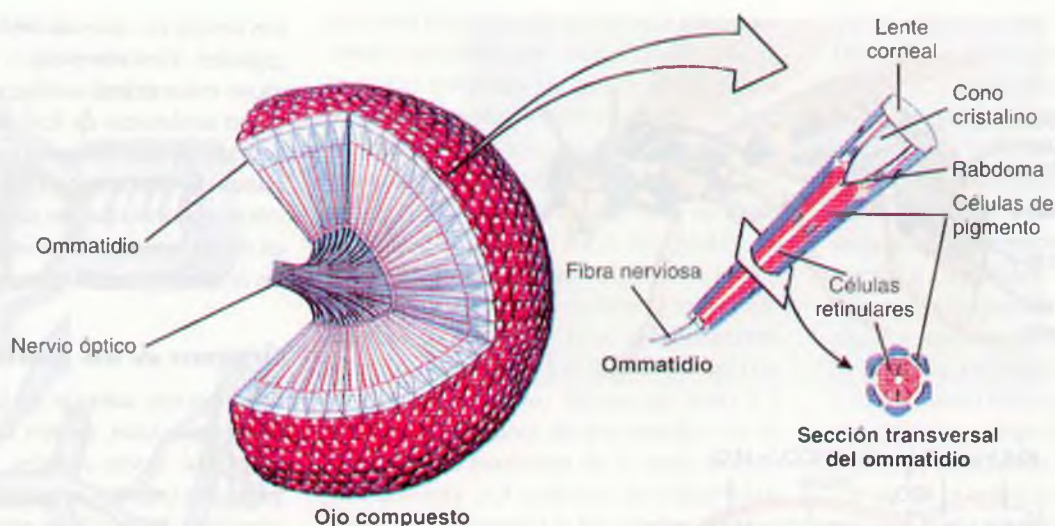
Órganos de los sentidos

Los insectos, además de la coordinación neuromuscular, tienen una percepción sensorial poco común. En su mayor parte, los órganos sensoriales son microscópicos y se localizan principalmente en la pared del cuerpo. Por lo general, cada tipo responde a un estímulo específico. Los diferentes órganos responden, entre otros, a estímulos mecánicos, auditivos, químicos y visuales.

Mecanorrecepción. Los estímulos mecánicos, es decir, aquellos producidos por contacto, presión, vibración y semejantes, son recogidos por las **sensilas**. Una sensila puede ser simplemente una seda, expansión semejante a un pelo, conectada a una célula nerviosa o a una terminación nerviosa situada justo por debajo de la cutícula y carente de seda; o bien un órgano complejo (órgano escolopóforo) formado por células sensoriales cuyas terminaciones contactan con la pared del cuerpo. Estos órganos están ampliamente distribuidos por las antenas, patas y cuerpo.

Percepción de sonidos. Los sonidos pueden ser detectados por sedas muy sensibles (sensilas tricógenas) o por órganos timpánicos. Un órgano timpánico consta de una serie de células sensoriales (desde unas pocas a cientos), relacionadas con una fina membrana timpánica que cierra un espacio aéreo en el cual se detectan las vibraciones. Los órganos timpánicos existen en ciertos ortópteros (Figura 21-4), homópteros y lepidópteros. Algunos insectos son completamente insensibles a los sonidos transmitidos por el aire, pero detectan las vibraciones recibidas a través del sustrato por órganos generalmente localizados en las patas.

Quimiorrecepción. Los quimiorreceptores (para el gusto o el olor) son, por lo común, fascículos de prolongaciones de células sensoriales que generalmente se

**Figura 21-19**

Ojo compuesto de un insecto. A la derecha se muestra un único ommatidio aumentado.

localizan en fosetas sensoriales. A menudo estas fosetas se sitúan en las piezas bucales, aunque en las hormigas, las abejas y las avispas se encuentran también en las antenas, y en las mariposas, las polillas y las moscas, en las patas. Generalmente este sentido es muy agudo, y algunos insectos pueden percibir ciertos olores a varios kilómetros. Muchos de los modelos de comportamiento de los insectos, como la alimentación, el apareamiento, la selección del biotopo y las relaciones hospedador-parásito, vienen determinadas por este sentido, en el que también están implicadas las respuestas de los insectos a sustancias repelentes y atractivas elaboradas por el hombre.

Percepción visual. Los insectos tienen dos tipos de ojos: simples y compuestos. Los ojos simples se encuentran en algunas ninfas y larvas, y en muchos adultos. La mayoría de los insectos tienen tres ocelos en la cabeza. Se ha demostrado que la abeja melífera utiliza los ocelos para comprobar la intensidad de luz, no para formar imágenes.

La mayoría de los insectos adultos tienen ojos compuestos que pueden ocupar gran parte de la cabeza. Están formados por cientos de ommatidios (6300 en la abeja melífera). La estructura del ojo compuesto es semejante a la de los crustáceos (Figura 21-19). Un insecto como la abeja melífera puede ver simultáneamente en casi todas las direcciones, pero este tipo de ojo es más miope que el humano, y las imágenes, incluso los objetos muy pró-

ximos, son difusas. En cualquier caso, en las pruebas de centelleo-fusión (percepción de destellos en una determinada frecuencia) muestran una sensibilidad mucho más elevada que la del ojo humano; en éste, los destellos de luz llegan a una frecuencia de 45 a 55 destellos por segundo, mientras que las abejas y moscardas pueden distinguir de 200 a 300 destellos por segundo. Es posible que esta facultad resulte ventajosa para analizar paisajes cambiantes durante el vuelo.

Una abeja puede distinguir colores, pero su sensibilidad comienza en la franja del ultravioleta, que el hombre no puede ver, y llega hasta el naranja; la abeja melífera no puede distinguir el rojo del gris.

Otros sentidos. Los insectos tienen así mismo bien desarrollados órganos sensoriales para la temperatura, especialmente en las antenas y patas, y para la humedad, la propiocepción, la gravedad y otras propiedades físicas.

Coordinación neuromuscular

Los insectos son animales activos, con una excelente coordinación neuromuscular. La musculatura de los artrópodos es típicamente estriada, semejante a la del músculo esquelético de los vertebrados. Una pulga puede realizar saltos de hasta 100 veces la longitud de su cuerpo, y una hormiga puede transportar en sus mandíbulas una carga más grande que su propio peso. Da la impresión de que la musculatura de los insectos fuera más fuerte que la de otros animales. Actualmente se sabe

que la fuerza que un músculo en particular puede desarrollar, está directamente relacionada con el área de la sección transversal y no con su longitud. Teniendo en cuenta la carga máxima movida por centímetro cuadrado de sección transversal, la potencia de un músculo de insecto es relativamente la misma que la de un músculo de vertebrado. La ilusión de una mayor potencia de los insectos (y de otros pequeños animales) es simplemente una consecuencia de un cuerpo pequeño.

En términos de proporción de tamaño corporal, el salto de una pulga equivaldría a la de un hombre de 183 cm de altura que saltara, sin impulso, 183 m. En realidad, la musculatura del insecto no es por completo responsable de semejante salto; no se puede contrair lo suficiente como para alcanzar la aceleración necesaria. La pulga depende de paquetes de *resilina*, una proteína de sorprendentes propiedades elásticas, que también se encuentra en los ligamentos alares de muchos otros insectos. La resilina libera el 97% de su energía almacenada al volver a su posición original, en contraste con la goma comercial, que lo hace en un 85%. Cuando la pulga se prepara para saltar, gira los fémures posteriores y comprime los paquetes de resilina, como un mecanismo de corchete o pestillo. En efecto, se «amartilla» a sí misma. Para «dispararse», la pulga debe ejercer una acción muscular relativamente pequeña para liberar los «pestillos», permitiendo que la resilina se expanda.



Figura 21-20

Cópula en insectos (ver también la Figura 21-9B). A, *Omura congrua* (orden Ortópteros) es un tipo de saltamontes del Brasil. B, Las libélulas *Enallagma* sp. (orden Odonatos) son comunes en toda América del Norte. En la foto, el macho todavía sujeta a la hembra después de la cópula, hasta que la hembra (abdomen blanco) pone los huevos.

Reproducción

En los insectos los sexos están separados y la fecundación es generalmente interna. Los medios para atraer a su pareja son muy variados. La hembra de polilla segrega una potente feromona que puede ser detectada a gran distancia por el macho. Las luciérnagas utilizan destellos luminosos; algunos insectos se encuentran utilizando sonidos, señales en color o distintos tipos de comportamiento de cortejo.

Los espermatozoides son depositados generalmente en los conductos genitales de la hembra en el momento de la cópula (Figuras 21-13 y 21-20). En algunos órdenes los espermatozoides están encerrados en espermatóforos que pueden ser transferidos en la cópula o depositados en el sustrato para ser recogidos por la hem-

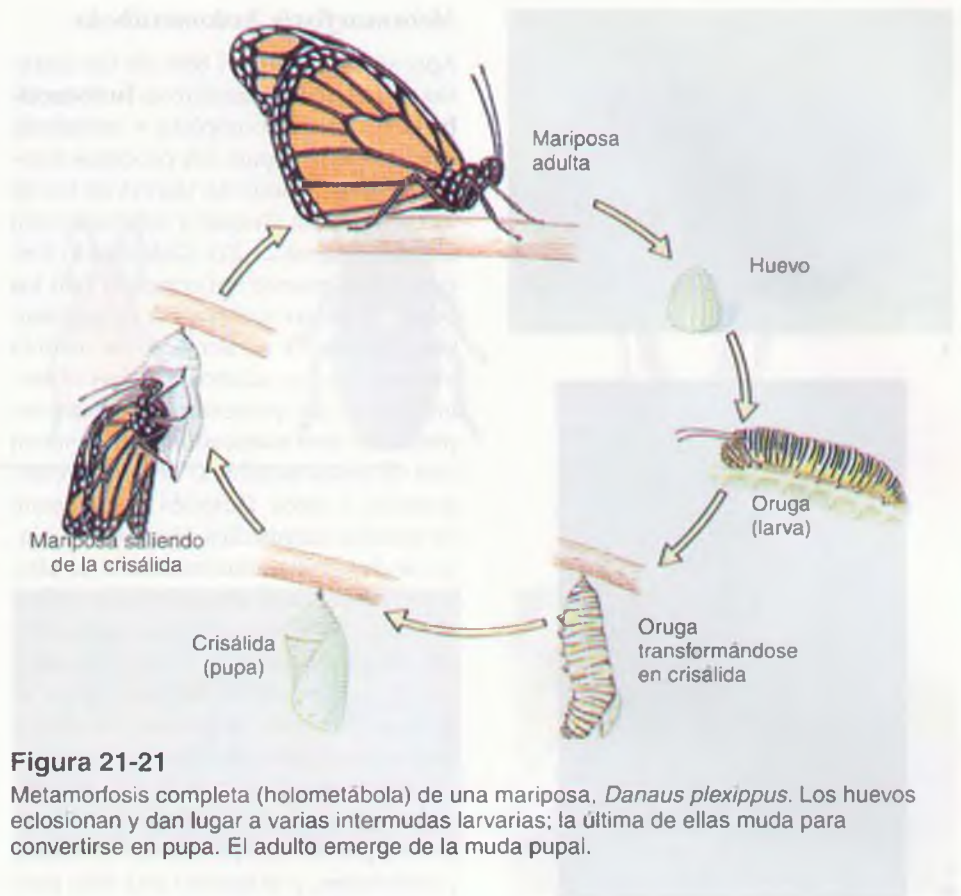


Figura 21-21

Metamorfosis completa (holometábola) de una mariposa, *Danaus plexippus*. Los huevos eclosionan y dan lugar a varias intermudas larvianas; la última de ellas muda para convertirse en pupa. El adulto emerge de la muda pupal.

bra. El pececillo de plata deposita un espermatóforo en el suelo y teje una fibra guía para conducir a la hembra hasta él. Durante la transición evolutiva de la vida acuática a la terrestre, los espermatóforos se utilizaron ampliamente, mientras que la cópula apareció con posterioridad.

Por lo general los espermatozoides son almacenados en la espermateca de la hembra, en número suficiente como para fecundar a más de una tanda de óvulos. Muchos insectos se aparean sólo una vez en la vida, aunque los machos de los caballitos del diablo (orden Odonatos) copulan varias veces por día.

Los insectos generalmente ponen una gran cantidad de huevos. La abeja melífera reina, por ejemplo, puede poner más de un millón a lo largo de su vida. Por otro lado, algunas moscas son vivíparas y sólo nace un individuo de cada vez. Los insectos que no proporcionan cuidados a sus crías pueden poner muchos más huevos que los que sí lo hacen, o tienen un ciclo vital más corto.

La mayoría de las especies dejan sus huevos en un lugar determinado, para lo cual se guían por métodos químicos, visuales y de otras señales. Las mariposas y las

polillas dejan sus huevos sobre la especie de planta de la cual se alimenta la oruga. La polilla tigre busca plantas de amarantho; la mariposa esfinge, una planta de tomate o tabaco, y la mariposa monarca una lechetrezná (Figura 21-21). Los insectos cuyos estados inmaduros son acuáticos dejan su puesta en el agua (Figura 21-22A). Las diminutas avispas del grupo de los braconidos ponen sus huevos sobre las orugas de las mariposas esfinge, de las que se alimentarán las larvas y pasarán a estado de pupa en forma de un pequeño capullo blanco (Figura 21-15). Las avispas del grupo icneumonidos buscan, con una exactitud increíble, un tipo de larva determinada, en la que se desarrollarán sus crías como parásitos internos. Sus largos oviscapto deben perforar de 1 a 2 cm de madera para encontrar la larva de una avispa de la madera o de un escarabajo perforador de la madera, en el que depositarán sus huevos (Figura 21-10).

METAMORFOSIS Y CRECIMIENTO

Las primeras etapas del desarrollo tienen lugar dentro del huevo, y el individuo recién nacido puede abandonar el huevo



A



B

Figura 21-22

A, El mosquito *Culex* (orden Dipteros) deja sus huevos en pequeños paquetes flotantes sobre la superficie de aguas estancadas o someras. B, Las larvas de los mosquitos son comunes en charcas y acequias. Para respirar se ponen cabeza abajo, con los tubos respiratorios saliendo a través de la película superficial del agua. El movimiento de grupos de finos pelos situados en la cabeza, proporcionan un suministro constante de alimento.

de varias maneras. Durante el desarrollo postembrionario la mayoría de los insectos cambian de forma, es decir, sufren una **metamorfosis** (Figura 21-21). Durante este período sufren una serie de mudas para crecer, y cada estado del insecto entre las mudas se denomina **intermuda**.

Aunque la metamorfosis no es exclusiva de los insectos, en ellos es más drástica que en cualquier otro grupo. La transformación, por ejemplo, de la oruga del nogal en la magnífica mariposa real, representa un increíble cambio morfológico. En los insectos la metamorfosis está asociada con el desarrollo de las alas, restringidas al estado adulto reproductor y en el que pueden ser de gran utilidad.

Metamorfosis holometábola

Aproximadamente el 88% de los insectos sufren una metamorfosis **holometábola** (G. *holos*, completa + *metabole*, cambio), que separa los procesos fisiológicos de crecimiento (larva) de los de diferenciación (pupa) y reproducción (adulto) (Figura 21-21). Cada estado funciona eficazmente sin competir con los otros; las larvas suelen vivir en ambientes diferentes y alimentarse de distinta manera que los adultos. Las larvas vermiformes, que presentan generalmente piezas bucales masticadoras, se conocen con diversos nombres: orugas, cresas, gusanos, y otros. Después de una serie de estados intermedios, durante los cuales se desarrollan internamente las alas, la larva forma a su alrededor una cubierta o capullo y pasa a pupa, o crisálida, estado durante el cual no se alimenta y en el que muchos insectos pasan el invierno. Cuando se produce la última muda, tras el invierno, emerge el adulto completamente desarrollado, sin pigmentar y con las alas arrugadas. En un corto lapso de tiempo las alas se estiran y endurecen, y el insecto está listo para su vida adulta. Por tanto los estados son: huevo, larva (varias intermudas), pupa y adulto (Figura 21-21). El adulto no sufre más mudas.

Metamorfosis hemimetábola

Algunos insectos sufren una metamorfosis **hemimetábola** (G. *hemi*, medio + *metabole*, cambio), o metamorfosis gradual (incompleta). Entre ellos se encuentran los saltamontes, las cigarras, mántidos, y hemípteros terrestres, que tienen estados juveniles terrestres, y las efémeras, plecópteros o perlas, libélulas y hemípteros acuáticos, que dejan sus huevos en el agua y sus estados juveniles son acuáticos. A estos últimos se les denomina **ninfas** y sus alas se desarrollan externamente a modo de excrescencias en las primeras intermudas, y aumentan de tamaño a medida que el animal crece por sucesivas mudas hasta el estado adulto alado (Figuras 21-23 y 21-24). Las ninfas acuáticas de diversos órdenes tienen branquias traqueales u otras modificaciones para la vida acuática (Figura 21-25). Los estados son: huevo, ninfa (varias intermudas) y adulto (Figura 21-24).

**Figura 21-23**

Ecdisis en la cigarra *Tibicen pruinosus* (orden Homópteros). La vieja cutícula se rompe a lo largo de la línea media dorsal, como resultado de un incremento de la presión sanguínea y del aire forzado en el tórax por contracción muscular. El insecto que emerge es pálido, y su nueva cutícula blanda. Las alas se extienden al bombear sangre en las venas, y el insecto se agranda al tomar aire.

El significado biológico de la palabra «chinche» es mucho más restringido que en el lenguaje común. La gente a menudo se refiere a todos los insectos como «chinchas», incluso extendiendo el neutro en los programas de ordenadores a organismos no animales como bacterias y virus. Sin embargo, en su sentido estricto, una chinche es un insecto del orden Hemípteros y nada más.

Desarrollo directo

Unos pocos insectos, como los pececillos de plata y los colémbolos, tienen un desarrollo directo. Los jóvenes, o juveniles, se parecen a los adultos excepto en el tamaño y madurez sexual. Los estados son: huevo, juvenil y adulto. Entre ellos se incluyen los primitivos insectos sin alas.

Fisiología de la metamorfosis

La metamorfosis de los insectos está regulada por hormonas. Los principales órganos endocrinos implicados en el desarrollo son: el **cerebro**, las **glándulas protorácicas (ecdisiales)**, los **cuerpos cardíacos (corpora cardiaca)** y los **cuerpos alados (corpora allata)** (Figura 37-4, p. 750).

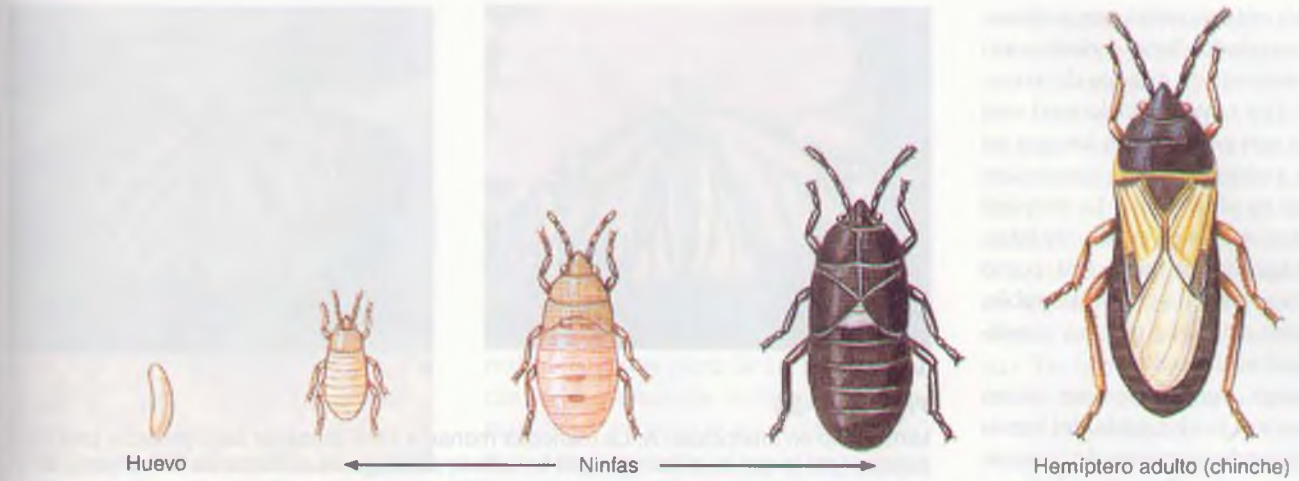


Figura 21-24
Ciclo vital de un insecto hemimetábolo.



Figura 21-25
A. Mosca de la piedra, *Perla* sp. (orden Plecópteros). B. Libélula de diez manchas, *Libellula pulchella* (orden Odonatos). C. Ninfa (larva) de una libélula. Tanto las moscas de la piedra como las libélulas tienen larvas acuáticas que sufren metamorfosis gradual.
C. Carolina Biological Supply/Phototake.

La parte central del cerebro y los ganglios del cordón nervioso contienen varios grupos de células neurosecretoras que producen una sustancia endocrina llamada **hormona cerebral (ecdisonotropina)**. Estas células neurosecretoras envían sus axones a órganos pares situados detrás del cerebro, los cuerpos cardíacos, que sirven como lugar de almacenamiento y secreción de la hormona cerebral (así como de otras hormonas). La hormona cerebral es transportada por la hemolinfa hasta la glándula protorácica, situada en la cabeza o en el protórax, que produce la **hormona de la muda**, o **ecdisona**, como reacción a la hormona cerebral. Esta hormona pone en funcionamiento determinados procesos que dan como resultado la pérdida de la cutícula vieja (ecdisis).

La muda simple persiste mientras esté presente en la hemolinfa en cantidades suficientes una **hormona juvenil (neo-**

tenina) junto a la hormona de la muda, y cada muda simple produce una larva más grande. La hormona juvenil es producida por los cuerpos alados (Figura 37-3).

En las últimas intermudas declina, de forma progresiva, la cantidad de hormona juvenil secretada por los cuerpos alados. Cuando el nivel de hormona juvenil es muy bajo, la larva muda a pupa, y el cese de producción de dicha hormona en la pupa conduce al adulto (metamorfosis). El control del desarrollo en los insectos hemimetábolos, en los que no existe estado de pupa, el cese de la hormona juvenil tiene lugar al final de la intermuda ninfal. Los cuerpos alados se vuelven activos en los insectos adultos, en los que la hormona juvenil es importante en la producción de huevos. Las glándulas protorácicas degeneran en la mayoría de los insectos adultos, y el adulto no muda.

Las hormonas de los insectos han sido objeto de muchos trabajos experimenta-

les interesantes. Por ejemplo, si se extirpan quirúrgicamente los cuerpos alados (y por tanto, la hormona juvenil) de la larva, la siguiente muda dará lugar al estado adulto. Por el contrario, si los cuerpos alados se transplantan de una larva joven a una última intermuda larvaria, ésta puede convertirse en una larva gigante, pero no puede transformarse en pupa.

DIAPAUSA

Muchos animales, incluidos muchos tipos de insectos, sufren un período de letargo en sus ciclos anuales. En las zonas templadas puede haber un período de letargo invernal (hibernación) o un período de letargo estival (estivación), o ambos. En los ciclos vitales de muchos insectos existen períodos en los que los huevos, las larvas, las pupas, e incluso los adultos, permanecen inactivos durante mucho tiempo porque la temperatura,

la humedad y otras condiciones ambientales son demasiado duras o desfavorables para sobrevivir en estados de actividad normal. Por tanto, el ciclo vital está sincronizado con períodos en los que las condiciones ambientales son apropiadas y el alimento es abundante. La mayoría de los insectos entran en estado de letargo cuando algún factor ambiental, como la temperatura, pasa a ser desfavorable, y permanecen así hasta que las condiciones se vuelven favorables.

Sin embargo, algunas especies sufren una interrupción prolongada del crecimiento, independientemente de las condiciones ambientales. Este tipo de letargo se llama **diapausa** (G. *dia*, a través, dividiendo en dos partes + *pausis*, parada), y es una importante adaptación para sobrevivir a las condiciones ambientales adversas. La diapausa está determinada genéticamente en cada especie y, a veces, varía entre las estirpes de una especie, aunque normalmente se activa por una señal concreta. En el medio donde viven los insectos, tales señales anuncian la llegada de condiciones adversas, como por ejemplo, el alargamiento o el acortamiento de los días. Así, el fotoperíodo, o longitud del día, es la señal que inicia la diapausa. La llegada de una duración crítica del día pone en funcionamiento el mecanismo para el establecimiento de la diapausa, que continúa hasta que se perciba una longitud del día apropiada u otra señal.

La diapausa ocurre siempre al final de un período de crecimiento activo, por lo que al finalizar la diapausa el insecto está listo para otra muda. Una de las especies de la hormiga *Myrmica* alcanza el tercer estado de intermuda al final del verano. Muchas larvas no continúan desarrollándose, incluso aunque las temperaturas sean suaves o se mantenga a la larva en un laboratorio caliente.

DEFENSA

Los insectos, en conjunto, exhiben muchos colores. Esto es especialmente notable en mariposas, polillas y escarabajos. Incluso dentro de una misma especie, el colorido puede variar estacionalmente y puede haber diferencias de color entre machos y hembras. Algunos de los patrones de color en insectos son probablemente adaptativos, como las **coloraciones pro-**



A



B

Figura 21-26

Mimetismo en mariposas. A, La mariposa monarca tiene un sabor desagradable para los pájaros (por lo que la evitan), ya que en estado de oruga se alimenta de lechetreznas, de sabor acre. B, La pequeña mariposa virrey *Limenitis archippus* imita a la mariposa monarca; posiblemente la mariposa virrey tenga buen sabor, pero no es comida por los pájaros porque el color y dibujo de las alas se parece a los de la mariposa monarca. Este tipo de mimetismo se denomina Batesiano.

tectoras, coloraciones de aviso y el mimetismo (Figuras 21-26 y 21-27).

Además del color, los insectos tienen otros métodos para protegerse. El exoesqueleto cuticular proporciona una buena protección para muchos de ellos; algunos, como las chinches, tienen un sabor y un olor repulsivos; otros se defienden atacando, por lo que son muy agresivos y pueden sostener duras luchas (por ejemplo, las abejas y las hormigas); y otros se ponen rápidamente a cubierto cuando les amenaza un peligro.

Muchos insectos practican la guerra química de forma ingeniosa y variada. Algunos repelen el ataque por su mal sabor, olor o propiedades venenosas; otros utilizan sus secreciones químicas para evitar mecánicamente el ataque de un depredador. Las orugas de algunas mariposas monarca (Figura 21-26) asimilan cardiolucósidos de ciertas especies de lechetreznas (familia Asclepiadaceas); esta sustancia confiere a las mariposas un sabor desagradable después de la metamorfosis y provoca vómitos en sus depredadores. Por otro lado, el escarabajo escopetero lanza un pulverizado irritante que dirige certeramente contra los ataques de hormigas u otros enemigos.

COMPORTAMIENTO Y COMUNICACIÓN

La aguda percepción sensorial de los insectos les hace extremadamente receptivos a muchos estímulos. Los estímulos pueden ser internos (fisiológicos) o exter-



A



B



C

Figura 21-27

Camuflaje en insectos. A, *Estigena pardalis* (orden Lepidópteros) de Java, parece una hoja seca. B, Expansiones grotescas desde el tórax de un insecto árbol, *Sphongophorus* sp. (orden Homópteros), de México. Se enmascara imitando a las partes de las ramas de las que se alimenta. C, Las líneas quebradas y el color de un saltamontes (*Dysonia* sp., Orden Ortópteros) de Costa Rica, le dan un aspecto semejante al de los brotes de las hojas de los que se alimenta.



Figura 21-28

Escarabajos peloteros, *Canthon pilularis* (orden Coleópteros), que han masticado y escupido un pedazo de estiércol, con el que han formado una pelota que hacen rodar hasta el sitio donde la van a enterrar. Un escarabajo tira y el otro empuja. Ponen los huevos en la pelota, y las larvas se alimentan del estiércol. Los escarabajos peloteros son negros, de 2,5 cm de longitud o menores, y son comunes en prados y pastizales.

nos (ambientales), y las respuestas están controladas por el estado fisiológico del animal y por el modelo de vías nerviosas recorridas por los impulsos. Muchas de las respuestas son simples, como la orientación hacia el estímulo o el alejamiento de él. Se pueden citar como ejemplos la atracción de una polilla por la luz, el rechazo de la luz de la cucaracha o la atracción de las moscas carroñeras por el olor de la carne en putrefacción.

No obstante, muchos de los comportamientos de los insectos no son un simple problema de orientación, sino que implican una compleja serie de respuestas. Una pareja de escarabajos peloteros mastican un trozo de estiércol, lo enrollan en una pelota y luego la hacen rodar laboriosamente hasta el lugar donde pretenden enterrarla, tras haber depositado en ella sus huevos (Figura 21-28). La cigarrina hace hendiduras en la corteza de una ramita y deposita un huevo en cada una de ellas. La hembra de la avispa *Eumenes* construye bolas de arcilla que transporta de una en una hasta su guarida, y las modela en forma de pequeñas ollas de barro estrechas y con cuello; en cada una de ellas pone un huevo y luego captura y paraliza una serie de orugas, las introduce por la abertura de la olla y la

cierra con barro. Cada huevo, en su propio recipiente protector, eclosiona encontrando una despensa bien abastecida.

Aunque muchos de estos comportamientos son innatos, la importancia del aprendizaje es mayor de lo que se pensaba. Por ejemplo, la avispa alfarera debe aprender dónde tiene que dejar sus ollas de barro para volver a llenarlas sucesivamente de orugas. Los insectos sociales, ampliamente estudiados, son capaces de realizar la mayor parte de las formas básicas del aprendizaje utilizadas por los mamíferos, excepto el aprendizaje inductivo. Apparently, cuando los insectos se encuentran con un nuevo problema, no pueden reorganizar sus memorias para construir una nueva respuesta.

Algunos insectos pueden memorizar y realizar de forma consecutiva tareas que implican señales múltiples en varias áreas sensoriales. Se entrenaron abejas melíferas para desplazarse por un laberinto que tenía cinco giros seguidos, y para ello se utilizaron pistas como los colores de una ficha, la distancia entre dos señales o el ángulo de giro. Con las hormigas se hizo exactamente lo mismo. Las obreras de una especie de *Formica* aprendieron un laberinto de seis puntos, a una velocidad sólo dos o tres veces menor de la de una rata de laboratorio. Las exploradoras de hormigas y abejas que salen en busca de comida, a menudo hacen giros y curvas alrededor de un circuito; pero una vez que la exploradora ha encontrado el alimento, el viaje de vuelta es relativamente directo. Cierta investigador ha sugerido que las series continuas de cálculos necesarias para representar los ángulos, direcciones, distancias y velocidad del viaje para convertirlo en un retorno directo, podrían implicar el uso de un cronómetro, una brújula y un cálculo integral vectorial. Se desconoce cómo lo hacen los insectos.

Los insectos se comunican con otros miembros de su especie mediante señales químicas, visuales, auditivas y táctiles. Las **señales químicas** tienen carácter de **feromonas**, que son sustancias producidas por un individuo y que afectan al comportamiento o los procesos fisiológicos de otro. Las feromonas incluyen atraeyentes sexuales, liberadores de ciertos modelos de comportamiento, marcado-

res de pistas, señales de alarma, marcadores territoriales y semejantes. Al igual que las hormonas, las feromonas son efectivas en pequeñas cantidades. Los insectos sociales, como las abejas, avispas, hormigas y termitas, pueden reconocer a un compañero de nido (o a un extraño) mediante feromonas de identificación. La determinación de las castas en termitas y, en parte, en hormigas y abejas, se lleva a cabo mediante feromonas. De hecho, las feromonas probablemente son una fuerza primaria integrante de las poblaciones de insectos sociales. Muchas feromonas de insectos se han aislado e identificado químicamente.

La **producción y recepción de sonidos** (fonoproducción y fonorrecepción) en insectos ha sido ampliamente estudiada, y es evidente que aunque no todos los insectos presentan sentido del oído, este medio de comunicación es fundamental para aquellos que lo utilizan. Los sonidos sirven como mecanismos de aviso, cortejo y reclamos territoriales. Los sonidos emitidos por los grillos y saltamontes parecen estar relacionados con el cortejo y la agresión. Los machos de los grillos frotan entre sí los duros bordes de sus alas anteriores para producir su chirrido característico. El sonido continuo emitido por la chicharra macho es una llamada para atraer a la hembra, y es producido por las membranas vibrátiles de un par de órganos situados en el lado ventral del segmento abdominal.

Hay muchas formas de **comunicación táctil** (golpeando, acariciando, abrazando, tocando con las antenas) que producen respuestas variadas, desde el reconocimiento hasta la alarma y el reclutamiento. Ciertas clases de moscas, colémbolos y escarabajos producen sus propias **señales visuales** en forma de **bioluminiscencia**. De los escarabajos los mejor conocidos son las luciérnagas, cuyos destellos de luz permiten la localización de una posible pareja. La señal luminosa se produce en el lado ventral de los últimos segmentos abdominales, y cada especie tiene su propio ritmo de destellos. Las hembras emiten su respuesta luminosa al modelo específico de la especie para atraer a los machos. Esta interesante «llamada amorosa» ha sido adoptada por especies del género *Photuris*, que depreda sobre los machos que atrae de otras especies de luciérnaga (Figura 21-29).

**Figura 21-29**

Luciérnaga mortal, hembra, *Photuris versicolor*, comiendo un macho de *Photinus tanytoxus*, que ella atrajo con señales falsas de apareamiento.

Comportamiento social

Los insectos, por lo que respecta a su organización en grupos sociales, constituyen un grupo altamente evolucionado dentro del reino animal, y la cooperación entre los grupos de mayor complejidad depende fundamentalmente de la comunicación química y táctil. No obstante, no todas las comunidades sociales son complejas. Algunos grupos comunitarios son temporales y no están coordinados, como por ejemplo las asociaciones hibernantes de abejas carpinteras o las congregaciones de áfidos para alimentarse. Otros están coordinados sólo durante breves períodos, y algunos cooperan más estrechamente, como las orugas *Malacosoma*, que se reúnen en comunidades para construir su hogar y una red para capturar su alimento. De todas formas, se trata de comunidades abiertas con un comportamiento social limitado.

En las verdaderas comunidades sociales de algunos órdenes de insectos, como los Himenópteros (abejas melíferas y hormigas) e Isópteros (termitas), es necesaria una compleja vida social para la perpetuación de la especie. En ella están implicados todos los estados del ciclo vital, por lo general las comunidades son permanentes, las actividades son colectivas y existe una comunicación recíproca y una división del trabajo. La sociedad suele manifestar polimorfismo o diferenciación en **castas**.

Las abejas melíferas presentan una de las organizaciones más complejas dentro

**Figura 21-30**

Abeja reina rodeada de su corte. La reina es la única en la colonia que pone huevos. Las cuidadoras, atraídas por feromonas, lamen constantemente su cuerpo. Como el alimento se transfiere de estas abejas a otras, la presencia de la reina se comunica a toda la colonia.

del mundo de los insectos. En vez de durar sólo una estación, su organización continúa por un período más o menos indefinido. En una colmena puede haber de 60 000 a 70 000 abejas. Comprenden tres castas: una única hembra, sexualmente madura, o **reina**; unos pocos cientos de **zánganos**, que son machos sexualmente maduros; y las **obreras**, que son hembras sexualmente inactivas (Figura 21-30).

Las obreras están al cuidado de los jóvenes, secretan cera con la que construyen las celdas hexagonales de los panales, fabrican miel a partir del néctar de las flores, recolectan polen, y ventilan y vigilan la colmena. Un zángano, o a veces más, fecundan a la hembra durante el vuelo nupcial, la cual almacena el esperma en su espermateca para toda la vida.

Las castas están determinadas, en parte, por la fecundación y, en parte, por la alimentación que reciben las larvas. Los zánganos se desarrollan partenogenéticamente a partir de huevos no fecundados (y por tanto, haploides); las reinas y las obreras se desarrollan a partir de huevos fecundados (son diploides; véase haplodiploidía, p. 84). Las larvas hembra que van a convertirse en reinas son alimentadas con jalea real, una secreción

de las glándulas salivales de las obreras nodrizas. La jalea real es diferente a la «jalea obrera» con la que se alimenta a las larvas normales, aunque los componentes esenciales para la determinación de las futuras reinas aún no se han identificado. La miel y el polen son añadidos a la dieta de las obreras al tercer día de vida larvaria. Las hembras obreras quedan esterilizadas mediante las feromonas de la «sustancia reina», producida por las glándulas mandibulares de la abeja reina. La jalea real es fabricada por las obreras sólo cuando el nivel de feromonas de la «sustancia reina» desciende en la colonia. Esto ocurre cuando la reina es demasiado vieja, muere, o se va. Entonces se desarrollan los ovarios de las obreras, y comienzan a agrandar una celda, alimentando con jalea real a la larva que se convertirá en la nueva reina.

Las abejas melíferas han desarrollado un sistema eficaz de comunicación por el cual, mediante ciertos movimientos del cuerpo, sus exploradoras informan a las obreras acerca de la localización y cantidad de alimento encontrado (Figura 38-19, p. 778).

Las colonias de termitas están constituidas por varias castas, que comprenden individuos fértiles, tanto machos como hembras, e individuos estériles (Figura 21-31). Algunos de los individuos fértiles tienen alas y pueden abandonar la colonia, reproducirse, perder sus alas y fundar una nueva colonia como **rey** y **reina**. Los individuos fértiles sin alas pueden sustituir a la reina o al rey bajo determinadas condiciones. Los miembros estériles son ápteros y dan lugar a los **obrerros** y **soldados**. Los soldados tienen grandes cabezas y mandíbulas, y su función es la defensa de la colonia. Como ocurre en las abejas y las hormigas, la diferenciación en castas está determinada por factores extrínsecos. Los individuos reproductores y los soldados secretan feromonas inhibitorias que son transmitidas a las ninfas mediante un proceso de alimentación mutua denominado **trofalaxis**, por el cual darán lugar a obreras estériles. Las obreras también producen feromonas, y si el nivel de «sustancia obrera» o «sustancia soldado» disminuye, como podría ocurrir, por ejemplo, tras un ataque por depredadores, se producirían en la siguiente generación individuos de las castas más afectadas.



A



B

Figura 21-31

A. Termita obrera, *Reticulitermes flavipes* (orden Isopteros), alimentándose de un pino amarillo. Las obreras son adultos estériles ápteros, que atienden al nido, cuidan a los jóvenes, etc. B, La termita reina (*Macrotermes bellicosus*, de Ghana) llega a ser una auténtica máquina de poner huevos. Aquí se muestra a la reina y a varios soldados y obreras.

Las hormigas también tienen sociedades altamente organizadas. A primera vista parecen muy semejantes a las termitas, pero son bastante diferentes (pertenecen a órdenes distintos) y se pueden distinguir con facilidad. A diferencia de las termitas, las hormigas son generalmente de color oscuro, de cuerpo duro y con una constricción entre el tórax y el abdomen.

En las colonias de hormigas, los machos mueren poco después del apareamiento y la reina crea una nueva colonia o se une a alguna colonia ya establecida y lleva a cabo la puesta. Las hembras estériles son obreras y soldados que realizan el trabajo de la colonia, aportan el alimento, cuidan a los jóvenes y protegen la colonia. En muchas colonias grandes puede haber dos o tres tipos de individuos dentro de cada casta.



A



B

Figura 21-32

A. Hormigas atendiendo a las ninfas de un homóptero de Brasil. B, Un nido de hormiga tejedora de Australia.

Las hormigas han desarrollado formas sorprendentes de conducta «económica», como la utilización de esclavos, cultivo de hongos, pastoreo de «ganado» (áfidos y otros homópteros) (Figura 21-32A), hilado de nidos con seda (Figura 21-32B) y utilización de herramientas.

LOS INSECTOS Y EL BIENESTAR HUMANO

INSECTOS BENEFICIOSOS

Aunque la mayoría de nosotros asociamos a los insectos con plagas, la humanidad

tendría grandes dificultades para sobrevivir si todos los insectos desapareciesen de repente. Algunos de ellos producen materiales útiles: la miel y la cera de las abejas, la seda de los gusanos de seda, y la goma laca obtenida a partir de la cera secretada por los insectos de la laca. Sin embargo, lo más importante es que los insectos son necesarios para la fecundación cruzada de muchos cultivos. Las abejas polinizan cultivos por un valor de casi 10 000 millones de dólares al año en los Estados Unidos, sin incluir la polinización de los cosechas de forraje para el ganado o la polinización por otros insectos.

Muy pronto en su evolución, los insectos y las plantas superiores establecieron una relación de adaptaciones mutuas muy ventajosas para ambos. Los insectos se sirven de las flores para alimentarse y éstas se sirven de los insectos para la polinización. En cada desarrollo floral, la disposición de los pétalos y sépalos se corresponde con la acomodación sensorial de determinados insectos polinizadores. Entre estas adaptaciones mutuas hay asombrosos mecanismos de atracción, trampas, estructuras especializadas y sincronizaciones precisas.

Muchos insectos depredadores, como las cicindelas, los sírfidos, las hormigas león, la mantis religiosa y las mariquitas, destruyen insectos perjudiciales. Algunos insectos controlan a los insectos perjudiciales parasitándolos o poniendo sus huevos sobre los individuos jóvenes, de forma que cuando eclosionan, devoran al hospedador. Los animales muertos son consumidos rápidamente por las larvas eclosionadas a partir de los huevos depositados en los cadáveres (Figura 21-33).

Los insectos son una importante fuente de alimento para muchas aves, peces y otros animales.

INSECTOS PERJUDICIALES

Los insectos perjudiciales engloban a aquellos que comen y destruyen plantas y árboles frutales, como los saltamontes, las chinches, el gorgojo del algodón, el gorgojo de los cereales, la mariquita de San José, y tantos otros (Figura 21-34). Prácticamente, todos los cultivos tienen alguna plaga de insectos. El piojo, las moscas hematófagas, los mosquitos, los moscardones y otros muchos, atacan a los humanos o a los animales domésti-

**Figura 21-33**

Larvas de moscas (orden Dípteros) alimentándose de un cadáver.

**A****B****C****Figura 21-34**

Plagas de insectos. **A**, Los escarabajos japoneses *Popillia japonica* (orden Coleópteros), constituyen importantes plagas de árboles frutales y de arbustos ornamentales. Fueron introducidos en los Estados Unidos en 1917 procedentes del Japón. **B**, Orugas del nogal, *Datana ministra* (orden Lepidópteros) defoliando un nogal. **C**, Gusanos de la mazorca del maíz, *Heliothis zea* (orden Lepidópteros). Una plaga todavía más grave afecta a los cereales, causada por la mariposa del maíz e importada de Europa en 1908 ó 1909.

cos, o a ambos. La malaria, transmitida por el mosquito *Anopheles*, es todavía una de las enfermedades mortales del mundo; la fiebre amarilla y la filariasis son también transmitidas por un mosquito. Las pulgas transmiten epidemias que muchas veces, a lo largo de la historia, han causado estragos en la población humana. La mosca doméstica es el vector de las fiebres tifoideas, y el piojo del tifus exantemático; la mosca tsé-tsé transmite la enfermedad del sueño africana (tripanosomiasis); y una chinche hematófaga, *Rhodnius*, es la causante de la enfermedad de Chagas. Además, hay una tremenda destrucción de alimento, ropa y otros bienes por gorgojos, cucarachas,

hormigas, polillas y escarabajos. Otra plaga son las chinches de cama *Cimex*, un hemíptero hematófago que podría haber pasado a la especie humana en los inicios de su evolución, a partir de los murciélagos que compartían sus cuevas.

La «gitana», introducida en los Estados Unidos en 1869 en un descaminado intento de engendrar un gusano de seda superior, se ha extendido por todo el nordeste y sur de Virginia: deshojan brotes de encinas cuando existen brotes. En 1981 deforestaron 13 millones de acres en 17 estados norteamericanos.

CONTROL DE INSECTOS

Puesto que los insectos son parte integrante de los ecosistemas a los que pertenecen, su destrucción total probablemente causaría más daños que beneficios. Las cadenas tróficas resultarían alteradas, algunas de nuestras más estimadas aves desaparecerían, y los ciclos biológicos por los cuales la materia animal y vegetal muerta se desintegra y pasa a enriquecer los suelos quedarían gravemente dañados. El papel beneficioso de los insectos en nuestro ambiente se ha pasado a menudo por alto, y en nuestro entusiasmo por controlar las plagas hemos pulverizado el paisaje indiscriminadamente con insecticidas de «amplio espectro», extremadamente eficaces, que erradican tanto a los insectos beneficiosos como a los perjudiciales. Nos hemos encontrado además, para disgusto nuestro, que muchos de los insecticidas químicos persisten en el ambiente y se acumulan en los cuerpos de los animales situados en el ápice de las cadenas tróficas. Por otra parte, muchas estirpes de insectos se han hecho resistentes a los insecticidas más comunes.

En los últimos años, se han sometido a una intensa investigación y experimentación otros métodos de control diferentes a los insecticidas químicos. La economía, la preocupación por la conservación del medio y las exigencias de los consumidores están logrando que miles de granjeros de los Estados Unidos utilicen otras alternativas a la estricta dependencia de productos químicos.

Se han desarrollado y se están investigando varios tipos de controles biológicos. Todas estas áreas presentan dificultades, pero también muestran grandes posibilidades. Una de ellas es el uso de bacterias, virus y hongos patógenos. Hay una bacteria, *Bacillus thuringiensis*, que es bastante efectiva en el control de las plagas de lepidópteros (engarzador de la col, gusano del tomate y polilla). Otras estirpes de *B. thuringiensis* atacan a los insectos de otros órdenes, y el número de especies de insectos objetivo se amplía por ingeniería genética. Los genes que codifican la toxina producida por *B. thuringiensis* son también introducidos en otra bacteria y en las plantas, haciendo a las plantas resistentes al ataque de los insectos. Se ha aislado un determinado

número de virus y hongos como posibles insecticidas. En determinados casos, se están superando las dificultades y el coste del cultivo de estos agentes, y la producción comercial de algunos es inminente.

La introducción de parásitos y depredadores naturales de las plagas de insectos se ha llevado a cabo con éxito. En Estados Unidos se introdujo el escarabajo «vedalia» desde Australia para contrarrestar la acción de los cóccidos sobre los cítricos, y se han registrado numerosos ejemplos de control mediante el uso de parásitos.

Otro método de control biológico, es interferir en la reproducción o en el comportamiento de los insectos que consti-

tuyen plagas, con machos estériles o con compuestos orgánicos producidos por la naturaleza y que actúan como hormonas o feromonas. Tales investigaciones, aunque prometedoras, son muy lentas debido a lo limitado de nuestros conocimientos sobre el comportamiento de los insectos, y a los problemas de aislamiento e identificación de compuestos complejos que son producidos en pequeñas cantidades. No obstante, las feromonas probablemente tendrán en el futuro un papel importante en el control de plagas.

Una práctica conocida como **gestión integrada de plagas** se está utilizando de forma creciente. Comprende la utilización integrada de todas las técnicas

Para erradicar los barros, una plaga del ganado, se ha usado con efectividad la introducción de machos estériles. En las poblaciones naturales se han introducido un número elevado de insectos machos, esterilizados por radiación; las hembras que copulan con los machos estériles ponen huevos no fértiles.

posibles que entrañan infestaciones a un nivel tolerable, por ejemplo, técnicas de cultivo (variedades de plantas resistentes, rotación de los cultivos, control de siembra, plantación o recolección y otros), uso de controles biológicos y escasa utilización de insecticidas.

CLASIFICACIÓN DE LA CLASE INSECTOS

Los insectos están divididos en órdenes que se basan en la estructura de las alas, las piezas bucales y la metamorfosis. No todos los entomólogos están completamente de acuerdo con las denominaciones de los órdenes y los límites de los mismos. Algunos prefieren combinarlos y otros dividirlos. No obstante, la siguiente sinopsis de los órdenes está ampliamente aceptada.

Orden Proturos (G. *protos*, primero + *oura*, cola). Diminutos (1 a 1.5 mm); sin ojos ni antenas; apéndices tanto en el tórax como en el abdomen; viven en el suelo y en lugares oscuros y húmedos; metamorfosis gradual.

Orden Dipluros (G. *diploos*, doble + *oura*, cola). Generalmente menores de 10 mm; de color claro, sin ojos; un par de filamentos terminales o un par de pinzas caudales; viven en el humus o en troncos podridos; desarrollo directo.

Orden Colémbolos (G. *kolla*, goma + *embolon*, taco, cuña): **saltarines** y **pulgas de nieve**. Pequeños (5 mm o menos); sin ojos; respiración por tráqueas o por la superficie del cuerpo; órgano saltador plegado debajo del abdomen; abundan en el suelo y, a veces, en grandes cantidades sobre las películas superficiales de las charcas, o sobre bancos de nieve primaverales; desarrollo directo.

Orden Tisanuros (G. *thysanos*, adornos + *oura*, cola): **pececillos de plata** y **lepismas**. De tamaño pequeño a mediano; grandes ojos; antenas largas; tres largos cercos terminales; viven bajo piedras, hojas y alrededor de los domicilios humanos; desarrollo directo.

Orden Efemerópteros (G. *ephemerós*, que duran un día + *pteron*, ala): **moscas de mayo**, **efémeras**. Alas membranosas, las anteriores más grandes que las posteriores; piezas bucales vestigiales en el adulto; ninfas acuáticas, con branquias traqueales laterales.

Orden Odonatos (G. *odontos*, diente + *ata*, caracterizado por): **libélulas**, **caballitos del diablo** (Figuras 21-20B, y 21-25B). Grandes; las alas membranosas son largas, estrechas, con red venosa y de tamaño semejante; cuerpo largo y delgado; ninfas acuáticas con branquias y labio prensil para capturar las presas.

Orden Ortópteros (G. *orthos*, recto + *pteron*, ala): **saltamontes** (Figura 21-4), **langostas**, **grillos**, **cucarachas**, **insectos palo** (Figura 21-9B), **mantis religiosa** (Figura 21-7). Si presentan alas, las anteriores están más endurecidas y las posteriores están plegadas en abanico por debajo de las anteriores; aparato bucal masticador.

Orden Dermápteros (G. *derma*, piel + *pteron*, ala): **tijeretas**. Alas anteriores muy cortas; alas posteriores muy grandes y membranosas, y en reposo plegadas bajo las anteriores; aparato bucal masticador; cercos en forma de pinza.

Orden Plecópteros (G. *plekein*, retorcer + *pteron*, ala): **moscas de las piedras** (Figura 21-25A). Alas membranosas; alas posteriores más grandes y en abanico; ninfas acuáticas con penachos de branquias traqueales.

Orden Isópteros (G. *isos*, igual + *pteron*, ala): **termitas** (Figura 21-31). Pequeñas; alas membranosas y estrechas, de tamaño similar y con pocas venas; las alas se pierden en la madurez; erróneamente llamadas «hormigas blancas»; se diferencian de las hormigas por la amplia zona de unión entre el tórax y abdomen; organización social compleja.

Orden Embiópteros (G. *embios*, vivo + *pteron*, ala): **hiladores de seda**. Pequeños; machos con alas membranosas estrechas y de tamaño semejante; las hembras sin alas; aparato bucal masticador; coloniales; hacen canales revestidos con seda en los suelos tropicales.

Orden Psocópteros (G. *psoco*, cosa pequeña + *pteron*, ala): **psócidos**, **piojos de los libros**, **piojos de las cortezas**. Cuerpo generalmente pequeño, puede llegar a los 10 mm; alas estrechas y membranosas, con pocas venas; en reposo las alas se mantienen sobre el abdomen en forma de tejado; algunas especies sin alas; se encuentran en los libros, cortezas de árboles, nidos de aves y follaje.

Orden Zorápteros (G. *zoros*, puro + *apterygos*, sin alas). Hasta 2,5 mm de largo; alas membranosas estrechas que pierden al alcanzar la madurez; coloniales y parecidos a las termitas.

Orden Malófagos (G. *mallos*, lana + *phagein*, comer): **piojos mordedores**. Hasta 6 mm de largo; sin alas; aparato bucal masticador; sus patas están adaptadas para fijarse al huésped; parasitan aves y mamíferos.

(Continúa)

CLASIFICACIÓN DE LA CLASE INSECTOS (Continuación)

Orden Anopluros (G. *anoplos*, desarmado + *oura*, cola): **piojos chupadores**. Cuerpo aplanado de hasta 6 mm; sin alas; aparato bucal perforador-chupador; adaptados para fijarse a un huésped de sangre caliente; incluyen el piojo de la cabeza, el piojo del cuerpo, las ladillas y otros.

Orden Tisanópteros (G. *thysanos*, taza + *pteron*, ala): **trips**. De 0.5 a 5 mm (o poco más) de longitud; las alas, si las tienen, son largas y muy estrechas, con pocas venas ribeteadas con largos pelos; aparato bucal chupador; se alimentan de plantas, a las que destruyen, pero algunos se alimentan de insectos.

Orden Hemípteros (G. *hemi*, medio + *pteron*, ala) (**Heterópteros**): **verdaderas chinches**. Tamaño de 2 a 100 mm; con alas o sin ellas; alas anteriores con la parte basal coriácea y la apical membranosa; alas posteriores membranosas; en reposo mantienen las alas extendidas sobre el abdomen; aparato bucal perforador-chupador; muchos presentan glándulas odoríferas, el orden incluye a los escorpiones de agua, zapateros (Figura 21-11), gérridos, chinches de cama, chinches de campo, triatomas, pentatomas, y otros.

Orden Homópteros (G. *homos*, igual + *pteron*, ala): **cigarras, áfidos, pulgones, insectos hoja, insectos árbol** (Figura 21-27B). (A menudo se les considera como un suborden dentro de los Hemípteros). Si tienen alas, las anteriores son membranosas o engrosadas y las posteriores membranosas; las alas se pliegan en forma de tejado sobre el abdomen; aparato bucal perforador; algunos son muy dañinos; unos pocos sirven como fuente de lacas, tintes etc.; algunos tienen ciclos biológicos complejos.

Orden Neurópteros (G. *neuron*, nervio + *pteron*, ala): **hormigas león, crisopas**. De tamaño mediano a grande; alas membranosas semejantes, con mucha venación; aparato bucal masticador; con larvas acuáticas; la hormiga león hace hoyos en forma de embudo en la arena para atrapar las hormigas.

Orden Coleópteros (G. *koelos*, vaina + *pteron*, ala): **escarabajos** (Figuras 21-9A, 21-28 y 21-34A), **luciérnagas** (Figura 21-29), **gorgojos** (Figura 21-35D). El orden de animales más grande del mundo; alas anteriores (élitros) gruesas, duras, opacas; alas posteriores membranosas, plegadas en reposo bajo los élitros; aparato bucal mordedor y masticador; incluyen a los cicindélidos, carábidos, dípticos, ciervo volante, escarabajo sagrado, escarabajo pelotero, mariquita y otros.

Orden Estrepsípteros (G. *strepsis*, remolino + *pteron*, ala). Las hembras carecen de alas, ojos y antenas; los machos con alas anteriores vestigiales y alas posteriores con forma de abanico; hembras y larvas parásitas de abejas, avispas y otros insectos.

Orden Mecópteros (G. *mekos*, longitud + *pteron*, ala): **moscas escorpión**. De tamaño pequeño a mediano; alas largas, delgadas y con muchas venas; las alas en reposo se repliegan sobre el dorso en forma de tejado; el macho de la mosca escorpión tiene un órgano copulador en el extremo del abdomen; carnívoros; viven en bosques húmedos.

Orden Lepidópteros (G. *lepidos*, escama + *pteron*, ala): **mariposas y polillas**. Alas membranosas cubiertas con escamas imbricadas, unidas en su base; aparato bucal chupador, enrollado en reposo; las larvas (orugas) tienen mandíbulas masticadoras para alimentarse de las plantas, falsas patas rechonchas en el abdomen y glándulas de seda para tejer sus capullos; antenas mazudas en las mariposas y, generalmente, plumosas en las polillas (Figura 21-35).

Orden Dípteros (G. *di*, dos + *pteron*, ala): **verdaderas moscas**. Un par de alas simples, membranosas y estrechas; alas posteriores reducidas a unos inconspicuos balancines (halterios); piezas bucales chupadoras o adaptadas para lamer o perforar; las larvas (cresas) no presentan patas; comprenden las tipulas, mosquitos, moscas polilla, cagachín, mosca de la fruta, mosca doméstica, mosca del caballo, moscarda y otros muchos.

Orden Tricópteros (G. *trichos*, pelo + *pteron*, ala): **frigáneas**. Cuerpo pequeño y blando; alas con mucha nerviación y peludas, se pliegan en tejado sobre el cuerpo peludo; piezas bucales masticadoras; las larvas acuáticas construyen cápsulas reuniendo hojas, arena, grava, trozos de conchas o materia vegetal, mediante secreciones de seda o cemento; algunos construyen redes para alimentarse y las sujetan a las rocas de los ríos.

Orden Sifonápteros (G. *siphon*, sifón + *apteros*, sin alas): **pulgas** (Figura 21-14). Pequeñas, sin alas, cuerpo comprimido lateralmente; patas adaptadas para el salto; sin ojos; ectoparásitos de aves y mamíferos; larvas sin patas y carroñeras.

Orden Himenópteros (G. *hymen*, membrana + *pteron*, ala): **hormigas, abejas, avispas** (Figura 21-35C). De muy pequeños a grandes; alas membranosas, estrechas, emparejadas distalmente; alas posteriores subordinadas; piezas bucales adaptadas para morder, lamer y chupar líquidos; algunas veces el ovíscapo está modificado en un aguijón, perforador o cortante (Figura 21-10); hay especies sociales y solitarias; la mayoría de las larvas sin patas, ciegas y con forma de cresa.

FILOGENIA Y RADIACIÓN ADAPTATIVA

Los fósiles de los insectos, aunque no son abundantes, se han encontrado en número suficiente como para dar una visión general de la historia evolutiva de los insectos. Aunque ya existían en el Cámbrico varios grupos de artrópodos marinos, como los trilobites, los crustáceos y los xifosuros, los primeros artrópodos terrestres (escorpiones y milpies) no apa-

recieron hasta el Silúrico. Los primeros insectos, que eran ápteros, datan del Devónico. En el Carbonífero aparecieron varios órdenes de insectos con alas, la mayoría de los cuales están ahora extinguidos.

La mayoría de los zoólogos coincide en que los insectos y los miriápodos comparten un importante número de características y que, probablemente, derivan de un antecesor común (Figura 21-36). Posiblemente el antecesor tuvo una cabe-

za y un tronco con muchos metámeros semejantes, un carácter primitivo conservado por los miriápodos. La evolución de los insectos involucró la especialización de los tres primeros metámeros post-cefálicos para dar lugar a los segmentos locomotores (tórax) y a la desaparición o reducción de apéndices en el resto del cuerpo (abdomen). Los apterigotos (insectos sin alas) se han considerado tradicionalmente como los más primitivos, pero la subclase Apterigotos es aparen-

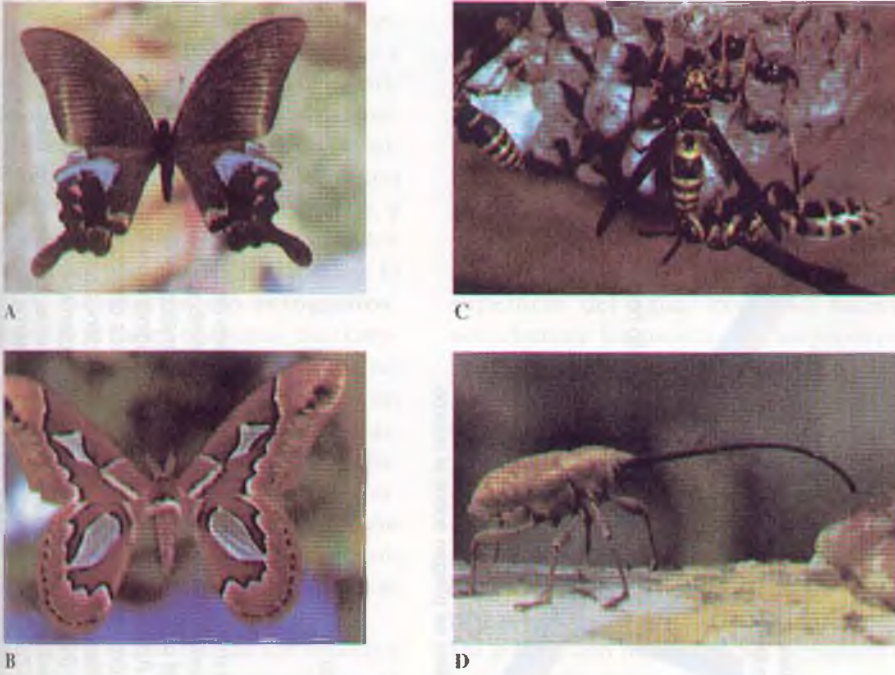


Figura 21-35

A, *Papilio krishna* (orden Lepidópteros) es una bonita mariposa cola de milano de la India. Los miembros de la familia Papiliónidos adornan muchas zonas del mundo, tanto tropicales como templadas, incluyendo Norteamérica. Compárese la antena nudosa con la antena plumosa de B, *Rothschildia jacobaea*, un sáturnido del Brasil. *Hyalophora cecropia* es un sáturnido común de Norteamérica. C, Avispa de papel (orden Himenópteros) atendiendo a sus larvas y pupas. D, *Curculio proboscideus*, el gorgojo del castaño, es un miembro de la familia más grande (Curculiónidos) perteneciente al mayor orden de insectos (Coleópteros). Muchos miembros de esta familia producen plagas graves en la agricultura.

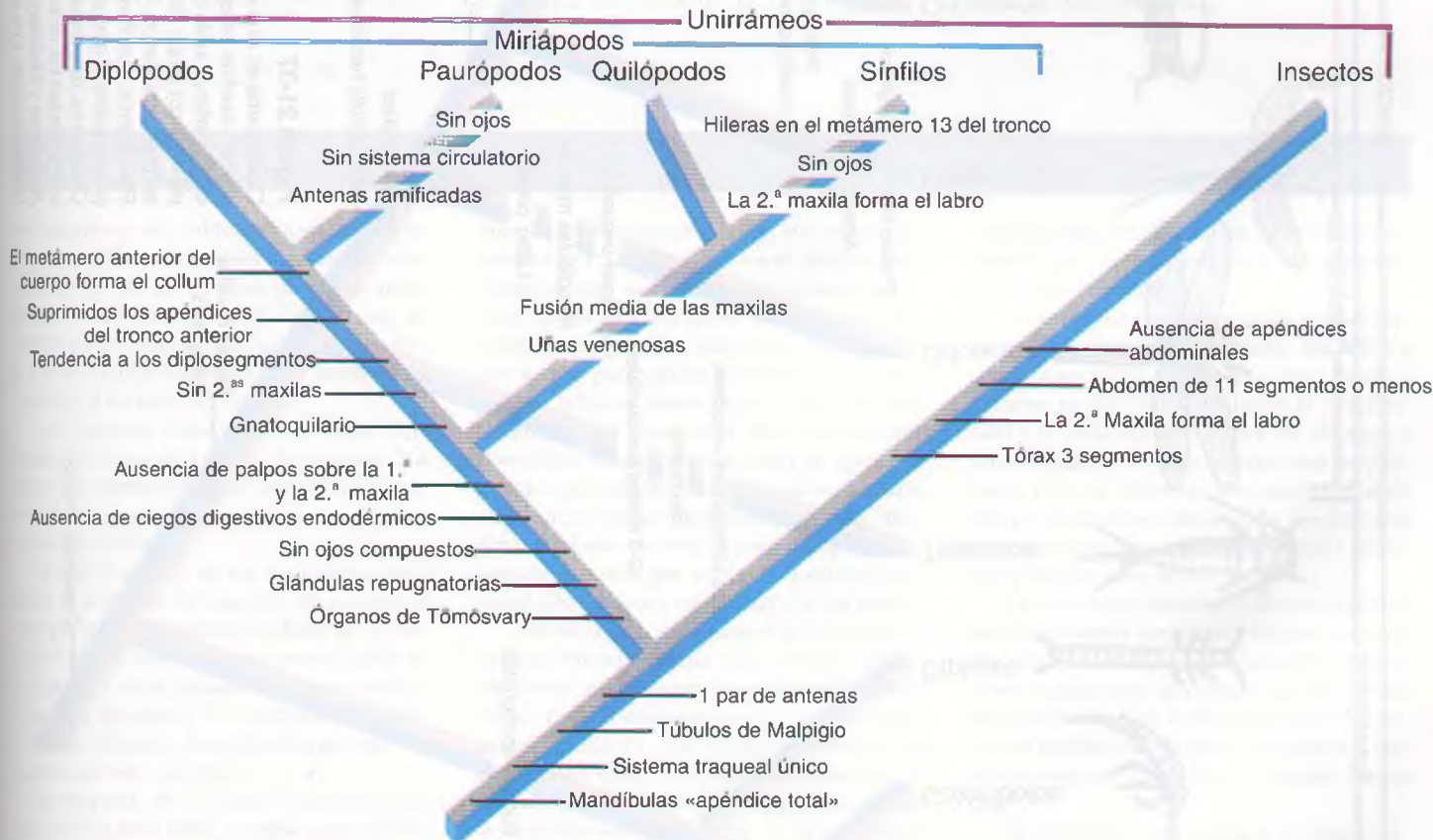


Figura 21-36

Cladograma en el que se muestran las hipotéticas relaciones de los unirráneos. Aquí, los miriápodos y los insectos son grupos hermanos; por tanto, los Diplopodos, Paurópodos, Quilópodos y Sífilos constituirían subclases dentro de la clase Miriápodos. Los órganos de Tömösvary son órganos sensoriales especiales, que se abren en las bases de las antenas, y las glándulas repelentes, localizadas en ciertos metámeros o en las patas, segregan, para defenderse, una sustancia repelente. En los diplopodos y paurópodos el gnatoquilario se forma por la fusión de las primeras maxilas, y el collum es un terguito del primer segmento del tronco semejante a un anillo. La formación de un labro a partir de las segundas maxilas ha sido a veces considerada como una prueba del parentesco de los sínfilos y los insectos; aquí se propone como una convergencia. Los grupos que quedan excluidos de este cladograma son líneas de artrópodos no unirráneos.

Fuente: Modificado de R. C. Brusca and G. J. Brusca, Invertebrates. Sinauer Associates, Inc, Sunderland, MA, 1990.

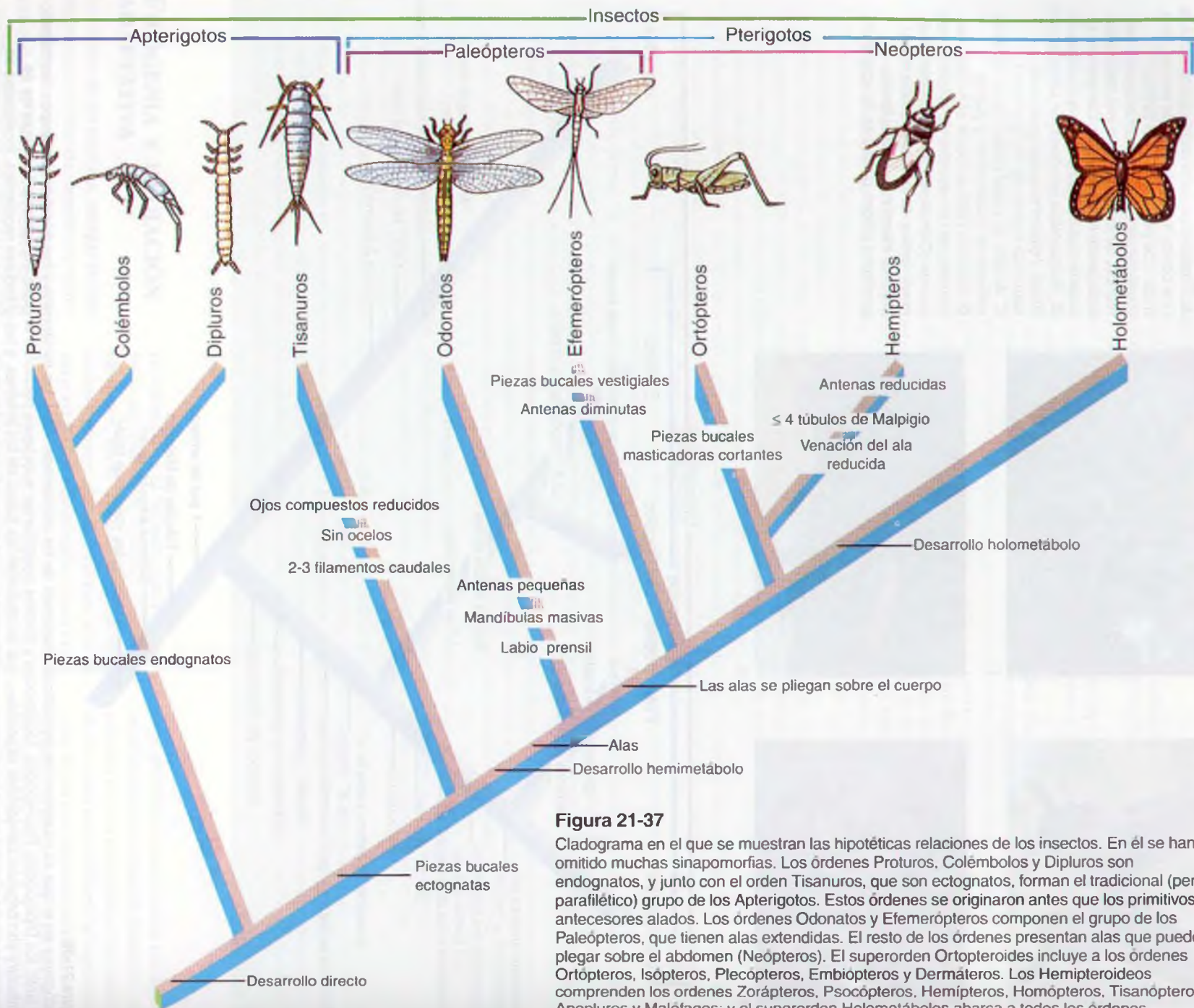


Figura 21-37

Cladograma en el que se muestran las hipotéticas relaciones de los insectos. En él se han omitido muchas sinapomorfias. Los órdenes Proturos, Colémbolos y Dipluros son endognatos, y junto con el orden Tisanuros, que son ectognatos, forman el tradicional (pero parafilético) grupo de los Apterigotos. Estos órdenes se originaron antes que los primitivos antecesores alados. Los órdenes Odonatos y Efemerópteros componen el grupo de los Paleópteros, que tienen alas extendidas. El resto de los órdenes presentan alas que pueden plegar sobre el abdomen (Neópteros). El superorden Orthopteroides incluye a los órdenes Ortópteros, Isopteros, Plecópteros, Embiópteros y Dermáters. Los Hemipteroideos comprenden los órdenes Zorápteros, Psocópteros, Hemípteros, Homópteros, Tisanópteros, Anopluros y Malólagos; y el superorden Holometábolos abarca a todos los órdenes holometábolos. Los miriápodos quedan excluidos de este cladograma.

temente parafilética. Tres de los órdenes de Apterigotos (Dipluros, Colémbolos y Proturos) tienen sus mandíbulas y primeras maxilas situadas en sacos profundos de la cabeza, una condición conocida como **endognata**. Ellos comparten otros caracteres primitivos y derivados, y existen muchas semejanzas entre los insectos endognatos y los miriápodos. El resto de los insectos son **ectognatos**, incluyendo el orden tisanuros, que carece de alas. Los insectos ectognatos no presentan sus mandíbulas y maxilas en sacos, y comparten otras sinapomorfias. Los insectos endognatos y los ectognatos forman grupos hermanos, y los Tisanuros divergieron de un antecesor común de insectos ectognatos antes de la adquisición del vuelo*, que relaciona a los restantes órdenes de ectognatos.

El origen evolutivo de los insectos con alas ha sido un continuo enigma. El valor adaptativo de las alas para el vuelo

está claro, aunque en su origen tales estructuras no se desarrollaron totalmente. Debieron derivar de estructuras primitivas demasiado pequeñas para mantener el vuelo, pero ¿qué posible importancia tuvieron para sus poseedores unas «alas» demasiado pequeñas para volar? Una posibilidad es que las protoalas se usaran para deslizarse por la superficie del agua, como lo hacen actualmente las moscas de las piedras (plecópteros).

El insecto alado ancestral dio lugar a tres líneas que difirieron en su habilidad para flexionar sus alas. Dos de éstas (odonatos y efemerópteros) tienen alas extendidas. La otra línea tiene alas que puede plegar sobre el dorso del abdomen. Esta última se ramificó en tres grupos, todos ellos presentes en el Pérmico. Un grupo, con metamorfosis hemimetábola, aparato bucal masticador y cercos, incluye a los Ortópteros, Dermápteros,

Isópteros y Embiópteros; otro grupo, con metamorfosis hemimetábola y una tendencia a los aparatos bucales succionadores, incluye a los Tisanópteros, Hemípteros y Homópteros, y quizás también los Psocópteros, Zorópteros, Malófagos y Anopluros, aunque existen algunas discordancias entre los autores por lo que respecta al último grupo. Los insectos con metamorfosis holometábola tienen ciclos biológicos más especializados y, aparentemente, forman una rama.

Las propiedades adaptativas de los insectos han sido destacadas en este capítulo. Las direcciones y extensión de su radiación adaptativa, tanto estructural como fisiológicamente, ha sido asombrosamente variada. Por lo que respecta al hábitat, adaptaciones alimenticias, medios de locomoción, reproducción o modo general de vida, las proezas adaptativas de los insectos son verdaderamente extraordinarias.

Resumen

Los miembros del subfilo Unirrámicos presentan apéndices unirrámeos y en la cabeza tienen un par de antenas, un par de mandíbulas y dos pares de maxilas (un par de maxilas en los milpiés). Los tagmas son: cabeza y tronco en los miriápodos, y cabeza, tórax y abdomen en los insectos.

Los insectos constituyen la clase más amplia del mayor de los filos de animales. Los insectos se identifican fácilmente por la combinación de sus tagmas, y por tener tres pares de patas torácicas.

El éxito evolutivo de los insectos se explica por la posesión de una serie de características que les ha permitido explotar los biotopos terrestres, como la impermeabilidad de su cutícula y otros mecanismos, para reducir la pérdida de agua y la capacidad de entrar en letargo durante los períodos en que las condiciones son adversas.

La mayoría de los insectos tienen dos pares de alas en el tórax, aunque algunos sólo tienen un par y otros ninguno. En algunos

insectos los movimientos de las alas están controlados por músculos del vuelo directos, sincrónicos, que se insertan directamente en la base de las alas. En otros, los músculos del vuelo son indirectos y asincrónicos, que mueven las alas por cambios en la forma del tórax.

Los hábitos alimentarios varían mucho dentro de los insectos, y hay una enorme diversidad de especializaciones de aparatos bucales que reflejan los particulares hábitos alimenticios de un determinado insecto. Respiran mediante un sistema traqueal, que es un sistema de tubos que se abren al exterior por espiráculos situados en el tórax y el abdomen.

Los sexos son separados y la fecundación es generalmente interna. Casi todos los insectos sufren una metamorfosis durante su desarrollo. En la metamorfosis de los hemimetábolos (gradual), los estados juveniles se denominan ninfas, y el adulto emerge tras la última muda ninfal. En la metamorfosis de los holometábolos (completa), la última muda produce un estado inactivo (pupa). De la

pupa emerge, finalmente, un adulto con alas. Ambos tipos de metamorfosis son controlados hormonalmente.

Los insectos son importantes para el bienestar humano, ya que polinizan los cultivos de plantas, controlan las poblaciones de otros insectos perjudiciales mediante la depredación y el parasitismo, y sirven de alimento a otros animales. Muchos insectos son perjudiciales para los intereses humanos porque se nutren de plantas cultivadas, y muchos son vectores de importantes enfermedades humanas y de animales domésticos.

Los insectos actuales y los miriápodos muestran ciertas similitudes básicas; es posible que los insectos desciendan de un antecesor común con un cuerpo parecido al de los miriápodos. Los insectos endognatos conservan muchas características primitivas y, quizás, la mayoría se parecen al insecto ancestral.

La diversidad adaptativa y el número de especies e individuos de insectos es enorme.

* Brusca, R. C., and G. J. Brusca. 1990. Invertebrates. Sunderland, Massachusetts, Sinauer Associates, Inc.

Cuestionario

1. Distinga entre si los siguientes grupos: Diplópodos, Quilópodos e Insectos.
2. ¿Qué características diferencian a los insectos de los demás artrópodos?
3. Explique por qué los músculos del vuelo indirectos pueden batir mucho más rápidamente que los músculos del vuelo directo.
4. ¿Cómo andan los insectos?
5. ¿Cuáles son las partes del tubo digestivo de los insectos y qué función desempeña cada una de ellas?
6. Describa tres tipos diferentes de aparatos bucales de insectos y qué función desempeña cada uno de ellos.
7. Describa el sistema traqueal de un insecto típico y explique por qué es capaz de funcionar eficazmente sin el empleo de pigmentos transportadores de oxígeno en la hemolinfa. ¿Por qué el sistema traqueal no funcionaría en el hombre?
8. Describa el particular sistema excretor de los insectos. ¿Cómo se forma el ácido úrico?
9. Describa los receptores sensoriales de los insectos para los diferentes estímulos.
10. Explique las diferencias entre las metamorfosis holometábola y hemimetábola de los insectos, incluyendo los estados de cada una.
11. Describa el control hormonal de la metamorfosis de los insectos, así como la acción de cada hormona y dónde se produce cada una de ellas.
12. ¿Qué es la diapausa y cuál es su valor adaptativo?
13. Describa brevemente tres formas desarrolladas por los insectos para evitar la depredación.
14. Describa, con ejemplos, cuatro formas de comunicación de los insectos.
15. ¿Cuáles son las castas de abejas y termitas y qué funciones desempeña cada una de ellas?
16. ¿Cuáles son los mecanismos que determinan las castas en abejas y termitas?
17. ¿Qué es la trofalaxis? ¿Cuál es su función en las termitas?
18. Cite varios casos en que los insectos sean beneficiosos para el hombre y otros en que sean perjudiciales.
19. ¿De qué maneras se pueden controlar los insectos perjudiciales? ¿Qué es la gestión integrada de plagas?
20. ¿Cuáles son las características más probables del antecesor común de los insectos? ¿Qué principales líneas descendieron de él?

Bibliografía

Véase también la Bibliografía de la Parte III, p. 631.

- Berenbaum, M.R. 1995. Bugs in the system. Reading, Massachusetts, Addison-Wesley Publishing Company. *De qué manera los insectos afectan los asuntos del hombre. Bien escrito para un público amplio, muy recomendado.*
- Blum, M.S. (ed.). 1985. Fundamentals of insect physiology. New York, John Wiley & Sons. *Buen texto, de varios autores, sobre la fisiología de los insectos. Recomendado.*
- Borror, D. J., D. M. DeLong, and C. A. Triplehorn. 1989. An introduction to the study of insects, ed. 6. Philadelphia, Saunders College Publishing. *Un buen texto de entomología.*
- Chapman, R.F. 1982. The insects: structure and function, ed. 3. Cambridge, Massachusetts, Harvard University Press. *Excelente texto sobre la morfología y fisiología de los insectos.*
- Heinrich, B., and H. Esch. 1994. Thermoregulation in bees. *Amer. Sci.* **82**: 164-170. *Fascinantes adaptaciones fisiológicas y de comportamiento de las abejas para aumentar o disminuir la temperatura corporal, en función de una sorprendente variedad de cambios de temperatura del medio.*
- Hölldobler, B. H., and E. O. Wilson. 1990. The ants. Cambridge, Massachusetts, Harvard University Press. *Fascinante historia sobre la organización social de las hormigas.*
- Huber, F., and J. Thorson. 1985. Cricket auditory communication. *Sci. Am.* **253**: 60-68 (Dec.). *Se estudiaron las respuestas de los grillos hembra a la llamada de los machos. Se consiguió profundizar en el mecanismo auditivo de los grillos, y en los elementos del canto de los machos que son reconocidos por las hembras.*
- McMasters, J. H. 1989. The flight of the bumblebee and related myths of entomological engineering. *Am. Sci.* **77**: 164-169. *Existe un mito popular acerca de un aeronáutico que justificó que el abejorro no podía volar, pero esta suposición quedó anticuada.*
- Moffat, A. S. 1991. Research on biological pest control moves ahead. *Science* **252**: 211-212. *Un trabajo sobre el estado actual del control de plagas, incluyendo las contribuciones de la ingeniería genética.*
- Topoff, H. 1990. Slave-making ants. *Am. Sci.* **78**: 520-528. *Un asombroso tipo de parasitismo social en el que ciertas especies de hormigas atacan las colonias de especies emparentadas, roban sus pupas y luego sacan partido de ellas para hacer todo el trabajo de la colonia huésped.*
- Wootton, R. J. 1990. The mechanical design of insect wings. *Sci. Am.* **263**: 114-120 (Nov.). *La arquitectura ingeniosa de las alas de insectos y cómo están adaptadas al vuelo.*

22

Los protóstomos menores

*Filo Sipuncúlidos, Filo
Equiúridos, Filo Pogonóforos,
Filo Pentastómidos, Filo
Onicóforos, Filo Tardígrados*



Algunos experimentos evolutivos

El comienzo del período Cámbrico, hace unos 580 millones de años, fue una época muy productiva de la historia evolutiva. Durante los 3000 millones de años anteriores, la evolución había dado lugar a poco más que a los procariontes y los protistas, así como a un vasto número de ambientes en espera de ser ocupados. Entonces, en el espacio de unos pocos millones de años, aparecieron todos los filos principales de invertebrados, y probablemente también los filos menores. Esto constituyó la «explosión cámbrica», el mayor acontecimiento evolutivo que ha conocido el mundo animal. De hecho, el registro fósil sugiere que en la era Paleozoica existieron más filos de los que viven actualmente, y que algunos desaparecieron en los grandes períodos de extinción que «puntuaron» la evolución de la vida en la Tierra. La mayor de estas interrupciones fue la extinción del Pérmico, hace unos 230 millones de años. Así, la evolución ha producido muchos «modelos experimentales». Algunos de

ellos desaparecieron porque fueron incapaces de sobrevivir a condiciones cambiantes. Otros dieron lugar a especies abundantes y dominantes, cuyos individuos pueblan la Tierra hoy en día. Otros se diversificaron, pero poco, con un pequeño número de especies persistentes, mientras que, finalmente, otros que fueron abundantes en tiempos pasados hoy se encuentran en declive.

La gran corriente evolutiva que comenzó con la aparición del celoma y dio lugar a los tres grandes filos de los moluscos, los anélidos y los artrópodos, produjo también otras líneas. Los supervivientes son pequeños y carecen de importancia económica y ecológica; generalmente se agrupan juntos bajo la denominación de «protóstomos menores». Probablemente divergieron en distintas épocas y de antecesores diferentes, pero todos muestran, cada uno por su parte, un antecesor común con los anélidos, los artrópodos o con ambos. ■

POSICIÓN EN EL REINO ANIMAL

Los filos tratados en este capítulo son todos protóstomos celomados, aunque algunos también tienen algunas características de deuteróstomos en su desarrollo embrionario. Sus relaciones entre sí y con los grandes filos de protóstomos son a menudo confusas, pero probablemente todos ellos surgieron en distintos momentos de antecesores anélidos artrópodos. Las posibles relaciones filogenéticas se mencionarán en la discusión de cada grupo.

LOS PROTÓSTOMOS MENORES

Este capítulo contiene una breve discusión sobre seis filos cuyas posiciones en las líneas filogenéticas del reino animal son de alguna manera controvertidas, al igual que las relaciones entre unos y otros. Los antecesores protóstomos y celomados que eventualmente dieron lugar a los tres grandes filos (Moluscos, Anélidos y Artrópodos) también produjeron otras varias líneas. Algunas están actualmente extintas, mientras que otras han sobrevivido, aunque con un pequeño número de especies y caracterizadas por un pequeño grado de divergencia evolutiva dentro de cada filo.

Tres de los filos, los Sipuncúlidos, Equiúridos y Pogonóforos, son animales vermiformes, marinos y bentónicos (que viven en el fondo del mar) que pueden compartir un antecesor común con los Anélidos. Los dos primeros presentan diversas estructuras en probóscide que utilizan para excavar y obtener alimento. Los pogonóforos viven en tubos, principalmente en el fango de aguas profundas, tienen tentáculos anteriores muy largos y carecen de tubo digestivo. Los Pentastómidos, Onicóforos y Tardígrados han sido a veces agrupados juntos y denominados Parartrópodos debido a que presentan apéndices no articulados con uñas (en algún estado) y una cutícula con mudas, lo que sugiere que comparten un antecesor con los artrópodos. Los pentastómidos son parásitos estrictos; los onicóforos son terrestres pero limitados a áreas húmedas; los tardígrados se encuentran en hábitat marinos, dulciacuícolas y terrestres.

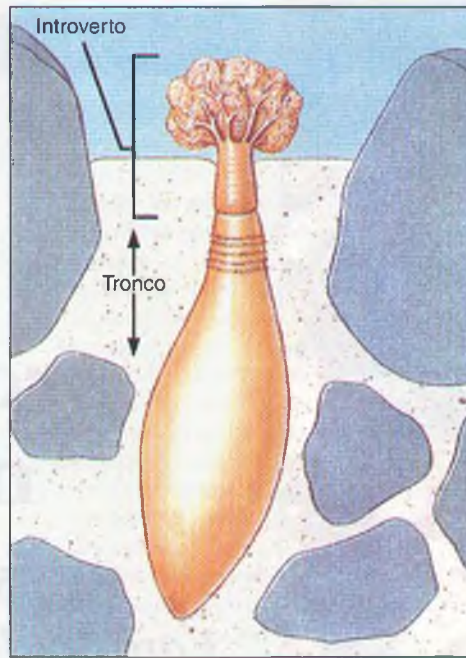


Figura 22-1
Themiste, un sipuncúlido.

FILO SIPUNCÚLIDOS

El filo Sipuncúlidos (L. *Sipunculus*, pequeño sifón + *ida*, sufijo plural) está formado por gusanos marinos bentónicos, predominantemente litorales o sublitorales. Llevan vidas sedentarias en galerías excavadas en fango o arena, ocupan conchas de gasterópodos abandonadas o viven en grietas de coral o entre la vegetación. Algunas especies excavan sus propias galerías en la roca, por medios químicos y quizá mecánicos. Más de la mitad de las especies están restringidas a zonas tropicales. Algunos son gusanos pequeños y delgados, pero la mayoría mide entre 15 y 30 cm de longitud. Muchos se conocen como «gusanos cacahuete», ya que cuando son molestados se contraen hasta adoptar una forma que recuerda a este fruto (Figura 22-1).

Los sipuncúlidos no presentan ni segmentación ni sedas. La forma más fácil de reconocerlos es por un **introverto** estrecho y retráctil, o **probóscide**, que está continua y rápidamente entrando y saliendo del extremo anterior. Las paredes del **tronco** están muscularizadas. Cuando el introverto se extiende, se puede ver en su extremo la boca rodeada por una corona de tentáculos ciliados. En condiciones normales, los sipuncúlidos sacan el extremo anterior fuera de su

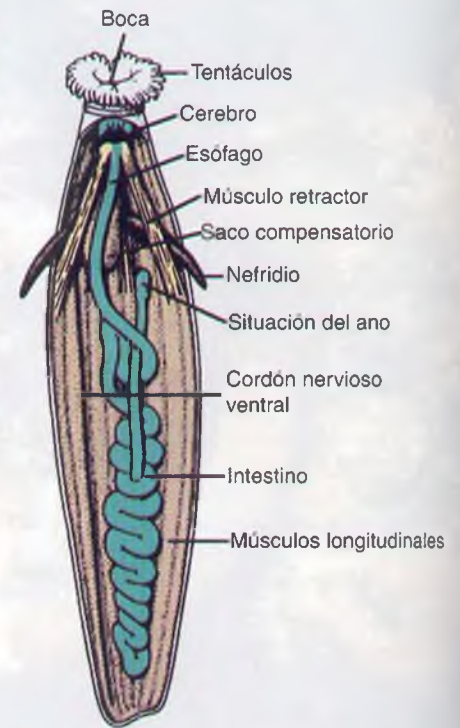


Figura 22-2
Estructura interna de *Sipunculus*.

galería o habitáculo, y alargan los tentáculos para explorar y alimentarse. Son fundamentalmente detritívoros, alimentándose de materia orgánica que engloban con moco en los tentáculos y llevan hacia la boca mediante corrientes ciliares. El introverto se extiende por presión hidrostática producida por la contracción de la musculatura de la pared del cuerpo contra el fluido celomático. El interior, hueco, de los tentáculos no está conectado con el celoma, sino con uno o dos sacos compensatorios tubulares y ciegos situados a lo largo del esófago (Figura 22-2). Estos sacos recogen el fluido de los sacos cuando el introverto se retrae por la acción de músculos retractores. La superficie del introverto es muchas veces rugosa, por la presencia de espinas, ganchos o papilas superficiales.

Hay un amplio celoma lleno de líquido y atravesado por fibras de musculatura y tejido conjuntivo. El tracto digestivo es un largo tubo que se dobla sobre sí mismo para finalizar en un ano cerca de la base del introverto (Figura 22-2). Un par de grandes nefridios se abren al exterior para expulsar amebocitos celomáticos repletos de desechos; los nefridios también sirven como gonoductos. Carecen de sistemas respiratorio y circu-



Figura 22-3

Echiurus, un equiúrido común en las costas atlánticas y pacíficas de Norteamérica. La forma de la probóscide es la responsable de su nombre común, «gusanos cuchara».

latorio, pero el fluido celomático presenta glóbulos rojos que contienen un pigmento respiratorio, la hemeritrina, utilizado para el transporte de oxígeno. El sistema nervioso tiene un ganglio cerebral bilobulado situado inmediatamente por detrás de los tentáculos y un cordón nervioso ventral que se extiende a lo largo del cuerpo. Los sexos son separados. No existen gónadas permanentes, de forma que ovarios y testículos se desarrollan estacionalmente en el tejido conjuntivo que cubre los extremos de uno o más de los músculos retractores. Los gametos se liberan a través de los nefridios, y la forma larvaria es generalmente una trocófora. También se da la reproducción asexual por fisión transversal, en la que la región posterior (aproximadamente un quinto del total) sufre una constricción y da lugar finalmente al nuevo individuo.

Hay aproximadamente 330 especies y 16 géneros, agrupados según los autores en cuatro familias. Los géneros mejor conocidos son probablemente *Sipunculus*, *Phascolosoma* (*G. phaskolos*, bolsa o saco de cuero + *soma*, cuerpo), *Aspidosiphon* (*G. aspidos*, casco + *siphon*, sifón) y *Golfingia*, denominado así por E. R. Lankester en recuerdo de una velada de golf en St. Andrews, Escocia).

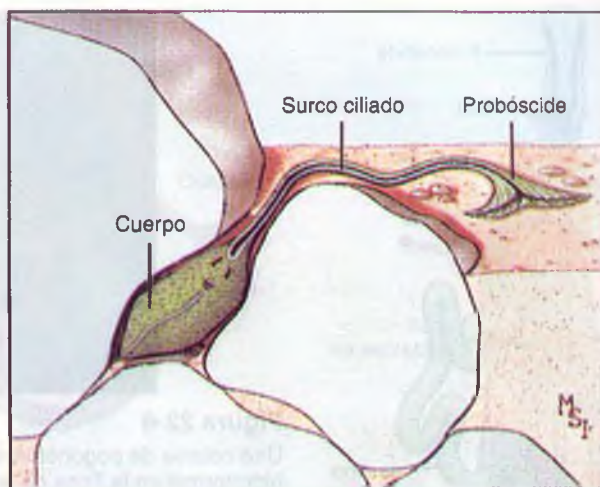


Figura 22-4

Bonellia (Filo Equiúridos) es un detritívoro. Alojado en su galería, explora el entorno con su larga probóscide, que recoge partículas orgánicas y las transporta, a lo largo de un surco ciliado, hasta la boca.

FILO EQUIÚRIDOS

El filo Equiúridos (*G. echis*, víbora, serpiente + *oura*, cola + *ida*, sufijo plural) está formado por gusanos marinos que excavan en fango o arena o viven en conchas de moluscos o caparazones de erizo vacíos, en grietas de rocas o lugares semejantes. Se encuentran en todos los océanos, más comúnmente en zonas litorales de aguas templadas, aunque algunos han aparecido en aguas polares y otros se han obtenido mediante dragados de fondos a más de 2000 m. Su longitud varía entre unos pocos milímetros y 40 ó 50 cm.

El número de especies de equiúridos (140) es sólo un tercio de las de sipuncúlidos. Hay dos clases: Equiúridos y Sactosomátidos. La primera es mucho mayor y contiene dos órdenes y cinco familias.

El cuerpo de los equiúridos es cilíndrico, semejante de algún modo a una salchicha (Figura 22-3). Por delante de la boca se encuentra una probóscide aplanada y extensible que, al contrario de lo que ocurre en los sipuncúlidos, no puede retraerse en el interior del cuerpo. Los equiúridos reciben a menudo el nombre de «gusanos cuchara» por la forma de la probóscide contraída en algunas especies. Esta probóscide, que aloja al cerebro, es en realidad un lóbulo cefálico, probablemente homólogo del prostomio de los anélidos. La probóscide tiene un surco ciliado que conduce hasta la boca. Aun-

que el animal permanezca enterrado, la probóscide puede extenderse sobre el fondo para explorar y captar alimento (Figura 22-4). *Bonellia viridis* recoge partículas muy pequeñas y las traslada mediante cilios a lo largo de la probóscide; las partículas mayores se mueven por una combinación de movimientos ciliares y musculares o exclusivamente por acción muscular. A lo largo del camino hacia la boca se pueden rechazar partículas no deseadas. La probóscide es corta en algunas especies y larga en otras. *Bonellia*, cuya longitud es de solamente 8 cm, puede extender su probóscide hasta 2 m.

En algunas especies, el dimorfismo sexual es pronunciado, con hembras mucho mayores que los machos. *Bonellia* tiene un dimorfismo sexual extremo, de forma que el diminuto macho vive sobre la hembra o en sus nefridios. La determinación del sexo es muy interesante en esta especie. La larva, de vida libre y nadadora, es sexualmente indiferenciada. Aquellas que se asientan en la probóscide de una hembra se convierten en machos (de 1 a 3 mm de largo). Generalmente se encuentran unos 20 machos en una sola hembra. Las larvas que no entran en contacto con la probóscide de una hembra sufren una metamorfosis que las convierte en hembras. El estímulo para el desarrollo de los machos es, aparentemente, una hormona producida por la probóscide de las hembras.

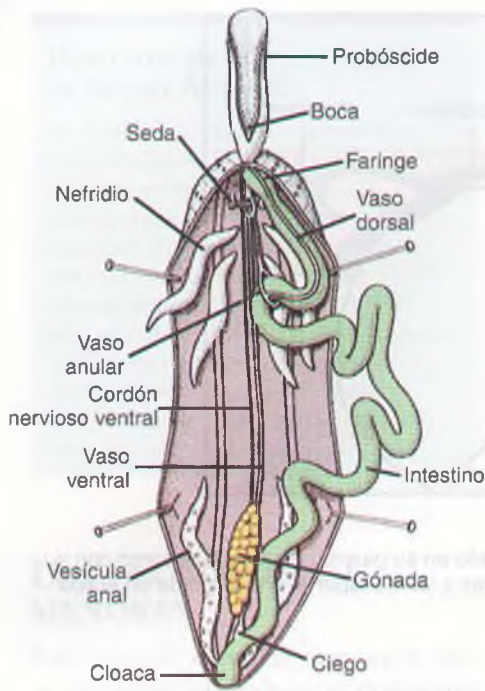


Figura 22-5
Anatomía interna de un equiúrido.

Una forma común, *Urechis* (G. *oura*, cola + *echis*, víbora, serpiente), vive en una galería en forma de U en la que secreta una red mucosa semejante a un embudo. Bombea agua a través de la red, capturando con ella bacterias y materiales muy finos. Una vez repleta de alimento, el animal traga la red. *Lissomyema* (G. *lissos*, liso + *mys*, músculo) vive en conchas vacías de gasterópodos en las que construye galerías irrigadas por el bombeo rítmico de agua, alimentándose con el barro y arena arrastrados en el proceso de irrigación.

La pared del cuerpo, muscularizada, está cubierta por una cutícula y un epitelio, que puede ser liso u ornamentado con papilas (Figura 22-3). Puede haber un par de sedas anteriores o un círculo de espinas alrededor del extremo posterior. El celoma es amplio. El tubo digestivo es largo, enrollado y finaliza en el ano en el extremo posterior (Figura 22-5). Existe un par de sacos anales que pueden tener función excretora y osmoreguladora. La mayoría de los equiúridos tienen un sistema circulatorio cerrado, con sangre incolora, aunque la hemoglobina está contenida en células celomáticas y ciertas células del cuerpo. Hay dos o varios nefridios que funcionan fundamentalmente como gonoductos. Un anillo nervioso rodea la faringe y se pro-



Figura 22-6

Una colonia de pogonóforos gigantes a gran profundidad, cerca de un afloramiento hidrotermal en la Fosa de las Galápagos, al este del Pacífico.

Fotografía de J. F. Grassle, Woods Hole Oceanographic Institute.

longa hacia la probóscide, y existe un cordón nervioso ventral. No hay órganos sensoriales especializados.

Los sexos son separados, con una única gónada en cada uno de ellos, que se rompe y libera las células sexuales maduras, las cuales abandonan la cavidad del cuerpo a través de los nefridios; la fecundación es generalmente externa.

La segmentación y el estado de trocófora son muy similares a los de los anélidos y sipuncúlidos. La etapa de trocófora, que puede durar desde unos pocos días hasta tres meses según las especies, se continúa con una metamorfosis gradual hasta la forma adulta.

FILO POGONÓFOROS

El filo Pogonóforos (G. *pogon*, barba + *phora*, llevar), o gusanos barbudos, no se conoció hasta el siglo xx. Los primeros ejemplares que se describieron fueron capturados mediante dragados en aguas profundas en las costas de Indonesia, en 1900. Desde entonces han aparecido en diversos mares y océanos, hasta un total de 145 especies descritas actualmente. Se reconocen dos clases: Perviados y Vestimentíferos, aunque algunos consideran a los Vestimentíferos como un filo independiente. La longitud normal de los perviados es de 5 a 85 cm, generalmente con un diámetro de menos de un milímetro. En cambio, los vestimentíferos viven alrededor de afloramientos hidrotermales en aguas profundas, y crecen mucho más: hasta 1,5 metros de largo y 5 cm de diámetro (Figura 22-6).

Entre los animales más sorprendentes de los habitantes de las comunidades de aguas profundas del Pacífico (Capítulo 40, p. 807) se encuentran los pogonóforos gigantes, *Riftia pachyptila*, mucho mayores que cualquier pogonóforo conocido hasta entonces. El trofosoma de otros pogonóforos está confinado a la parte posterior del tronco, hundida en sedimentos ricos en sulfuros, pero el trofosoma de *Riftia* ocupa la mayor parte de su largo tronco. Obtiene un gran aporte de sulfuro de hidrógeno, suficiente para nutrir su gran organismo, de los afloramientos hidrotermales del fondo oceánico.

Estos largos gusanos tubícolas no han dejado registro fósil, y sus afinidades más estrechas parecen estar con los anélidos.

La mayoría de los pogonóforos viven en el sedimento marino, siempre por debajo de la zona intermareal y generalmente a profundidades mayores de 200 m. Esto explica su tardío descubrimiento, ya que sólo pueden obtenerse mediante dragado. Su longitud habitual es de 5 a 84 cm, con un diámetro normalmente menor de un milímetro. Son animales sésiles, que segregan un tubo quitinoso muy largo del que probablemente sólo asoma el extremo anterior del animal para alimentarse. Los tubos están generalmente erguidos sobre el fondo marino y son de la misma longitud que el animal, que puede moverse arriba y abajo dentro del tubo, pero no girar.

Los gusanos barbudos tienen un cuerpo largo y cilíndrico, revestido por una cutícula y dividido en una corta región

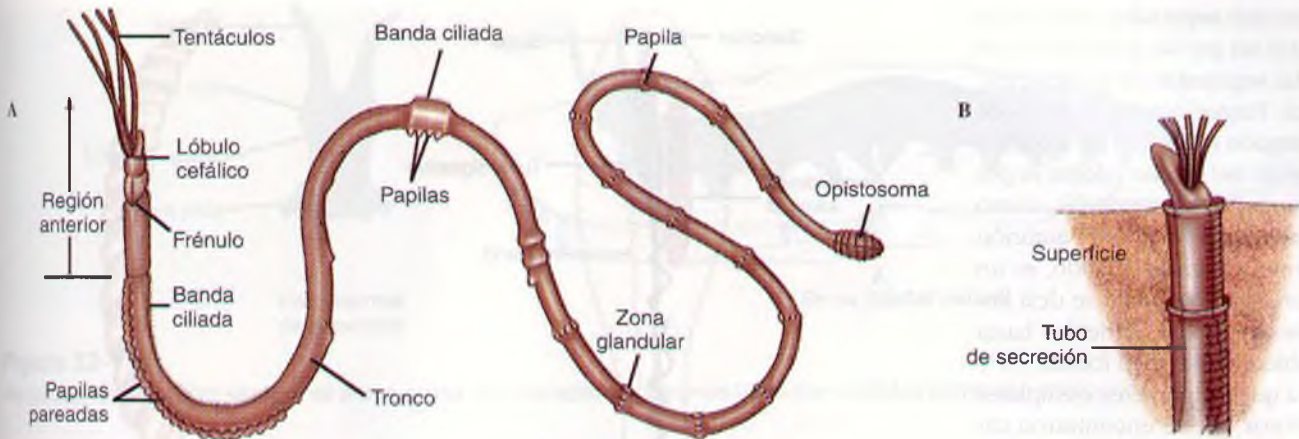


Figura 22-7

Diagrama de un pogonóforo típico. A, Caracteres externos. En vivo, el cuerpo es mucho más alargado de lo que aparece en el esquema. B, Posición en el tubo.

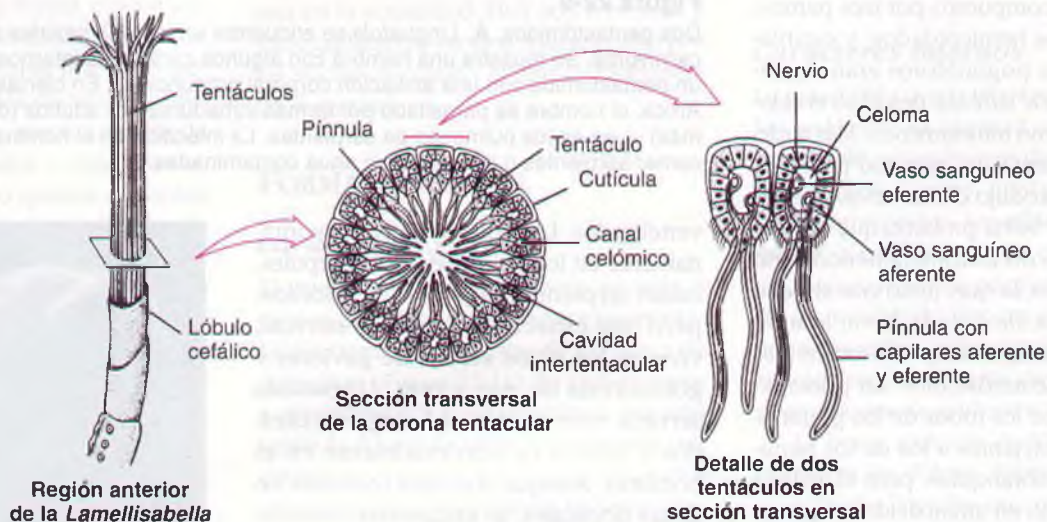


Figura 22-8

Sección transversal de la corona de tentáculos del pogonóforo *Lamellisabella*. Los tentáculos surgen de la cara ventral del extremo anterior, en la base del lóbulo cefálico. Los tentáculos (que varían en número en las distintas especies) encierran un espacio cilíndrico, en el que las pinnulas forman una especie de red para atrapar el alimento. Las moléculas alimenticias se incorporan a la red sanguínea de las pinnulas y los tentáculos.

anterior, un **tronco** largo y muy delgado, y un pequeño **opistosoma** segmentado (Figura 22-7). El lóbulo cefálico del extremo anterior lleva de uno a 260 largos tentáculos (las «barbas» que dan nombre al filo), según la especie. Los tentáculos son extensiones huecas del celoma y llevan pequeñas pinnulas. En gran parte de su recorrido, los tentáculos se mantienen paralelos y juntos, encerrando un espacio intertentacular cilíndrico en cuyo interior se sitúan las pinnulas (Figura 22-8).

El tronco es muy alargado y provisto de papilas, y en la mitad posterior lleva dos anillos de sedas cortas y dentadas, a modo de cinturón, que utiliza para agarrarse a la pared del tubo, permitiendo así la extensión o contracción indepen-

diente de las mitades anterior y posterior del tronco en el interior del tubo. Por detrás de estas sedas, el tronco es muy delgado y se rompe con mucha facilidad al manipular el animal. De hecho, el extremo posterior y segmentado del animal, u opistosoma, no fue encontrado ni descrito (hasta 1963! Es más grueso que el tronco y está dividido en 5 a 23 cortos segmentos portadores de sedas.

La pared del cuerpo está compuesta por una cutícula, una epidermis y musculatura circular y longitudinal. La cutícula es similar a la de anélidos y sipuncúlidos.

Los pogonóforos llaman la atención por no presentar ni boca ni tubo digestivo, lo que hace de su nutrición un asun-

to desconcertante o complicado. Absorben algunos nutrientes disueltos en el agua de mar, como glucosa, aminoácidos y ácidos grasos, a través de las pinnulas y microvellosidades de los tentáculos. Sin embargo, obtienen la mayor parte de su energía de una asociación mutualista con bacterias quimioautótrofas. Estas bacterias oxidan el sulfuro de hidrógeno, lo que proporciona la energía necesaria para producir compuestos orgánicos a partir de dióxido de carbono. Dentro del pogonóforo, estas bacterias están alojadas en un órgano denominado **trofosoma**, derivado embriológicamente de la región media del tubo digestivo (en el adulto no hay restos de las regiones anterior y posterior del tracto digestivo).

Los sexos son separados, con un par de gónadas y un par de gonoductos en el tronco. La segmentación es desigual, pero atípica. Parece estar más cerca de una segmentación radial que de una espiral. El desarrollo del amplio celoma es por esquizocelia, no por enterocelia, como fue descrito en un principio. El embrión es vermiforme, y, aunque ciliado, es un mal nadador. Probablemente se deja llevar pasivamente por las corrientes hasta que se establece y fija en el fondo.

Debido a que los primeros ejemplares de pogonóforos que se encontraron carecían de opistosoma, Ivanov y otros investigadores pioneros en este grupo, que creían que trabajaban con individuos completos, describieron el celoma como trimetamérico (compuesto por tres partes), como el de los hemicordados, y establecieron que los pogonóforos eran deuterostomos. Ivanov también describió el celoma larvario como trimetamérico. Más tarde, el descubrimiento del extremo posterior segmentado produjo ciertas revisiones en esta hipótesis. Se ha probado que el celoma del adulto no es trimetamérico, sino polimetamérico, lo que, junto con el desarrollo esquizocélico de la larva, apuntó hacia afinidades con los protostomos más que con los deuterostomos. En principio se pensaba que los tubos de los pogonóforos eran semejantes a los de los hemicordados pterobranquios, pero el análisis de su contenido en aminoácidos y quitina demostró que no existía tal relación. Los pogonóforos tienen células fotorreceptoras muy semejantes a las de los anélidos (oligoquetos e hirudíneos), y la estructura de la cutícula, la formación de las sedas y la segmentación del opistosoma sugerían también una relación con ellos. De cualquier forma, la posición filogenética de los pogonóforos debe considerarse todavía no definitivamente establecida hasta que se estudie la embriogenia de más especies y en más de una familia.

La radiación adaptativa no ha sido muy extensa: la mayor diversidad se da en la estructura de la corona de tentáculos y del tubo.

FILO PENTASTÓMIDOS

Los pentastómidos (G. *penta*, cinco + *stoma*, boca), o gusanos lengua, son un filo de unas 90 especies de parásitos vermiformes del aparato respiratorio de los

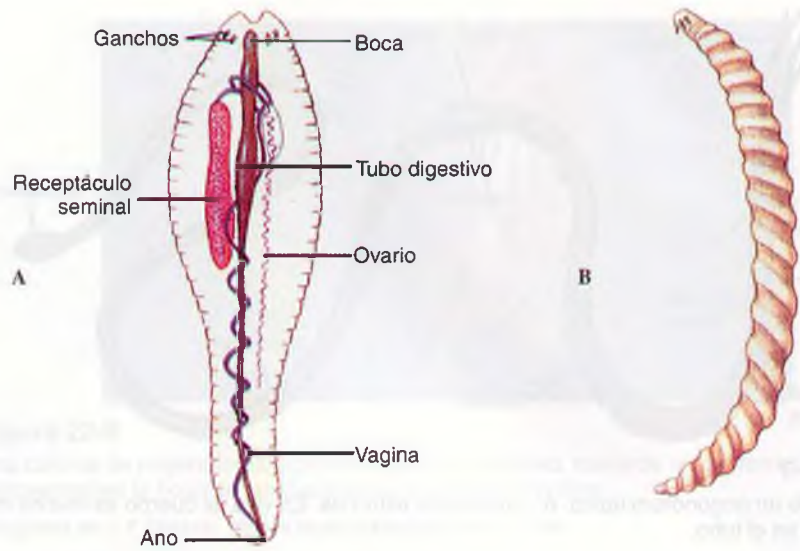


Figura 22-9
Dos pentastómidos. A, *Linguatula* se encuentra en las vías nasales de los mamíferos carnívoros. Se muestra una hembra con algunos caracteres internos. B, *Armillifer* hembra, un pentastómido con una anillación corporal pronunciada. En ciertas regiones de Asia y África, el hombre es parasitado por formas inmaduras; los adultos (de 10 cm de largo o más) viven en los pulmones de serpientes. La infección en el hombre puede producirse al comer serpientes o por comida o agua contaminadas.

vertebrados. Los adultos viven mayoritariamente en los pulmones de los reptiles, como serpientes, lagartos y cocodrilos, pero una especie, *Reighardia sterna*, vive en los sacos aéreos de gaviotas y golondrinas de mar, y otra, *Linguatula serrata*, vive en la nasofaringe de cánidos y félidos (y ocasionalmente en el hombre). Aunque son más comunes en zonas tropicales, se encuentran también en Norteamérica, Europa y Australia.

Los adultos oscilan entre 1 y 13 cm de longitud. Los anillos transversales dan al cuerpo una apariencia segmentada (Figura 22-9). El cuerpo está cubierto por una cutícula quitinosa que sufre mudas periódicas durante los estados larvarios, y el extremo anterior puede llevar cinco protuberancias cortas (de ahí el nombre de pentastómidos), cuatro de las cuales presentan ganchos. En la quinta se encuentra la boca y dos pares de ganchos esclerotizados para la sujeción a los tejidos del hospedador (Figura 22-10). El tubo digestivo es simple y recto, adaptado para la succión. El sistema nervioso, semejante al de los anélidos y artrópodos, lleva pares de ganglios a lo largo del cordón nervioso ventral. El único órgano de los sentidos parecen ser las papilas; no tienen sistema circulatorio, excretor ni respiratorio.

Los sexos están separados, y las hembras son generalmente más grandes que



Figura 22-10
Extremo anterior de un pentastómido. Nótese la boca (flecha) entre los garfios centrales, y las papilas sensoriales apicales. Cortesía de J. Ubelaker.

los machos. Una hembra puede producir varios millones de huevos, que pasan a la tráquea del hospedador, son tragados y expulsados con las heces. La larva al nacer es una criatura oval, con cola y cuatro patas rechonchas. La mayoría de los ciclos vitales de los pentastómidos requieren un hospedador intermediario vertebrado como un pez, un reptil o rara vez un mamífero, que es comido por el hospedador vertebrado definitivo. Después de la ingestión por el hospedador intermediario, la larva penetra en el intes-

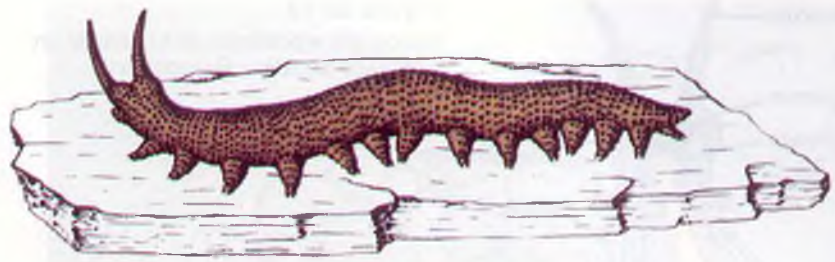


Figura 22-11

Peripatus, un onicóforo semejante a una oruga, con caracteres comunes tanto con anélidos como con artrópodos.

tino, migra al azar por el cuerpo y, finalmente, sufre una metamorfosis pasando a ninfa. Tras varias mudas, la ninfa aumenta de tamaño, y forma por último una cápsula, pasando a un estado de letargo. Cuando es comida por el hospedador definitivo, la ninfa encuentra camino hasta los pulmones, alimentándose de la sangre y de los tejidos, y madurando.

Se han encontrado quistes de varias especies en el hombre, siendo el más común *Armillifer armillatus* (L. *armilla*, anillo, brazalete + *fero*, portar), pero generalmente producen pocos síntomas. *Linguatula serrata* es el causante de una pentastomiasis nasofaríngea, o «halzoun» una enfermedad humana propia de la India y Oriente Medio.

FILO ONICÓFOROS

Los miembros del filo Onicóforos (G. *onyx*, garra + *pherein*, portar) se llaman comúnmente «gusanos de terciopelo» o «gusanos andadores». Comprenden aproximadamente unas 70 especies de animales con aspecto de orugas, que miden entre 1,4 y 15 cm de longitud. Viven en los bosques lluviosos y otros ambientes, frondosos y húmedos de las regiones tropical y subtropical, y en algunas regiones templadas del hemisferio sur.

El registro fósil de los onicóforos muestra que han cambiado poco en sus 500 años de historia. Una forma fósil, *Aysheaia*, descubierta en los sedimentos de esquistos de Burgess, de la Columbia Británica, y datada como anterior al Cámbrico medio, es muy semejante a los onicóforos modernos. Los zoólogos han mostrado un interés poco usual con los onicóforos, porque comparten muchas características de anélidos y artrópodos. Se les ha llamado, qui-

zas exageradamente, el «eslabón perdido» entre los dos filos. Los onicóforos fueron alguna vez mucho más comunes de lo que son en la actualidad. Hoy son terrestres y extremadamente escasos, saliendo sólo por las noches o cuando el aire está saturado de humedad.

FORMA Y FUNCIÓN

Caracteres externos

El cuerpo de los onicóforos es más o menos cilíndrico y no muestra segmentación externa a excepción de los pares de apéndices (Figura 22-11). La piel es suave y aterciopelada y está cubierta por una cutícula fina y flexible, constituida por proteínas y quitina. En cuanto a estructura y composición química, es semejante a la cutícula de los artrópodos; de todos modos, no es tan dura como ésta, y muda por partes y no a la vez. El cuerpo está adornado con pequeños **tubérculos**, algunos de los cuales llevan pelos sensoriales. El color puede ser verde, azul, naranja, gris oscuro o negro, y la presencia de pequeñas escamas en los tubérculos dan al cuerpo un aspecto aterciopelado e irisado. La cabeza tiene un par de grandes **antenas**, con un ojo semejante al de los anélidos en la base de cada una (Figura 22-11). La boca ventral presenta un par de **mandíbulas** en forma de pinza y está flanqueada por un par de **papilas orales**, a través de las cuales puede expulsar una secreción defensiva.

Las patas, **no articuladas**, son cortas, rechonchas y provistas de uñas. La locomoción se lleva a cabo mediante ondas de contracción que pasan de la parte anterior a la posterior. Cuando un segmento se expande, las patas se elevan y

se mueven hacia delante. Estas patas están situadas en posición más ventral que los podios de los anélidos.

Caracteres internos

La pared del cuerpo es muscular, como en los anélidos. La cavidad corporal es un **hemocoele**, parcialmente dividida en compartimentos, o senos, muy parecidos a los de los artrópodos. Las **glándulas mucígenas**, a cada lado de la cavidad corporal, desaguan en las papilas orales. Cuando es molestado por un depredador, el animal puede expeler desde las glándulas mucígenas dos chorros de una sustancia pegajosa que se endurece rápidamente.

La boca, rodeada de lóbulos de piel, contiene un diente dorsal y un par de mandíbulas laterales que utiliza para cortar y triturar presas. Presenta una faringe muscular y un tracto digestivo rectilíneo (Figura 22-12). La mayoría de los gusanos de terciopelo son depredadores, alimentándose de orugas, insectos, caracoles, etc. Algunos onicóforos viven en los nidos de las termitas, alimentándose de éstas.

Cada segmento tiene un par de **nefridios**, cada uno con una vesícula, un embudo ciliado, un conducto y un nefridioporo que abre en la base de cada pata. Células de absorción en el intestino excretan cristales de ácido úrico, y determinadas células pericárdicas funcionan como nefrocitos, almacenando productos de excreción extraídos de la sangre.

Para la respiración hay un **sistema traqueal** que se ramifica por todo el organismo y comunica con el exterior por gran número de aberturas, o **espiráculos**, repartidas por todo el cuerpo. Los espiráculos no pueden cerrarse para impedir la pérdida de agua, por lo que,

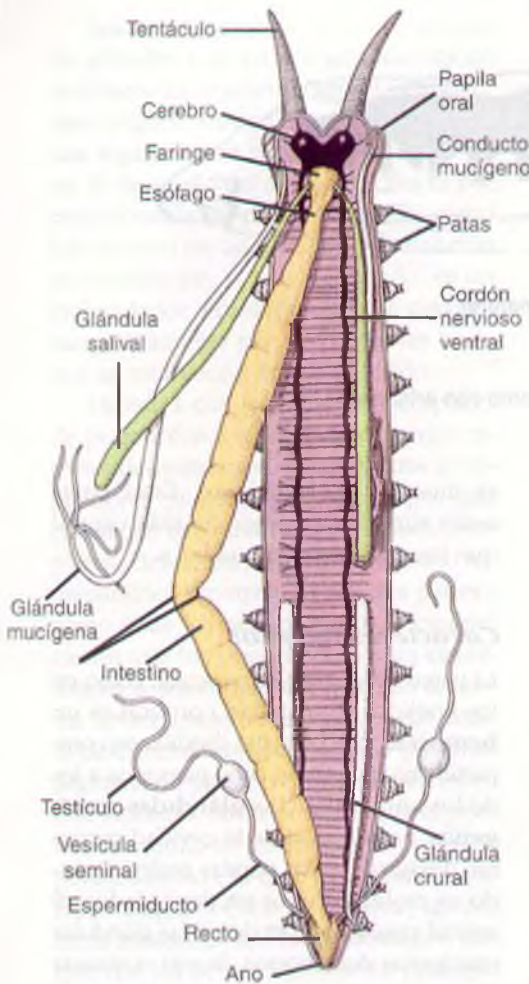


Figura 22-12
Anatomía interna de un onicóforo.

aunque el sistema traqueal es eficaz, estos animales están limitados a ambientes húmedos. El sistema traqueal es, en algunos aspectos, diferente al de artrópodos, y probablemente ha evolucionado de forma independiente.

El sistema circulatorio, abierto, presenta un corazón tubular dorsal en el interior de un seno pericárdico, con un par de ostiolas en cada segmento.

El sistema nervioso consta de un par de ganglios cerebrales con conectivos y un par de cordones nerviosos, muy separados, con comisuras conectivas transversales. A partir del cerebro salen nervios hacia las antenas y la región cefálica, y el cordón nervioso envía nervios hacia las patas y la pared del cuerpo. Los órganos de los sentidos incluyen copas pigmentarias de ocelos, espinas táctiles alrededor de la boca, papilas táctiles en el tegumento y receptores higroscópicos que orientan al animal hacia la humedad.

Figura 22-13

Micrografía electrónica de barrido de un tardigrado acuático, *Pseudobiotus*.

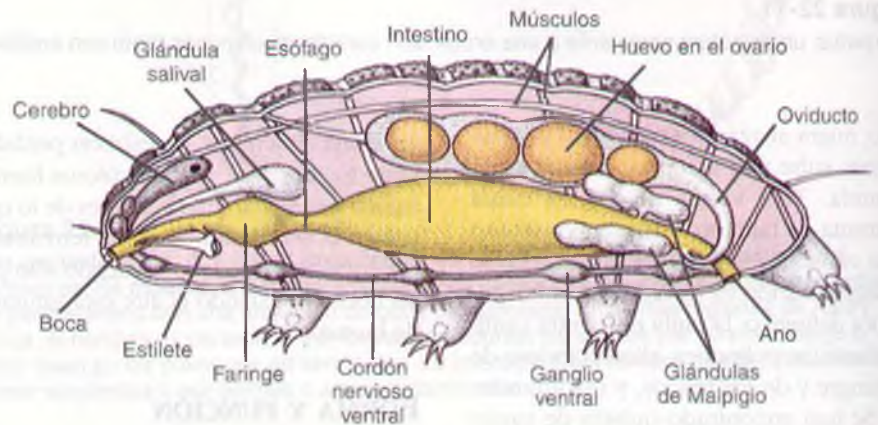


Figura 22-14
Anatomía interna de un tardigrado.

Los onicóforos son dioicos, con órganos reproductores pares. Los machos depositan generalmente sus espermatozoides en el receptáculo seminal de la hembra. El macho coloca el espermatozoide en el dorso de la hembra, que puede acumular varios de ellos. Los leucocitos sanguíneos disuelven la piel situada bajo los espermatozoides y los espermatozoides pueden entonces penetrar en la cavidad corporal y migrar por la sangre hasta los ovarios, donde fecundan los huevos. Los onicóforos pueden ser ovíparos, ovovivíparos o vivíparos. Sólo dos géneros australianos son ovíparos, depositando sus huevos con cáscara en lugares húmedos. En el resto de los onicóforos los huevos se desarrollan en el útero, y nacen individuos jóvenes. En algunas especies hay un ligamento placentario entre la madre y el hijo (vivíparos); en otras el joven se desarrolla en el interior del útero, sin placenta (ovovivíparos).

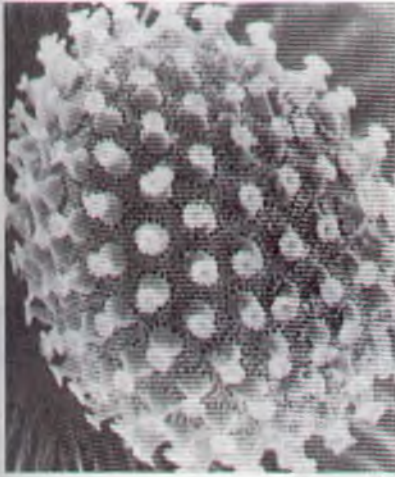
FILO TARDÍGRADOS

Los tardigrados (*L. tardus*, lento + *gradus*, paso), u «osos de agua», son animales pequeños, generalmente de menos de un milímetro de longitud. La mayoría de las

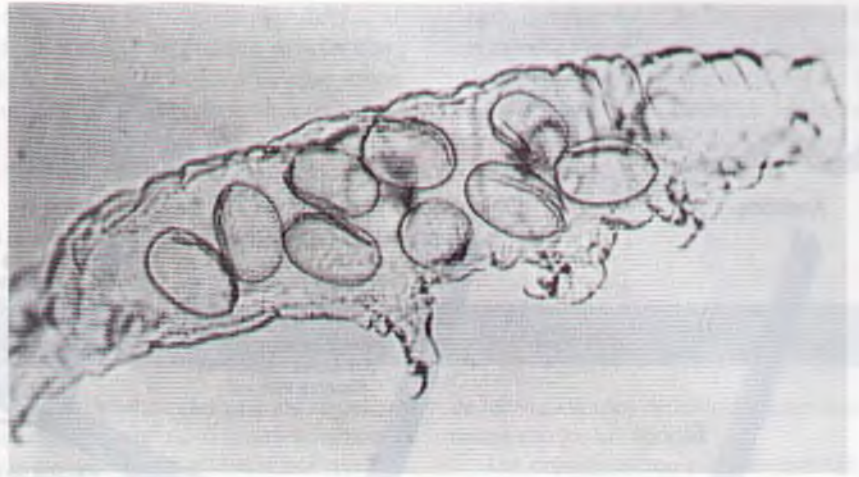
300 a 400 especies son formas terrestres que viven en la película de agua que cubre los musgos y líquenes. Algunos viven sobre algas de agua dulce, musgos o en fondos detríticos, y unos pocos son marinos, ocupando los espacios intersticiales entre los granos de arena, tanto en zonas profundas como someras. Comparten muchas características con los artrópodos.

El cuerpo es alargado, cilíndrico u ovalado, y no está segmentado. La cabeza es simplemente la parte anterior del tronco. El tronco lleva cuatro pares de patas cortas, rechonchas, no articuladas, armadas de cuatro a ocho uñas (Figura 22-13). El cuerpo está cubierto por una cutícula no quitinosa, secretada por la epidermis, que se muda, junto con las uñas y el aparato bucal, cuatro o más veces en su vida. No presentan cilios. Los géneros americanos más frecuentes son *Macrobiotus* (*G. makros*, grande + *biotos*, vida), *Echiniscus* (*G. echinos*, erizo + *iskos*, sufijo diminutivo) e *Hypsibius* (*G. hypsos*, altitud superior + *bios*, vida).

La boca se abre en un tubo bucal que da paso a una faringe muscular, adaptada para absorber (Figura 22-14). Presenta un par de estiletes aciculares flanqueando al tubo bucal, que pueden salir a través de

**Figura 22-15**

Micrografía electrónica de barrido del huevo, muy ornamentado, de un tardígrado, *Macrobiotus hufelandii*.

**Figura 22-16**

Exuvia de un tardígrado, con varios huevos fecundados en su interior.

la boca. Utilizan los estiletes para perforar las paredes de celulosa de las células vegetales y chupar, mediante la faringe, los líquidos que contengan. Algunos tardígrados extraen los jugos de los nematodos, rotíferos y otros animales diminutos. En algunos casos, como *Echiniscus*, expulsan las heces cuando mudan, dejándolas en la cutícula antigua. En la unión entre el estómago y el recto se encuentran tres glándulas, supuestamente excretoras, que desaguan hacia el tubo digestivo y reciben a menudo el nombre de tubos de Malpigio.

La mayor parte de la cavidad del cuerpo es un hemocoele, con el verdadero celoma restringido a la cavidad gonadal. No hay sistema circulatorio ni respiratorio; los fluidos circulan libremente a través de los espacios interviscerales, y el intercambio gaseoso tiene lugar a través de la superficie del cuerpo.

El sistema muscular consta de una serie de largas bandas musculares. No presentan musculatura circular, pero la presión hidrostática de los líquidos corporales puede actuar como un esqueleto. Los tardígrados son incapaces de nadar, y se arrastran torpemente, agarrándose al sustrato con las uñas.

El cerebro es grande y cubre gran parte de la superficie dorsal de la faringe. Se une por medio de un conectivo circumfaríngeo al ganglio subfaríngeo, a partir del cual se extiende el cordón nervioso ventral doble, formado por una cadena de cuatro ganglios.

Los sexos están separados. En algunas especies de agua dulce, que viven sobre musgos, no se conocen machos, y los animales se reproducen por partenogénesis. Sin embargo, en las especies marinas suele haber machos y hembras aproximadamente en la misma proporción. Los huevos de algunas especies están extraordinariamente ornamentados (Figura 22-15). La puesta de los huevos, como la defecación, ocurre aparentemente sólo al mudar, cuando se reduce el volumen de líquido celomático. Las hembras de algunas especies ponen los huevos en el interior de la cutícula recién mudada (Figura 22-16). Los machos se amontonan alrededor de la cutícula vieja, y depositan el esperma en su interior. Otras especies presentan fecundación interna, pero sólo en el momento de la muda.

La segmentación es holoblástica, pero atípica, y da lugar a una estereogastrula. A partir del arquenteron se forman seis pares de bolsas celomáticas, pero, excepto el último par, se disgregan para formar el aparato bucal, la faringe y la musculatura del cuerpo. El último par se fusiona para formar las gónadas. Esto significa que el gonocoele (que es enterocélico) es el único celoma verdadero que permanece en el adulto. El desarrollo es directo.

Una de las características más intrigantes de los tardígrados terrestres es su capacidad para entrar en un estado de actividad suspendida, denominado criptobiosis (antiguamente se llamaba anabiosis), durante el cual su metabolismo

resulta virtualmente imperceptible; así, el organismo puede soportar condiciones ambientales rigurosas. Bajo condiciones de desecación gradual, el contenido en agua del cuerpo se reduce del 85% a sólo el 3%, el movimiento cesa y el cuerpo adquiere forma de barril. En estado criptobiótico, los tardígrados pueden resistir temperaturas extremas, radiación ionizante, deficiencia de oxígeno y otras condiciones adversas, pudiendo sobrevivir durante años. La actividad vuelve cuando se recupera la humedad.

FILOGENIA

Las primeras etapas del desarrollo embrionario de sipuncúlidos, equiúridos y anélidos son casi idénticas, lo que demuestra una relación muy estrecha entre los tres. También es muy similar al desarrollo de los moluscos. Algunos autores han reunido a los cuatro grupos en un conjunto suprafilético denominado «Trocozoos» debido a la presencia común de una larva trocófora. Hay otras semejanzas que también apuntan hacia una relación estrecha entre sipuncúlidos, equiúridos y anélidos, como la naturaleza del sistema nervioso o de la pared del cuerpo. Los sipuncúlidos y los equiúridos no son metaméricos, y por tanto son más primitivos en este sentido que los anélidos. Probablemente representen líneas evolutivas colaterales que se separaron del grupo antecesor protoanelidiano antes de la aparición de la metamería.

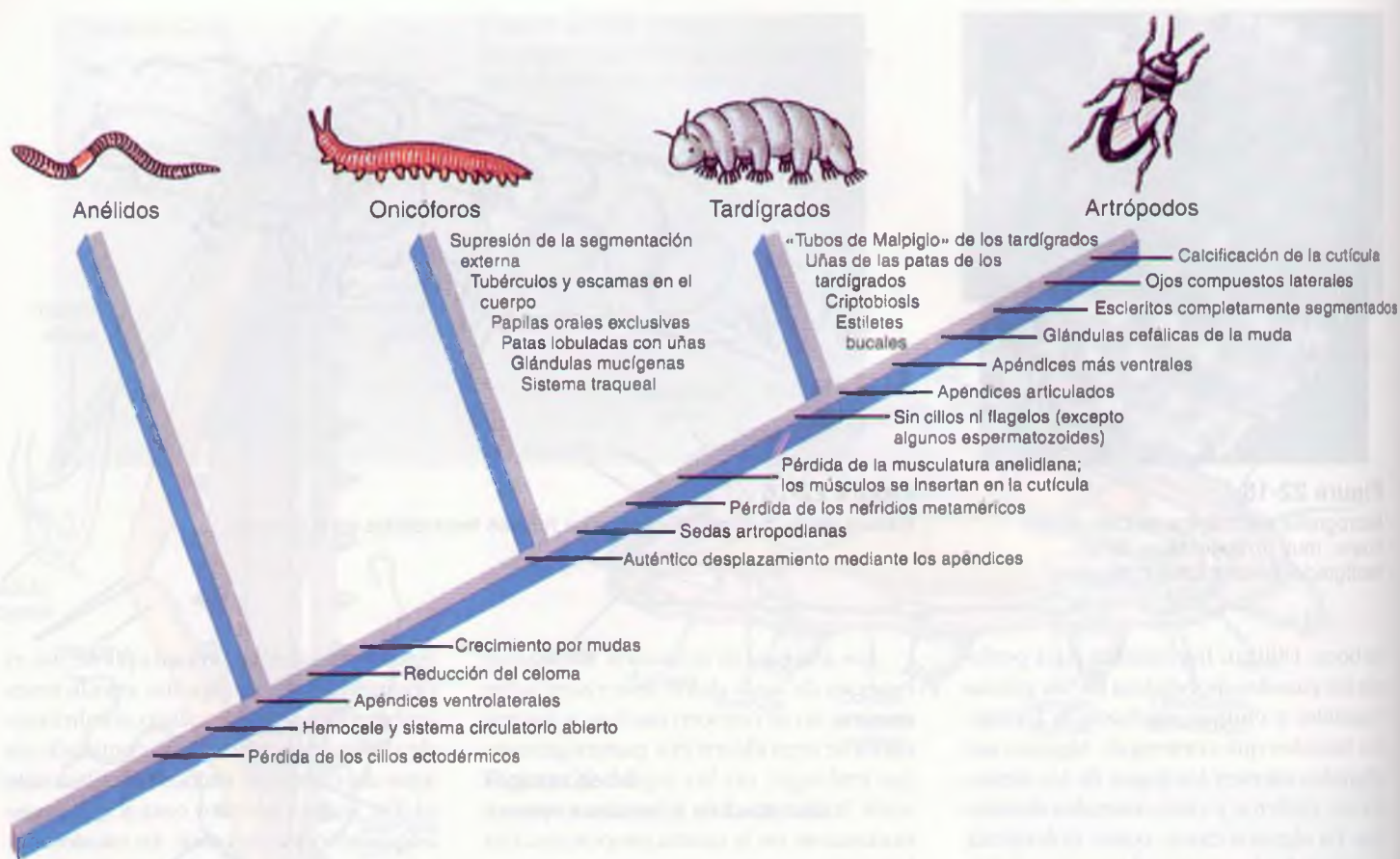


Figura 22-17

Cladograma con las relaciones hipotéticas de los Onicóforos y los Tardígrados con Anélidos y Artrópodos. Los Onicóforos divergieron de la línea artrópodiana tras la aparición de sinapomorfías como el hemocela y el crecimiento por mudas, pero comparten varios caracteres primitivos con los anélidos, como la disposición metamérica de los nefridios. Nótese que el sistema traqueal de los onicóforos no es homólogo con el de los artrópodos, sino que representa una convergencia. Las relaciones filogenéticas de los otros filos tratados en este capítulo son demasiado difíciles de evaluar como para permitir la construcción de un cladograma que los incluya. Los Equiúridos y los Sipuncúlidos probablemente surgieron de la línea protoanelidiana, divergiendo antes de la aparición de la metamería.

Fuente: Modificado de R. C. Brusca and G. J. Brusca, *Invertebrates*, Sinauer Associates, Inc., Sunderland, MA, 1990.

Hay diversos caracteres que sugieren una relación entre los pogonóforos y los anélidos, como ya se ha visto anteriormente.

Las afinidades filogenéticas de los pentastómidos son inciertas. Tienen algunas semejanzas con los anélidos. Sus apéndices larvarios y su cutícula mudable, de cualquier forma, son caracteres artrópodanos. Sus larvas se asemejan a las de los tardígrados. Sin embargo, la mayoría de los taxónomos modernos los agrupan con los artrópodos, y cada vez hay más evidencias de una estrecha relación con los crustáceos de la clase Branchiuros (p. 399). Los indicios son tales como la semejanza en la morfología de los espermatozoides y en la secuencia de bases del RNA ribosómico. Si los pentastómidos fueran realmente parientes de los branchiuros, debería rechazarse su

posición como filo y clasificarlos como crustáceos.

Los onicóforos se parecen a los anélidos en el cuerpo blando, la disposición metamérica de los nefridios, la pared muscular del cuerpo, las copas pigmentarias de ocelos y los conductos reproductores ciliados. Las características artrópodanas son la cutícula, el corazón tubular y el hemocela con sistema circulatorio abierto, la presencia de tráqueas (probablemente no homólogas) y el gran tamaño del cerebro. Como características exclusivas encontramos las papilas orales, las glándulas mucígenas, los tubérculos del cuerpo y la ausencia de segmentación externa.

Algunos autores creen que los onicóforos deberían incluirse dentro de los artrópodos, pero esto implicaría la redefinición del filo Artrópodos. Man-

ton* recomendó colocar a los onicóforos junto con miriápodos e insectos en un filo Unirrámeos. Sin embargo, la mayor parte de los autores están de acuerdo en que las diferencias parecen indicar la conveniencia de mantenerlos en un filo separado (Figura 22-17).

Las afinidades de los tardígrados están entre las más confusas de todos los grupos de animales. Presentan alguna semejanza con los rotíferos, particularmente en su reproducción y en sus tendencias criptobióticas, y algunos autores les han considerado pseudocelomados. De cualquier forma, desde el punto de vista de la embriogenia, podríamos situarlos entre los celomados, y además el origen ente-

* Mantón, S. M. 1977. *The Arthropoda: habits, functional morphology, and evolution*. Oxford, England, Clarendon Press.

rocélico de su celoma es un rasgo de deuteróstomo. Por otro lado, otros autores identifican varias sinapomorfias que sugieren un origen en la línea anélido-atropodiana (Figura 22-17).

Descubrimientos recientes de pen-

tastómidos y tardígrados fósiles del Cámbrico, además de fósiles de onicóforos, apoyan con fuerza la idea de que estos pequeños filos surgieron en la explosión cámbrica, al igual que los otros grandes filos. Como este período es muy ante-

rior a la aparición de los vertebrados terrestres, sigue siendo un enigma la identidad de los hospedadores de los pentastómidos del Cámbrico; algunos autores han sugerido que podrían ser conodontos (p. 499).

Resumen

Los seis filos «menores» estudiados en esta capítulo se han reunido juntos aquí por conveniencia. Aparentemente, los sipuncúlidos y los equiúridos divergieron de la línea de los protóstomos antes de la aparición de la metameria, pero los pogonóforos y los anélidos podrían compartir un antecesor metamérico. Los onicóforos y los tardígrados probablemente tengan un antecesor común con los artrópodos (Figura 22-17). Aunque los pentastómidos tienen ciertas características de artrópodos, y los indicios apuntan a que comparten un antecesor con los crustáceos branquiuros. Si así fuera, deberían abandonar el estatus de filo y pasar a clasificarse con los crustáceos.

Los sipuncúlidos son gusanos marinos pequeños, minadores, con un introvertido extensible en el extremo anterior. La probós-

cide lleva unos tentáculos con los cuales se alimentan del sustrato. No son metaméricos.

Los equiúridos son más diversos que los sipuncúlidos, pero hay un menor número de especies. También son excavadores vermiformes, y la mayoría son detritívoros, con una probós-cide anterior. Tampoco son metaméricos.

Los pogonóforos viven en tubos en los fondos oceánicos profundos, y son metaméricos. No tienen ni boca ni tubo digestivo, pero absorben los nutrientes mediante la corona de tentáculos de su extremo anterior. Obtienen la mayor parte de su energía de bacterias quimioautótrofas alojadas en el trofósoma.

Los pentastómidos son parásitos vermiformes de los pulmones y conductos nasales

de los vertebrados carnívoros. Están relacionados con los artrópodos.

Los onicóforos son animales parecidos a orugas que se encuentran en los ambientes húmedos, fundamentalmente tropicales. Son metaméricos y se mueven mediante una serie de apéndices no articulados pero provistos de garras. Muestran características de anélidos y artrópodos.

Los tardígrados son animales pequeños, mayoritariamente terrestres, que viven en la película de agua que cubre musgos y líquenes. Tienen cuatro pares de patas no articuladas y una cutícula no quitinosa. La cavidad principal del cuerpo es un hemocoele, como en los artrópodos. Pueden sufrir criptobiosis, soportando condiciones adversas durante largos períodos.

Cuestionario

1. Distinga los siguientes filos y describa sus hábitat respectivos: Sipuncúlidos, Equiúridos, Pogonóforos, Pentastómidos, Onicóforos y Tardígrados.
2. ¿De qué se alimenta cada uno de los grupos mencionados?
3. ¿Cuál es la prueba de que los Sipuncúlidos y los Equiúridos se separaron de la línea protóstoma antes del origen de los anélidos? ¿Por qué se consideran estos filos estrechamente relacionados?
4. ¿Cuál es el mayor pogonóforo conocido? ¿Dónde se encuentra y cómo se nutre?
5. Describa brevemente el ciclo vital de un pentastómido típico.
6. Algunos biólogos han considerados a los onicóforos como el «eslabón perdido» entre los anélidos y los artrópodos. ¿Qué pruebas podrían aducirse para ello? ¿Qué pruebas apoyan la existencia de los onicóforos como filo independiente?
7. ¿Qué valor tiene para la supervivencia la criptobiosis de los tardígrados?
8. ¿En qué se diferencia el introvertido de los sipuncúlidos de la probós-cide de los equiúridos?
9. Los onicóforos y los tardígrados parecen estar relacionados con los artrópodos, pero algunos investigadores consideran a los pentastómidos como auténticos artrópodos. ¿Por qué?

Bibliografía

Ver también Bibliografía general de la Parte III, p. 631.

- Childress, J. J., H. Felbeck, and G. N. Somero. 1987. Symbiosis in the deep sea. *Sci. Am.* **256**:114-120 (May). *La increíble historia de cómo los animales de los alrededores de los afloramientos hidrotermales, como Riftia pachyptila pueden absorber sulfuro de hidrógeno y transportarlo a sus bacterias mutualistas. Para la mayoría de los animales, el sulfuro de hidrógeno es altamente tóxico.*
- Crowe, J. H., and A. F. Cooper, Jr. 1971. Cryptobiosis. *Sci. Am.* **225**:30-36 (Dec). *Ciertos nematodos, rotíferos y tardígrados son criptobióticos, y pueden*

soportar condiciones adversas muy rigurosas, aunque su metabolismo continúa, casi imperceptible, en su estado de animación suspendida.

- Gould, S. J. 1995. Of tongue worms, velvet worms, and water bears. *Natural History* **104**(1): 6-15. *Intrigante ensayo sobre las afinidades de los Pentastómidos, los Onicóforos y los Tardígrados y sobre cómo, al igual que otros filos mayores, son productos de la explosión cámbrica.*
- Haugerud, R. E. 1989. Evolution in the pentastomids. *Parasitol. Today* **5**:126-132. *Queda mucho por aprender de este grupo desconcertante, pero hay sólidas*

pruebas de sus afinidades con los crustáceos.

- Rice, M. E., and Teodorovic (eds.). 1975. Proceedings of the International Symposium on the biology of the Sipuncula and Echiura, 2 vols. Washington, D.C., National Museum of Natural History. *Una serie de artículos especializados, pero muy interesantes como lecturas adicionales sobre estos dos filos.*
- Southward, E. C. 1975. Fine structure and phylogeny of the Pogonophora. In E. J. W. Barrington and R. P. S. Jefferies (eds.), *Protochordates*. London, Zoological Society of London, no. 36.

23

Los Lofoforados

Filo Foronídeos

Filo Ectoproctos (Briozoos)

Filo Braquiópodos



Animales «malas hierbas»

Cuando una planta crece en un lugar donde el hombre no quiere que lo haga, recibe el calificativo de «mala hierba». Los organismos sésiles que se asientan y crecen en pilotes, cascos de barcos, tuberías, cables y otras estructuras colocadas en el mar por el hombre, reciben el nombre colectivo de *fouling*. Como no queremos que estén donde están, se ha dicho que son el equivalente marino de las malas hierbas terrestres. Y como éstas, son muy persistentes.

Los miembros de uno de los filos tratados en este capítulo, los Ectoproctos, se cuentan entre los más importantes de este tipo de organismos, especialmente en los cascos de las embarcaciones. Por su causa se producen turbulencias al avanzar la embarcación por el agua, con lo que el aumento de resistencia causa una disminución de la velocidad y un incremento del consumo de combustible. Resulta costoso desprender estos organismos del casco, ya sea en el dique seco o en el agua. Por ello, con frecuencia los cascos de los barcos se pintan con pinturas especiales que contienen algún agente tóxico *anti-fouling*. Uno de los más eficaces es una

sustancia llamada tributilina (TBT, titanato de tetrabutilo). Tras la aplicación de la pintura, el TBT se libera lentamente en el agua durante un largo período, lo que hace que se tenga que repintar con menos frecuencia. Desafortunadamente, la liberación de la toxina en el agua, especialmente en puertos y lugares de amarre, donde se concentran gran número de embarcaciones, tiene efectos catastróficos sobre muchos organismos, particularmente los bivalvos, que concentran el compuesto en sus tejidos.

En 1988, el Congreso de los Estados Unidos aprobó una ley que restringe severamente el uso del TBT en las pinturas, lo que debería aliviar considerablemente el problema.

Irónicamente, los naturalistas del siglo XVIII incluyeron a los ectoproctos (junto con los cnidarios y algunos otros) en un grupo llamado «zoofitos», lo que significa «animales planta». Estos antiguos investigadores pensaron que los zoofitos estaban a medio camino entre las plantas y los animales. La comparación de los ectoproctos con las malas hierbas dota de un nuevo sentido al término «zoofitos». ■

POSICIÓN EN EL REINO ANIMAL

1. Los lofoforados poseen un **verdadero celoma**, es decir, una cavidad del cuerpo tapizada por una capa de **tejido mesodérmico** denominada **peritoneo**.
2. Son **bilaterales y deuteróstomos**, pero poseen algunas características de protóstomos.
3. Los tres filos se agrupan por poseer una corona de tentáculos denominada **lofóforo**, que está especializada para la alimentación filtrante sedentaria. El lofóforo rodea a la boca, pero no al ano, a diferencia de la corona tentacular de los Endoproctos.

APORTACIONES BIOLÓGICAS

1. El lofóforo es un único reborde que porta tentáculos ciliados huecos, y es un aparato especializado y muy eficaz en la alimentación por filtración, que forma un camino o canal ciliado para capturar y dirigir las partículas de alimento hacia la boca.
2. Los braquiópodos y los foronídeos tienen un sistema vascular para la circulación de nutrientes y otras sustancias.
3. En la sangre de los foronídeos hay glóbulos rojos que contienen hemoglobina para el transporte de oxígeno.

FILO LOFOFORADOS

Los Foronídeos son animales marinos vermiformes que viven semienterrados en tubos en la arena o en el fango o adheridos a rocas o conchas. Los ectoproctos son animales diminutos, la mayoría coloniales, cuyas cubiertas protectoras forman a menudo masas incrustantes sobre rocas, conchas o plantas. Los braquiópodos son animales bentónicos que superficialmente recuerdan a los moluscos por sus conchas bivalvas.

Parece extraño que estos tres tipos de animales, aparentemente muy distintos, estén reunidos en un grupo denominado Lofoforados. Realmente tienen más en común de lo que parece a primera vista. Son todos celomados, todos tienen algunas características de deuteróstomos, todos son sésiles y ninguno posee una cabeza diferenciada. Pero estas características son también compartidas con otros filos. Lo que realmente los distingue es la posesión de un aparato ciliado para la alimentación, denominado **lofóforo** (G. *lophos*, cresta o penacho + *phorin*, llevar).

Un lofóforo es un conjunto de tentáculos ciliados que surge de una cresta o reborde (un pliegue de la pared del cuerpo), y que rodean la boca pero no el ano. El lofóforo, con su corona de tentáculos, contiene una prolongación del celoma, y las delgadas paredes ciliadas de los tentáculos no sólo son un eficaz sistema de alimentación, sino que también funcionan como superficie respiratoria para el intercambio de gases entre el agua y el

líquido celomático. El lofóforo puede extenderse para la alimentación o retraerse para su protección.

Además, los tres filos tienen el tubo digestivo en forma de U, con el ano situado muy cerca de la boca, pero fuera del lofóforo. El celoma está dividido en tres cavidades, **protocele**, **mesocele** y **metacele**; el mesocele se prolonga por el interior de los tentáculos huecos del lofóforo. El protocele, cuando está presente, forma una cavidad en el interior de un pliegue o reborde sobre la boca, el **epistoma**. La porción del cuerpo que contiene el mesocele se conoce como **mesosoma**, y la que contiene el metacele, **metasoma**. Los miembros de los tres filos tienen larvas de vida libre, pero todos los adultos son sésiles.

FILO FORONÍDEOS

El filo Foronídeos (L. *Phoronis*, nombre mitológico de lo, que fue convertida en una novilla blanca) está compuesto aproximadamente por 10 especies de animales vermiformes de pequeño tamaño, que viven en fondos de aguas costeras poco profundas, sobre todo en mares templados. Su tamaño varía desde unos pocos milímetros hasta 30 cm de longitud. Cada individuo produce un tubo coriáceo o quitinoso en el que están libres, pero que nunca abandonan. Los tubos pueden fijarse independientemente o bien formar masas enmarañadas sobre las rocas o las conchas, clavados o enterrados en la arena. Los tentáculos del lofóforo están generalmente extendidos para la ali-

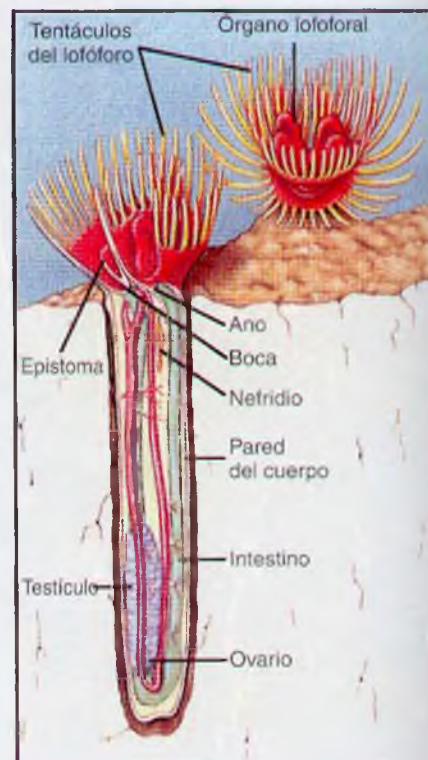


Figura 23-1

Estructura interna de *Phoronis* (fillo Foronídeos), según una sección esquemática vertical.

mentación, pero si el animal es molestado, pueden retraerse totalmente dentro del tubo.

El lofóforo está formado por dos crestas paralelas curvadas en forma de herradura, con la curva en posición ventral y la boca situada entre ambas (Figura 23-1). Las ramas de las crestas están a menudo enrolladas en dos espirales gemelas. Cada cresta lleva tentáculos ciliados huecos que, como las propias crestas, derivan de la pared del cuerpo.

Los cilios de los tentáculos dirigen una corriente de agua hacia un canal entre las dos crestas, que conduce a la boca. El plancton y los detritos son capturados por esta corriente, y son llevados por los cilios hacia la boca. El ano es dorsal respecto a la boca, está fuera del lofóforo y tiene a cada lado un nefridioporo (Figura 23-1). Cuando la corriente de agua abandona el lofóforo, pasa sobre el ano y los nefridioporos, con lo que los desechos son expulsados al exterior. Los cilios de la región estomacal del tubo digestivo en U contribuyen al transporte de los alimentos.

La pared del cuerpo está formada por cutícula, epidermis y musculatura longi-

tudinal y circular. El protocele es una pequeña cavidad en el interior del epistoma; se conecta con el mesocele a lo largo de los lados del epistoma. Un tabique separa el mesocele del metacele. Los foronídeos tienen un sistema cerrado de vasos sanguíneos contráctiles, pero no existe un corazón propiamente dicho; la sangre, de color rojo, contiene hemoglobina en el interior de eritrocitos nucleados. Hay un par de metanefridios. De un anillo nervioso salen nervios hacia los tentáculos y la pared del cuerpo; en la epidermis hay una fibra motora gigante y un plexo nervioso epidérmico, que inervan tanto a la pared del cuerpo como a la epidermis.

Hay especies de foronídeos monoicos (la mayoría) y dioicos, aunque se conoce al menos una especie con reproducción asexual. La segmentación del huevo es radial e indeterminada. El celoma se forma de modo enterocélico, aunque muy modificado, pero el blastoporo da lugar a la boca. La larva, nadadora, es ciliada y de vida libre; recibe el nombre de actinotroca y sufre una metamorfosis para dar lugar al adulto, que cae al fondo, segrega un tubo y se hace sésil.

Phoronopsis californica, de color anaranjado y gran tamaño (hasta 30 cm de longitud), vive a lo largo de la costa oeste de los Estados Unidos. *Phoronis architecta* es de menor tamaño (unos 12 cm de longitud), es propio de las costas atlánticas y tiene una distribución muy amplia.

FILO ECTOPROCTOS (BRIOZOOS)

Los ectoproctos (*G. ekstos*, fuera + *prok-*tos, ano) son comúnmente llamados briozoos, o animales musgo (*G. bryon*, musgo + *zoon*, animal), términos que originalmente también abarcaron a los endoproctos. Sin embargo, dado que los endoproctos son pseudocelomados y tienen el ano situado entre la corona de tentáculos, no pueden clasificarse junto a los ectoproctos que, como los demás lofoforados, son eucelomados y tienen el ano fuera de la corona de tentáculos. Algunos autores continúan utilizando el nombre «briozoos», pero excluyen del grupo a los endoproctos.

De las aproximadamente 4000 especies de ectoproctos, muy pocas miden

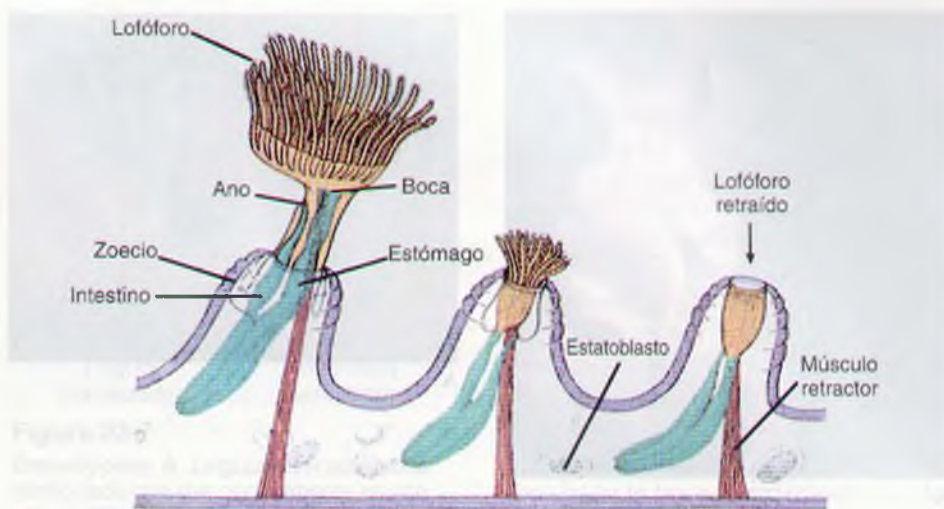


Figura 23-2

Pequeña porción de una colonia dulciacuícola de *Plumatella* (filo Ectoproctos), que crece en las caras ocultas de las rocas. Estos pequeños individuos desaparecen dentro de sus zoecios quitinosos cuando se les molesta. Los estatoblastos son cápsulas resistentes que contienen células germinativas.

más de 0,5 mm de longitud. Todas son acuáticas, tanto marinas como de agua dulce, y habitan en aguas poco profundas. Salvo pocas excepciones, forman colonias. Los ectoproctos han tenido un gran éxito biológico: se han encontrado formas fósiles en gran cantidad desde el período Ordovícico. Actualmente, las formas marinas explotan todo tipo de superficies, como conchas, rocas, grandes algas pardas, raíces de manglares y cascos de barcos.

Cada miembro de la colonia vive en una pequeña cámara denominada **zoecio**, secretada por su epidermis (Figura 23-2). Cada individuo o **zoocida** está formado por un polípido que captura e ingiere el alimento y un cístido en forma de caja. El **polípido** está formado por el lofóforo, el tubo digestivo, la musculatura y los centros nerviosos. El **cístido** es la pared del cuerpo junto con el exoesqueleto segregado por ella. Este exoesqueleto o **zoecio** puede ser gelatinoso, quitinoso o calcáreo según las especies, y también es posible que esté impregnado por arena. Su forma puede ser de vaso, de caja, oval (Figura 23-3A) o tubular.

Algunas colonias originan incrustaciones calcáreas sobre algas, conchas o rocas; otras forman praderas o desarrollan colonias arborescentes erectas y ramificadas que recuerdan a las algas (Figura 23-3B). Algunos ectoproctos se pueden tomar fácilmente por hidroideos, pero se distinguen bien al microscopio porque

poseen un ano (Figura 23-2). En algunas especies de agua dulce los individuos nacen de estolones finamente ramificados, que forman delicados dibujos en las superficies inferiores de las rocas y de las plantas. Otros ectoproctos de agua dulce están embutidos en gruesas masas gelatinosas. Aunque los zooides son diminutos, las colonias pueden tener más de un metro de anchura (Figura 23-4) y las formas erguidas alcanzar más de 30 cm de altura. Los ectoproctos de agua dulce desarrollan a veces colonias semejantes a musgos sobre los tallos de las plantas o en las piedras, generalmente en estanques o charcas poco profundos. Son capaces de deslizarse lentamente sobre los objetos en los que se encuentren.

El polípido vive una existencia parecida a la de un muñeco de caja de sorpresa, saliendo para comer y retrayéndose en su pequeña cámara, que muchas veces tiene una fina tapadera (opérculo) que cierra para protegerse. Para extender la corona de tentáculos se contraen ciertos músculos que aumentan la presión hidrostática en la cavidad del cuerpo, con lo que se empuja al lofóforo al exterior. Otros músculos pueden contraerse y retraer la corona, para su protección, con gran rapidez.

El lofóforo tiende a hacerse circular en los ectoproctos marinos (Figura 23-5A) y en forma de U en las especies de agua dulce (Figura 23-5B). Cuando come, el animal extiende el lofóforo y dispone



A



A



B



B

Figura 23-3
Colonias de ectoproctos marinos. **A**, Los zooides están extendidos en esta colonia de *Triphyllozoon* sp. **B**, *Reteporella graffei* forma colonias erguidas y ramificadas.



Figura 23-4
Restos del esqueleto de una colonia de *Membranipora*, un ectoprocto marino incrustante. Cada pequeño zoocio ovalado es el antiguo alojamiento calcáreo de un ectoprocto diminuto.

Figura 23-5
A, Lofóforo ciliado de *Electra pilosa*, un ectoprocto marino. **B**, *Plumatella repens*, un briozoo (filo Ectoproctos) de agua dulce. Crece en la cara oculta de piedras y vegetación en lagos, estanques y arroyos.

los tentáculos en forma de embudo. Los cilios de los tentáculos dirigen el agua hacia el embudo y la expulsan entre los tentáculos. Las partículas alimenticias son capturadas por los cilios y dirigidas hacia la boca por la succión de la faringe muscularizada y por la acción de los cilios faríngeos. Las partículas desechadas pueden ser expulsadas mediante la inversión del batido ciliar o por la retracción de los tentáculos, o bien de todo el lofóforo, en el zoocio. La digestión en el tubo digestivo en forma de U puede ser extracelular para las proteínas y féculas, e intracelular para las grasas.

Carecen de órganos respiratorios, circulatorios y excretorios. El intercambio gaseoso se produce a través de la superficie corporal, y como todos los ectoproctos son de pequeño tamaño, el líquido celomático es suficiente para el transporte interno. Los celomocitos capturan y almacenan las sustancias de desecho. Hay una masa ganglionar y un anillo nervioso que rodea a la faringe, pero carecen de órganos de los sentidos. El celoma está dividido por un mesenterio en un mesocele anterior o celoma lofoforal y un gran metacele posterior. El protocéle y el epistoma aparecen sólo en los ectoproctos de agua dulce. Hay poros en las paredes entre zooides contiguos, que permiten el intercambio de materiales por medio del fluido celomático.

La mayor parte de las colonias están constituidas por individuos iguales, pero también se da el polimorfismo. Un tipo de zooide modificado recuerda al pico de las aves, y sirve para expulsar los pequeños organismos que invaden y ensucian la colonia. Otro tipo posee una larga espina que se eriza, rechazando las partículas extrañas.

La mayoría de los ectoproctos son hermafroditas. Algunas especies liberan sus huevos en el agua de mar, pero casi todas los incuban, algunas en el celoma y otras en el exterior, en lo que se denomina la ovicela, que es un zooide modificado en cuyo interior se desarrollan los embriones. La segmentación es radial, pero aparentemente determinada. Se sabe poco acerca de las derivaciones del mesodermo, pero no hay evidencia de caracteres protóstomos. Las larvas de las especies no incubantes tienen un tubo digestivo funcional, y nadan errantes durante algunos meses; las larvas de las especies incubantes no se alimentan, y se fijan al fondo tras una breve existencia nadadora. La unión al sustrato se realiza por medio de mucopolisacáridos y proteínas secretados por un **saco adhesivo**, tras lo que sufren la metamorfosis hasta el estado adulto.

Los ectoproctos se reproducen asexualmente por gemación, formando colonias. Los ectoproctos de agua dulce presentan un tipo de gemación especial que



Figura 23-6

Estatoblasto de un ectoprocto de agua dulce, *Cristatella*. Este estatoblasto tiene aproximadamente 1 mm de diámetro y presenta espinas terminadas en ganchos.

produce **estatoblastos** (Figura 23-6), cápsulas resistentes y duras que contienen una masa de células germinativas. Los estatoblastos se forman durante el verano y el otoño. Cuando la colonia muere al final del otoño, los estatoblastos quedan libres, y en la siguiente primavera dan lugar a nuevos polípidos y, eventualmente, a nuevas colonias.

FILO BRAQUIÓPODOS

Los braquiópodos (G. *brachion*, brazo + *pous, podos*, pie), o conchas lámpara, son un grupo muy antiguo. Aunque hay unas 325 especies actuales, se han descrito unas 12 000 especies fósiles, que florecieron en los mares del Paleozoico y del Mesozoico. Las formas actuales han cambiado muy poco respecto a las primitivas. *Lingula* (L. lengua) (Figura 23-7A) es probablemente el más antiguo de estos «fósiles vivos», ya que ha sobrevivido prácticamente sin cambios desde el Ordovícico. Las conchas de los braquiópodos más modernos miden entre 5 y 80 mm de longitud, pero algunas formas fósiles alcanzaron los 30 cm.

Los braquiópodos son marinos, bentónicos y sésiles, con preferencia por aguas poco profundas en su mayoría. Externamente, los braquiópodos recuerdan a los moluscos bivalvos por sus dos valvas calcáreas, secretadas por el manto. De hecho, hasta mediados del s. XIX se clasificaban entre los moluscos, y su nombre, que significa «brazo-pie» hace referencia a los brazos del **lofóforo**, que se

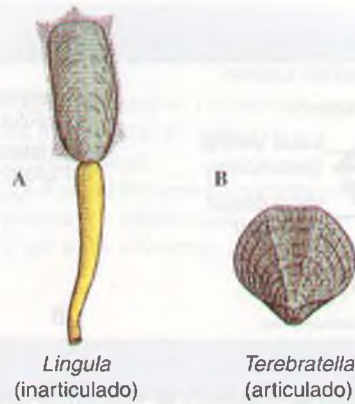


Figura 23-7

Braquiópodos. **A**, *Lingula*, un braquiópodo inarticulado que vive normalmente en una galería. El pedúnculo contráctil puede retraer el cuerpo en la galería. **B**, *Terebratella*, un braquiópodo articulado. Las valvas tienen un sistema de articulación de dientes y fosetas, y un corto pedúnculo sale por la valva correspondiente para anclar al animal al sustrato.

creía homólogo del pie de los moluscos. Sin embargo, tienen una valva dorsal y otra ventral, mientras que los bivalvos tienen valvas laterales, derecha e izquierda, y además, a diferencia de los bivalvos, la mayoría de los braquiópodos están fijos al sustrato directamente o por medio de una prolongación flexible denominada **pedúnculo** o pedículo. Algunos, como *Lingula*, viven en galerías verticales en la arena o el fango. Tienen músculos para abrir o cerrar la valvas y para el movimiento del pedúnculo y los tentáculos.

En la mayoría de los braquiópodos, la valva ventral (peduncular) es un poco mayor que la valva dorsal (braquial), y su extremo se prolonga en forma de un corto pico puntiagudo y perforado por el que sale el pedúnculo (Figura 23-7B). En muchos casos, la valva peduncular tiene una forma similar a la de las antiguas lámparas de aceite de Grecia y Roma, tanto que los braquiópodos se dieron en llamar «conchas lámpara» (en inglés «lamp-shell»).

Hay dos clases de braquiópodos, según la estructura de la concha. Las valvas de los articulados están unidas por una charnela con dientes que encajan en fosetas, como sucede en *Terebratella* (L. *terebratus*, perforación + *ella*, sufijo diminutivo); las de los Inarticulados carecen de charnela y permanecen unidas solamente por músculos, como sucede en *Lingula* y *Glottidia* (G. *glottidos*, glotis).

El cuerpo ocupa solamente la zona posterior del espacio entre las dos valvas (Figura 23-8), y la pared del cuerpo se extiende formando los lóbulos del manto, que segregan y tapizan la concha. En la cavidad anterior del manto se aloja un gran lofóforo en forma de herradura, con largos tentáculos ciliados que utilizan para la respiración y la alimentación. Corrientes de agua producidas por cilios introducen partículas de alimento entre las valvas y sobre el lofóforo. Dichas partículas son envueltas en moco en los tentáculos y transportadas por los surcos ciliados a lo largo de los brazos del lofóforo hasta la boca. Las partículas no deseadas son rechazadas hacia los lóbulos del manto y expulsadas al exterior por corrientes ciliares. Los detritos orgánicos y algunas algas, al parecer, son sus fuentes primarias de alimentos. El lofóforo de los braquiópodos no sólo puede crear corrientes alimentarias, sino que también parece capaz de absorber directamente los nutrientes disueltos en el agua.

No hay cavidad en el epistoma de los articulados, pero en los inarticulados hay un protocele en el epistoma, que comunica con el mesocele. Como en los otros lofoforados, el metacele posterior aloja las vísceras. Hay uno o dos pares de nefridios que se abren en el celoma y desembocan en la cavidad del manto. Los celomocitos, con las partículas de desecho capturadas, son expulsados al exterior por los nefridios. El sistema circulatorio es abierto, con un corazón contráctil. El lofóforo y el manto son las principales zonas de intercambio gaseoso. Tienen un anillo nervioso con un pequeño ganglio dorsal y otro ventral más grande.

Los sexos son separados y las gónadas pares descargan los gametos a través de los nefridios. En la mayoría, la fecundación es externa, aunque algunas especies incuban sus huevos y jóvenes.

La segmentación es radial, y la formación del mesodermo y el celoma es enterocélica al menos en varios braquiópodos. El blastoporo se cierra, pero su relación con la boca no está clara. En los articulados, la metamorfosis de la larva se produce tras fijarse ésta al sustrato mediante el pedicelo. En los inarticulados, los individuos jóvenes recuerdan a un braquiópodo diminuto, con el pedúnculo enrollado en la cavidad del manto. En éstos

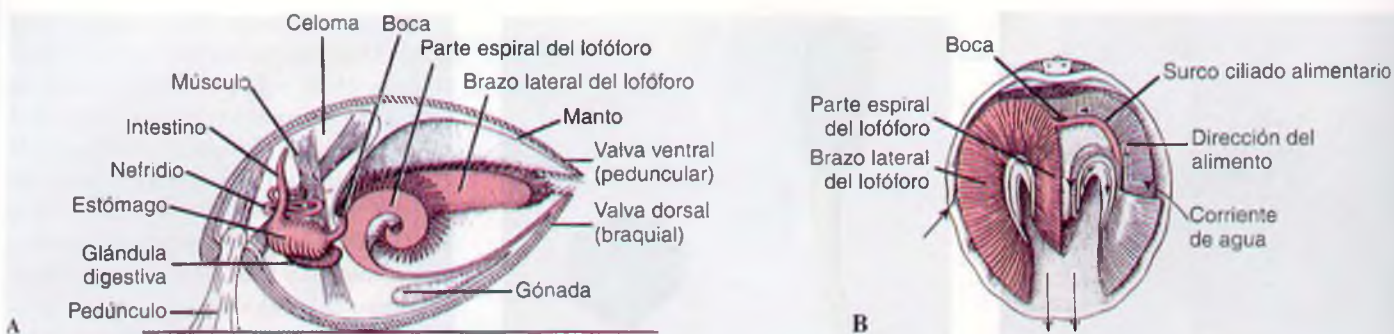


Figura 23-8

Filo Braquiópodos. **A.** Un braquiópodo articulado (sección longitudinal). **B.** Corrientes respiratorias y alimentarias. Las flechas grandes señalan el flujo de agua sobre el lofóforo; las flechas pequeñas indican el movimiento del alimento hacia la boca a lo largo del surco ciliado.

no existe metamorfosis. Cuando la larva se asienta, el pedúnculo se fija al sustrato y comienza la existencia del adulto.

FILOGENIA Y RADIACIÓN ADAPTATIVA

La posición filogenética de los lofoforados ha sido objeto de grandes controversias y debates. A veces se han considerado protóstomos con varios caracteres de deuteróstomos, y otras deuteróstomos con ciertos rasgos de protóstomos. Brusca y Brusca^{*} consideran que son abrumadoras las evidencias para considerarlos un grupo monofilético dentro de los deuteróstomos. La presencia en todos ellos de un lofóforo es una sinapomorfia exclusiva. Otras características, como el tubo digestivo en forma de U, los metanefridios (excepto en ectoproctos), y la

tendencia a segregar envueltas externas, pueden ser homólogas dentro del grupo, pero son convergentes con muchos otros taxones.

La división del celoma en tres partes (**trimetamérico** o **tripartito**) es un rasgo que comparte con otros deuteróstomos, pero algunos autores recientes cuestionan la naturaleza trimetamérica y las homologías del celoma en algunos lofoforados (por ejemplo, si el espacio en el epistoma de los braquiópodos inarticulados es un protocele, o si el mesocele y el metacele de los braquiópodos son homólogos a los correspondientes de otros lofoforados, o si el celoma de los ectoproctos es homólogo al de los braquiópodos y foronídeos). El blastoporo da lugar a la boca en los foronídeos, y la segmentación en los ectoproctos es determinada. Sus larvas se han considerado en el pasado como trocoforianas, aunque la semejanza con la trocófora de los anélidos y los moluscos no es estrecha. Así, muestran

algunos caracteres de protóstomos, y para otros faltan evidencias concluyentes. Hyman sugirió que los deuteróstomos podían haberse separado de la línea de los protóstomos a través de un antecesor de tipo lofoforado. Brusca y Brusca concluyen que, si bien los lofoforados han derivado de un ancestro común, sus relaciones son demasiado inciertas como para construir un cladograma.

Todos los lofoforados son filtradores, y gran parte de su diversificación evolutiva se ha visto limitada por ello. Los tubos de los foronídeos varían de acuerdo con sus hábitat. Muchas adaptaciones de los ectoproctos parecen estar relacionadas con la miniaturización de los zooides y la formación de las colonias. Varios ectoproctos tienden a construir sus exoesqueletos protectores de quitina o gelatina, impregnada o no con calcio y arena. Las variaciones de los braquiópodos están relacionadas principalmente con sus conchas y lofóforos.

^{*} Brusca, R. C., and G. J. Brusca 1990. Invertebrates. Sunderland, Massachusetts, Sinauer Associates, Inc.

Resumen

Los foronídeos, los ectoproctos y los braquiópodos presentan un lofóforo, o corona de tentáculos ciliados alrededor de la boca pero no del ano, que contiene una prolongación del mesocele. Son sésiles en estado adulto, tienen un tubo digestivo en forma de U y una larva nadadora. Las funciones del lofóforo son respiratorias y alimenticias, creando con sus cilios una corriente de agua cuyas partículas filtra.

Los foronídeos son los lofoforados menos comunes; viven en tubos en aguas costeras poco profundas. El lofóforo se extiende fuera del tubo para alimentarse.

Los ectoproctos son abundantes en los hábitat marinos, donde viven sobre diversos sustratos sumergidos; un cierto número de especies son comunes en aguas dulces. Los ectoproctos son coloniales, y aunque cada individuo es bastante pequeño, las colonias tienen generalmente varios centímetros de diámetro. Cada individuo vive en una cámara (zoecio), constituida por un exoesqueleto secretado por la epidermis, de naturaleza calcárea, quitinosa o gelatinosa.

Los braquiópodos fueron muy abundantes en el Paleozoico, pero han venido decli-

nando desde el principio del Mesozoico. Sus cuerpos y lofóforos están cubiertos por un manto, que segrega una valva ventral y otra dorsal (concha). Generalmente se encuentran unidos al sustrato directamente o mediante un pedicelo.

Los lofoforados tienen compartimentos celomáticos que corresponden, aparentemente, a los de los deuteróstomos: protocele, mesocele y metacele. Su embriogénesis presenta caracteres tanto de protóstomo como de deuteróstomo.

Cuestionario

1. ¿Qué características tienen en común los tres filos de lofoforados? ¿Cuáles los distinguen entre sí?
2. Define los siguientes términos: lofóforo, zocío, zooide, polípido, cístido, estatoblastos.
3. ¿Qué caracteres de protóstomo presentan los lofoforados? ¿Y cuáles de deuteróstomo?
4. ¿Qué compartimentos celomáticos poseen los lofoforados?
5. ¿Cuál es la diferencia en la orientación de las valvas de los braquiópodos con respecto a la de los moluscos bivalvos?
6. ¿Cómo se extiende el lofóforo de los ectoproctos?

Bibliografía

Ver también Bibliografía general de la Parte III, p. 631.

American Society of Zoologists; 1977.

Biology of lophophorates. Am. Zool. **17**(1):3-150. *Un conjunto de 13 trabajos.*

Leffler, M. 1988. TBT on its way out. Oceans **21**:56-57 (Sept.- Oct.). *Noticias sobre el agente anti-fouling, altamente contaminante, tributilina.*

Nielsen, C. 1977. The relationships of the Entoprocta, Ectoprocta and Phoronida. Am. Zool. **17**:149-150. *Basándose en su desarrollo, el autor considera a los foronídeos como deuteróstomos, y reúne a ectoproctos y endoproctos.*

Richardson, J. R. 1986. Brachiopods. Sci. Am. **255**:100-106. (Sept.). *Revisa la biología de los braquiópodos y sus*

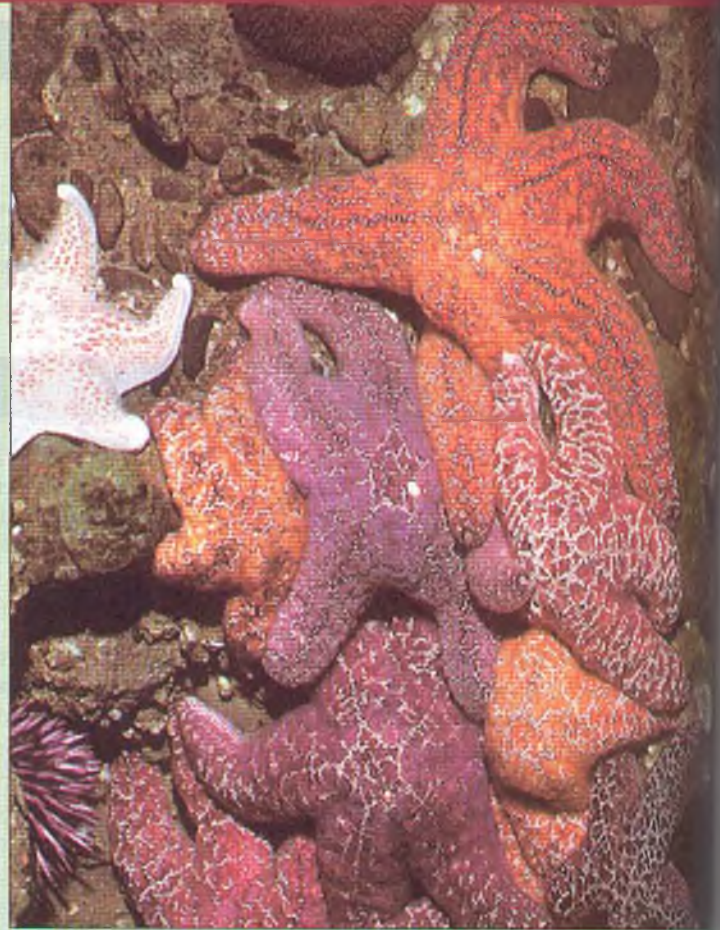
adaptaciones, y predice que en los próximos millones de años se producirá más bien un incremento en el número de especies, antes que un declive.

Woollacott, R. M., and R. C. Zimmer (eds.). 1977. Biology of Bryozoans. New York, Academic Press, Inc. *Contiene 15 artículos sobre los ectoproctos. Avanzado.*

24

Los equinodermos

Filo Equinodermos



Un diseño para confundir a los zoólogos

La eminente zoóloga americana Libbie Hyman describió a los equinodermos como «un grupo noble, especialmente diseñado para confundir a los zoólogos». Con una combinación de caracteres que deleitaría a cualquier lector entusiasta de la ciencia-ficción, los equinodermos confirman la observación de Lord Byron:

*Extraño, pero cierto;
porque la verdad es siempre extraña;
más extraña que la ficción.*

A pesar del valor adaptativo de la bilateralidad para los animales móviles, y de las ventajas de la simetría radial para los sésiles, los equinodermos confundieron las normas, al ser móviles pero radiales. No puede haber duda de que evolucionaron a partir de un antecesor bilateral, porque sus larvas son bilaterales; sufren una espectacular metamorfosis hasta un adulto radial, en la que se produce una reorientación del 90% en el eje corporal.

Un compartimento celomático se ha transformado en los equinodermos en un sistema vacular acuífero exclusivo, que utiliza la presión hidráulica para poner en funcionamiento una multitud de pequeños pies ambulacrales, útiles para la alimentación y la locomoción. Un endoesqueleto de osículos dérmicos puede fusionar sus elementos para revestir al equinodermo de una armadura, o en algunos casos, queda reducido a estructuras microscópicas. Muchos equinodermos tienen «pinzas» diminutas con aspecto de mandíbulas (pedicelarios) repartidas sobre su superficie, a menudo pedunculadas y a veces equipadas con glándulas de veneno.

Esta constelación de caracteres es única en el reino animal y ha definido, pero también limitado, el potencial evolutivo de los equinodermos. A pesar del enorme esfuerzo investigado desarrollado sobre estos animales, estamos todavía lejos de comprender muchos aspectos de su biología. ■

POSICIÓN EN EL REINO ANIMAL

1. El filo Equinodermos (G. *echinos*, espinas + *derma*, piel + *ata*, caracterizado por) pertenece a la rama de los **Deuterostomos** del reino animal, cuyos representantes son celomados enterocélicos. Los otros filos de este grupo son los Quetognatos, los Hemicordados y los Cordados. También consideramos como deuterostomos a los filos Lofoforados, Foronideos, Ectoproctos y Braquiópodos.
2. Primordialmente, los deuterostomos presentan un desarrollo embrionario común: el ano se desarrolla a partir del blastoporo y la boca se forma en un lugar distinto; el celoma es una invaginación del arquenteron (enterocéle); la segmentación es radial e indeterminada y el endomesodermo (mesodermo derivado del endodermo o sobre él) se forma a partir de bolsas enterocélicas.
3. Por tanto, los equinodermos, los cordados y los filos menores de deuterostomos probablemente se

hayan originado a partir de un antecesor común. No obstante, su evolución ha situado a los equinodermos en un punto en que son muy diferentes a cualquier otro grupo animal.

APORTACIONES BIOLÓGICAS

1. Hay un adjetivo que define muy bien a los equinodermos: extraños. Tienen un conjunto único de características que no aparecen en ningún otro filo. Entre las más notables se encuentran:
 - a) El sistema de canales celomáticos del **aparato acuífero**, derivado de un compartimiento celomático.
 - b) El **endoesqueleto dérmico** formado por osículos calcáreos.
 - c) El **sistema hemal**, cuya función sigue siendo un misterio, también encerrado en un compartimiento celomático.
 - d) La **metamorfosis** desde las larvas, bilaterales, hasta los adultos, radiales.

hay al menos tres grupos de equinodermos (dos grupos de equinoideos y los holoturoideos) que parecen estar volviendo a la bilateralidad.

Los equinodermos carecen de capacidad para la osmorregulación, por lo que es raro que se establezcan en aguas salobres. Se encuentran en todos los océanos del mundo y a cualquier profundidad, desde la zona intermareal a las zonas abisales. A menudo, los animales más comunes en los mares más profundos son los equinodermos. Las especies más abundantes encontradas en la fosa de las Filipinas (10 540 m) fueron las holoturias. Prácticamente todos los equinodermos son bentónicos, aunque hay algunas especies pelágicas.

No se conocen equinodermos parásitos, pero hay unas pocas especies comensales. Por otra parte, otros muchos grupos viven en o sobre los equinodermos, entre los que hay que incluir a formas parásitas o comensales de algas, protozoos, ctenóforos, turbelarios, cirrípedos, copépodos, decápodos, gasterópodos, bivalvos, poliquetos, peces y otros equinodermos.

Los asteroideos o estrellas de mar (Figura 24-1) habitan normalmente en diversos tipos de fondos, a menudo sobre superficies rocosas duras, aunque hay numerosas especies que viven sobre fondos de arena o blandos. Algunas especies se alimentan de partículas, pero muchas otras son depredadoras que capturan presas sésiles o sedentarias, ya que las propias estrellas de mar son relativamente lentas.

Los ofiuroideos (estrellas frágiles o estrellas serpentiformes, Figura 24-11) son los equinodermos más activos, moviéndose por la acción de sus brazos más que por la de sus pies ambulacrales. Unas pocas especies son capaces de nadar y otras de excavar. Pueden ser carroñeros, ramoneadores, filtradores o alimentarse de detritos. Algunos son comensales de grandes esponjas, en cuyos canales pueden vivir en gran número.

La holoturias o cohombres de mar (Figura 24-21) son, por lo general, muy abundantes en todos los mares. Muchas especies se encuentran sobre la arena o en fondos de detritos, entre los que se enmascaran. En comparación con los otros equinodermos, las holoturias están muy alargadas según el eje oral-aboral. Están orientadas de forma que este eje queda más o menos paralelo al sustrato y el ani-

LOS EQUINODERMOS

son animales marinos entre los que se incluyen las estrellas de mar, las ofiuras, los erizos de mar, los cohombres de mar y los lirios marinos. Constituyen un grupo importante que se distingue netamente de todos los demás componentes del reino animal. Su nombre hace referencia a sus protuberancias o espinas externas. Todos los representantes del filo tienen un endoesqueleto calcáreo, bien en forma de placas o constituido por pequeños osículos dispersos.

Las características más importantes de los equinodermos son: 1) el endoesqueleto espinoso de placas, 2) el sistema acuífero, 3) los pedicelarios, 4) las branquias dérmicas, y 5) la simetría radial o bilateral. La simetría radial no es exclusiva de los equinodermos, pero ningún otro grupo con sistemas de órganos tan complejos posee este tipo de simetría radial.

Los equinodermos son un antiguo grupo de animales, que se remontan hasta el Cámbrico. A pesar de su excelente registro fósil, su origen y evolución permanecen oscuros. Parece claro que proceden de antepasados bilaterales, ya

que sus larvas tienen simetría bilateral, pero más adelante, en el desarrollo, se vuelven radiales. Muchos zoólogos creen que los primeros equinodermos eran sésiles y que la disposición radiada fue una adaptación a esa vida sésil. La bilateralidad es una adaptación valiosa para los animales que se desplazan en una dirección definida, mientras que la disposición radial supone ventajas para los animales cuyo medio es igual por todos lados. Por eso parece que los equinodermos actuales provienen de un antecesor que vivía fijo al fondo mediante un pedúnculo, tenía simetría radial y surcos radiales (ambulacros) que servían para la alimentación y mantenía hacia arriba el lado oral. Las formas sésiles fueron muy abundantes, pero sólo sobreviven hoy en día unas 80 especies, todas ellas de la clase Crinoideos. Extrañamente, las condiciones han favorecido la supervivencia de sus descendientes de vida libre, aunque aún son totalmente radiales, y entre ellos se encuentran algunos de los animales marinos más abundantes. No obstante, como excepciones que confirman la regla (de que la simetría bilateral es una adaptación propia de las formas de vida libre)



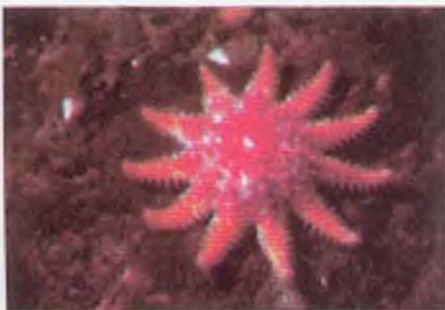
A



B



C



D

Figura 24-1

Algunas estrellas de mar (clase Asteroideos) del Pacífico. **A.** La estrella almohadón *Pteraster tessellatus* puede producir cantidades increíbles de moco si es molestada, presumiblemente como reacción de defensa. **B.** La estrella de cuero *Dermasterias imbricata* carece de espinas y se alimenta de anémonas de mar. **C.** *Pentagonaster duebeni*, del arrecife de la Gran Barrera, es de brillantes colores rojo y naranja. **D.** *Crossaster papposus*, una de las estrellas sol, se alimenta de otras estrellas de mar.

CARACTERÍSTICAS DEL FILO EQUINODERMOS

1. Cuerpo sin segmentar (no metamérico) con **simetría radial pentámera**: cuerpo redondeado, cilíndrico o en forma de estrella, con cinco o más áreas radiales o **ambulacrales** que alternan con áreas interambulacrales.
2. **Sin cabeza ni cerebro**: pocos órganos de los sentidos especializados; sistema sensorial con órganos táctiles, quimiorreceptores, pies ambulacrales, tentáculos terminales, fotorreceptores y estatocistos.
3. Sistema nervioso con un anillo circumoral y nervios radiales. Normalmente, con dos o tres sistemas de retículos nerviosos, localizados a distintas profundidades en el cuerpo con diferente desarrollo en los distintos grupos.
4. **Endoesqueleto de osículos calcáreos dérmicos** con espinas o de **espículas** calcáreas en la dermis; recubierto por una epidermis (en la mayoría de ellos ciliada); con **pedicelarios** (en algunos).
5. Un **aparato acuífero** de origen celomático, que sobresale de la pared del cuerpo como una serie de expansiones parecidas a tentáculos (**podios** o **pies ambulacrales**) que se extienden por la presión del líquido que contienen; normalmente presentan una abertura hacia el exterior (**madreporito** o **hidroporo**).
6. La locomoción puede ser por pies

ambulacrales, por el movimiento de las espinas o por el de los brazos, que salen de un disco central.

7. El aparato digestivo suele ser completo; axial o con varias vueltas; en las ofiuras falta el ano.
8. Extenso celoma que forma la cavidad perivisceral y la del aparato acuífero.
9. Sistema sanguíneo (**sistema hemal**) muy reducido, que tiene un pequeño o nulo papel en la circulación y que está rodeado por prolongaciones del celoma (**senos perihemales**); la circulación principal de los líquidos corporales (líquido celomático) se realiza mediante los cilios del peritoneo.
10. Respiración por **branquias dérmicas**, **pies ambulacrales**, **árboles respiratorios** (holoturoideos) o mediante sacos especializados (**bursas**) (ofiuroideos).
11. **Sin órganos excretores**.
12. Sexos separados (excepto unas pocas especies que son hermafroditas) con grandes gónadas, una sola en los holoturoideos, pero múltiples en la mayoría; conductos sencillos, sin aparato copulador desarrollado ni estructuras sexuales secundarias; la fecundación suele ser externa; algunos incuban sus huevos.
13. Desarrollo mediante **larvas bilaterales de vida libre** (algunas con desarrollo directo); metamorfosis hasta las formas subadulto o adulta.
14. Gran poder de autotomía y regeneración de las partes perdidas.

mal queda tumbado sobre un flanco. La mayoría son suspensívoras o detritívoras.

Los equinoideos o erizos de mar (Figura 24-16) están adaptados a la vida en los fondos oceánicos y casi siempre mantienen su cara oral en contacto con el sustrato. Los erizos «regulares» prefieren fondos duros, pero los «dólares de arena» y erizos acorazonados (erizos «irregulares») se encuentran normalmente en la arena. Los erizos regulares, que presentan simetría radial, se alimentan principalmente de algas y detritos, mientras que los irregulares, que tienden a la simetría bilateral, ingieren pequeñas partículas.

Los crinoideos (Figura 24-26) extienden sus brazos como los pétalos de una flor y se alimentan del plancton y de partículas en suspensión. La mayoría de las

especies actuales se independizan de su pedúnculo en la fase adulta, pero no obstante, se mantienen la mayor parte del tiempo sujetos al sustrato por medio de unos apéndices aborales denominados cirros.

Los zoólogos, que siempre han considerado atrayentes las estructuras y los modos de vida de los equinodermos, pueden compartir esa fascinación con cualquier espectador asombrado por la belleza de su simetría, a menudo incrementada por brillantes colores. Muchas especies son grisáceas, pero otras son anaranjadas, rojas, púrpuras, azules y, a veces, abigarradas.

Debido a su estructura espinosa, los equinodermos no son presa fácil de otros animales, excepto de otros equinodermos (estrellas de mar), aunque algunos

peces tienen dientes duros y otras adaptaciones que les permiten alimentarse de ellos. Unos pocos mamíferos, como por ejemplo, los otarios, se alimentan de erizos de mar. En algunas partes del mundo, el hombre come las gónadas de los erizos, tanto crudas como guisadas en su propio caparazón. El trepang, pared del cuerpo curada de ciertas holoturias de gran tamaño, se considera como un bocado exquisito en algunos países orientales. Es muy nutritivo, casi el 50% son proteínas fácilmente digeribles, y se dice que da un sabor delicioso a las sopas.

Las estrellas de mar se alimentan principalmente de moluscos, crustáceos y otros invertebrados. En algunas áreas cumplen un importante papel ecológico, al ser los principales depredadores en ciertas comunidades. El principal impacto económico lo ejercen sobre los criaderos de ostras y almejas. Una sola estrella puede comerse más de una docena de ostras o almejas diariamente. Para liberar los bancos de marisco de estas plagas se echa cal en las áreas en que son abundantes. La cal daña la delicada membrana epidérmica, destruyendo las branquias dérmicas y, en definitiva, al animal mismo. Desgraciadamente, otros invertebrados de cuerpo blando también se ven afectados, aunque durante el proceso, las ostras mantienen sus valvas cerradas hasta que desaparece la cal.

Los equinodermos se han utilizado mucho para experimentos embriológicos,

ya que sus gametos son generalmente abundantes y fáciles de recoger y manipular en el laboratorio, con lo que los investigadores pueden seguir su desarrollo embrionario con gran exactitud. Sabemos más acerca de la biología molecular del desarrollo de los erizos de mar que de ningún otro desarrollo embrionario. La partenogénesis artificial se descubrió por primera vez en los huevos de los erizos de mar, en los que se ha comprobado que tratándolos con agua de mar hipertónica o sometiéndolos a otros estímulos diferentes, se podía inducir el desarrollo sin la presencia de espermatozoides.

CLASE ASTEROIDEOS

Aunque las estrellas de mar no se consideran como los equinodermos actuales más primitivos, presentan los caracteres básicos de la estructura general del grupo, y son fáciles de conseguir. Por ello serán las estudiadas en primer lugar, para después comentar las principales diferencias que con ellas muestran los restantes grupos.

Las estrellas de mar son abundantes en las playas, donde se pueden agrupar buen número de ellas sobre las rocas. A veces se adhieren a éstas tan tenazmente que es difícil desprenderlas sin arrancar muchos de sus pies ambulacrales. También viven en fondos arenosos o fangosos y en los arrecifes de coral. A menudo son de colores brillantes, y su tamaño varía

desde un centímetro de diámetro hasta aproximadamente un metro. *Asterias* (G. *asteros*, estrella) es uno de los géneros comunes de la costa este de los Estados Unidos y se estudia con frecuencia en los laboratorios de zoología. *Pisaster* (G. *pisos*, guisante + *asteros*, estrella) es frecuente en la costa oeste de los Estados Unidos, al igual que *Dermasterias* (G. *dermatos*, piel, cuero + *asteros*, estrella), la estrella de mar de cuero (Figura 24-1B).

FORMA Y FUNCIÓN

Caracteres externos

Las estrellas de mar tienen un disco central del que salen unos brazos (radios) terminados en punta. El cuerpo es, hasta cierto punto, aplanado, flexible y está recubierto por la epidermis, ciliada y pigmentada. La boca está en el centro de la cara inferior o cara oral, rodeada por una membrana peristomial blanda. Un **ambulacro** (L. *ambulacrum*, camino o avenida abierto, flanqueado por árboles) o **área ambulacral** se dirige desde la boca por la cara oral de cada brazo hasta su extremo. Las estrellas tienen normalmente cinco brazos, aunque algunas tienen más (Figura 24-1D), y hay tantas áreas ambulacrales como brazos. A lo largo de la cara oral de cada brazo hay un **surco ambulacral**, bordeado por filas de **pies ambulacrales (podios)** (Figura 24-2),

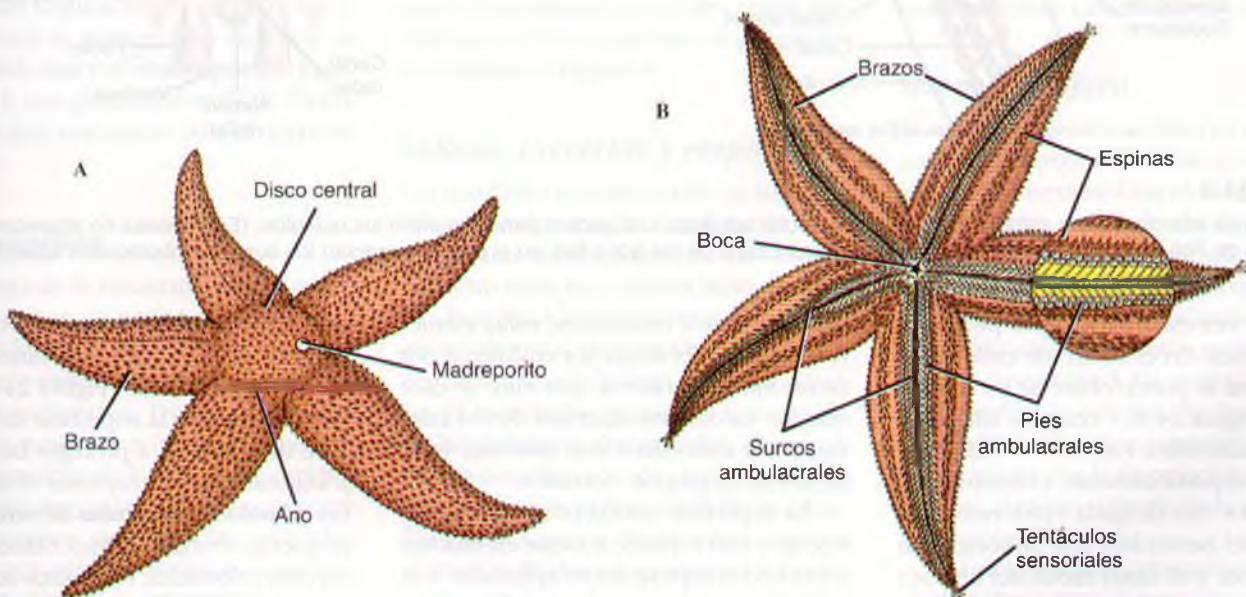


Figura 24-2.

Anatomía externa de un asteroideo. A, Vista aboral. B, Vista oral.

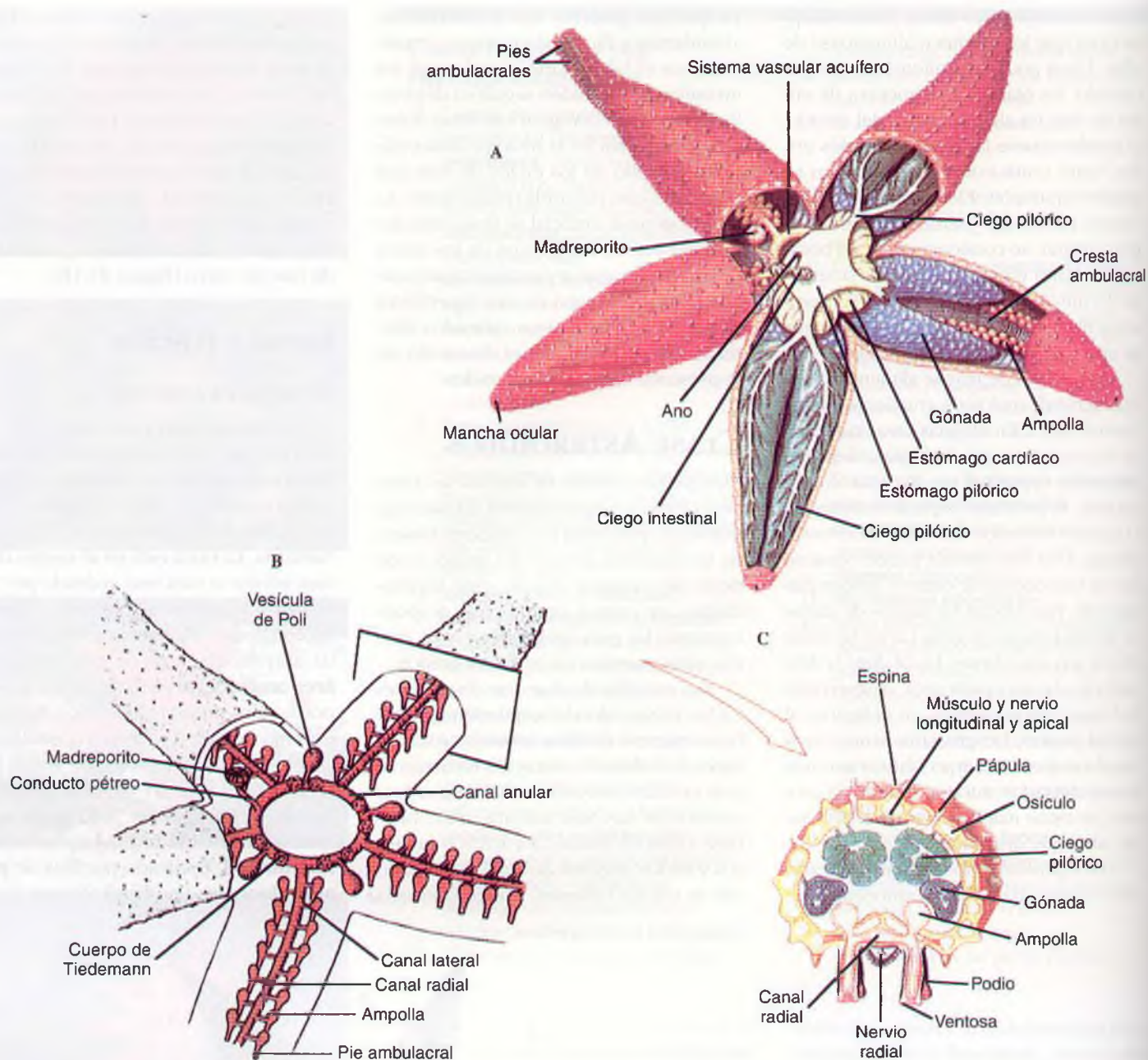


Figura 24-3

A, Anatomía interna de una estrella. **B**, Sistema vascular acuífero. Los podios penetran entre los osículos. (En *Asterias* no aparecen vesículas de Poli.) **C**, Sección transversal de un brazo a nivel de las gónadas, en el que se aprecian los surcos ambulacrales abiertos.

que a su vez están protegidos por **espinas** móviles. En el centro de cada surco ambulacral se puede observar un **nervio radial** (Figura 24-3C), entre las hileras de pies ambulacrales. Este nervio está situado muy superficialmente, cubierto solamente por una delgada epidermis. Por debajo del nervio hay una prolongación del celoma y el canal radial del aparato acuífero, todo ello por fuera de los osículos subyacentes (Figura 24-3C). En las otras clases de equinodermos actuales,

excepto en los crinoideos, estas estructuras están recubiertas por osículos o por otros tejidos dérmicos; por ello, se dice que los surcos ambulacrales de los asteroideos y crinoideos son *abiertos*, y los de los otros grupos, *cerrados*.

La superficie aboral normalmente es rugosa y con espinas, aunque en muchas especies las espinas están aplastadas y la superficie presenta un aspecto liso (Figura 24-1C). Rodeando las bases de las espinas hay grupos de pequeños **pedicela-**

rios en forma de pinza, provistos de pequeñas valvas que se mueven por medio de músculos (Figura 24-4). Ayudan a mantener la superficie del cuerpo libre de residuos, a proteger las papulas y algunas veces a capturar el alimento. Las **pápulas (branquias dérmicas)** son pequeñas evaginaciones blandas de la cavidad celomática, recubiertas solamente por epidermis y con una capa interna de peritoneo; hacen saliente hacia el exterior por los espacios que quedan entre

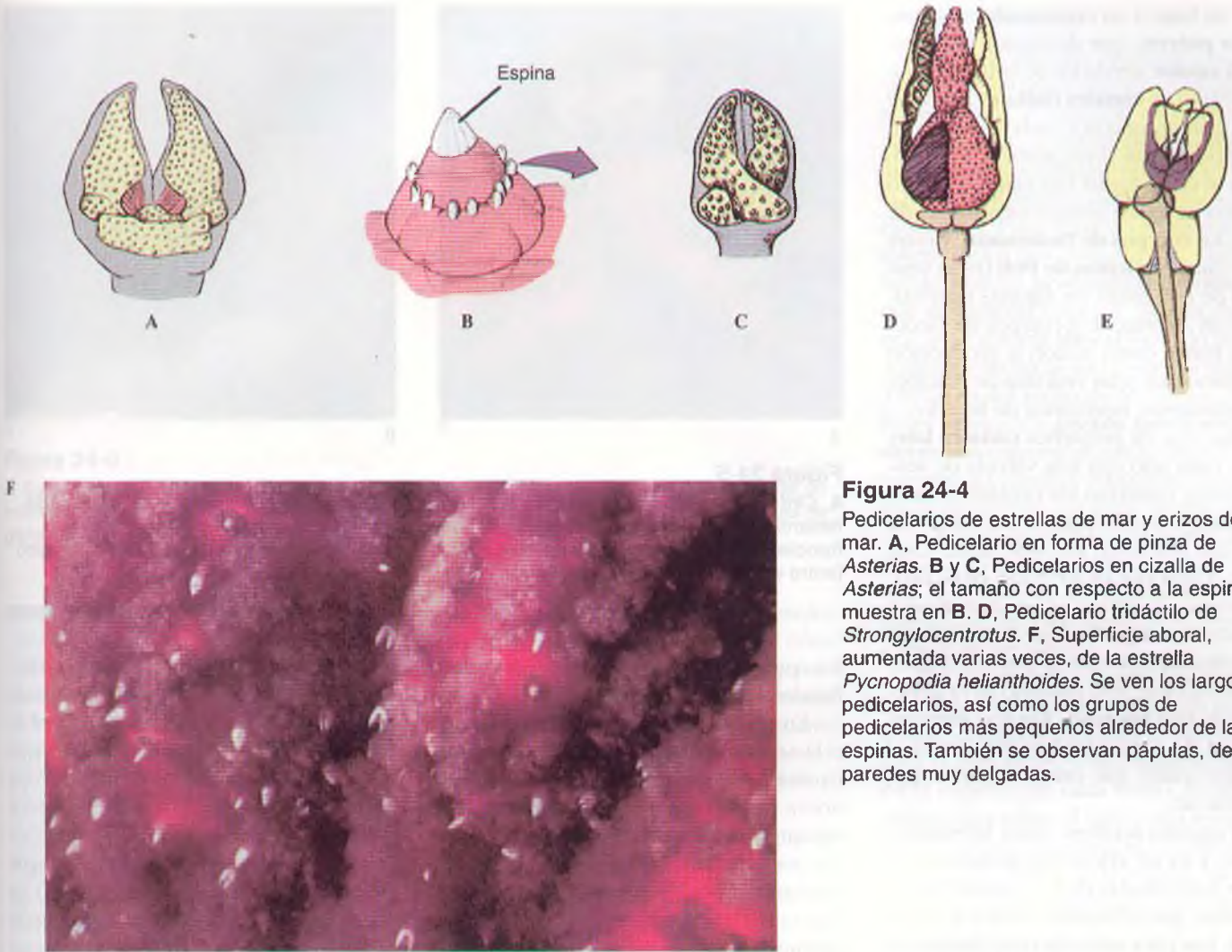


Figura 24-4

Pedicelarios de estrellas de mar y erizos de mar. **A**, Pedicelario en forma de pinza de *Asterias*. **B** y **C**, Pedicelarios en cizalla de *Asterias*; el tamaño con respecto a la espina se muestra en **B**. **D**, Pedicelario tridáctilo de *Strongylocentrotus*. **E**, Superficie aboral, aumentada varias veces, de la estrella *Pycnopodia helianthoides*. Se ven los largos pedicelarios, así como los grupos de pedicelarios más pequeños alrededor de las espinas. También se observan pápulas, de paredes muy delgadas.

los osículos y están relacionadas con la respiración (Figura 24-3C, y 25-4F). En la cara aboral se encuentran también el poco visible ano y el **madreporito** (Figura 24-2A), una placa perforada de forma circular que comunica con el aparato acuífero.

Endoesqueleto

Por debajo de la epidermis de las estrellas de mar hay un endoesqueleto mesodérmico formado por pequeñas placas calcáreas, u **osículos**, unidas entre sí por el tejido conjuntivo. De estos osículos nacen las espinas y tubérculos, que son los responsables de la superficie espinosa. Los osículos están perforados por una red de espacios, generalmente ocupados por fibras y células dérmicas. Esta red interna se denomina **estercoma** (Figura 24-23) y es exclusiva de los equinodermos.

Los músculos de la pared del cuerpo mueven las espinas, y pueden cerrar parcialmente el surco ambulacral inclinando sus espinas marginales.

Celoma, excreción y respiración

Las cavidades celomáticas de las larvas de los equinodermos dan lugar a diferentes estructuras en el adulto, una de las cuales es un espacioso celoma lleno de líquido. Este líquido celomático, que contiene amebocitos (celomocitos), baña los órganos internos y llega hasta las pápulas. El intercambio de gases y la excreción de los desechos nitrogenados, principalmente amoníaco, se producen por difusión a través de la fina pared de las pápulas y de los pies ambulacrales. Algunas partículas de desecho pueden ser englobadas por los celomocitos, que pueden salir al exterior a través del epitelio o de los pies ambulacrales, o bien las pápulas

cargadas de celomocitos con residuos pueden abrirse por su extremo externo.

Sistema acuífero

El sistema o aparato acuífero es otro compartimiento celomático y es exclusivo de los equinodermos. Con él, estos animales alcanzan un grado de aprovechamiento de mecanismos hidráulicos mayor que ningún otro animal; se trata de un sistema de canales y pies ambulacrales especializados que, junto con los osículos, ha determinado la evolución y las limitaciones de este filo. En las estrellas de mar, las funciones primarias del aparato acuífero son la locomoción y la captura del alimento, además de la excreción y la respiración.

Estructuralmente, el aparato acuífero se abre al exterior por pequeños poros en el madreporito. El madreporito de los asteroideos está en la cara aboral (Figura 24-

2A) y da lugar a un canal acuífero, el **conducto pétreo**, que desciende hasta un **canal anular** alrededor de la boca (Figura 24-3B). Los **canales radiales** salen del canal anular, uno por cada brazo en su correspondiente surco ambulacral. Adosados al canal anular hay también cuatro o cinco pares de pliegues en forma de bolsa, los **cuerpos de Tiedemann**, y entre una y cinco **vesículas de Poli** (estas vesículas de Poli faltan en algunas estrellas, como en *Asterias*). Los cuerpos de Tiedemann tienen como misión la producción de celomocitos, y las vesículas de Poli son, aparentemente, reservorios de líquido.

Una serie de pequeños **canales laterales**, cada uno con una válvula de sentido único, conectan los canales radiales con los pies ambulacrales a lo largo de los lados del surco ambulacral de cada brazo. Cada pie es un tubo muscular, cuyo extremo interno es un saco muscularizado, la **ampolla**, que se encuentra en la cavidad celomática general (Figura 24-3A y C) y el otro extremo lleva generalmente una **ventosa**. Algunas especies carecen de ventosas. Los pies salen al exterior entre los osículos del surco ambulacral.

El aparato acuífero actúa hidráulicamente, y es un eficaz mecanismo locomotor. Las válvulas de los canales laterales evitan que el líquido vuelva al canal radial. Los pies ambulacrales tienen en sus paredes tejido conjuntivo que mantiene la forma cilíndrica y el diámetro relativamente constantes. El líquido es impulsado al interior del pie, extendiéndolo, por la contracción de los músculos de la ampolla. A la inversa, la contracción de los músculos longitudinales del pie lo retraen, haciendo que el líquido vuelva a la ampolla. La contracción de los músculos de un lado del pie lo doblan hacia ese mismo lado. Los pequeños músculos del extremo del pie pueden elevar el centro del disco terminal, creando un efecto de ventosa cuando el extremo del pie se aplica al sustrato. Se ha estimado que por la combinación de la adhesión por moco y de la succión, un único pie puede ejercer una tracción de 25 ó 30 g. La acción coordinada de todos o muchos pies es suficiente para que el animal pueda subir por superficies verticales o trepar por las rocas. La capacidad de permanecer firmemente sujetos al sustrato representa una clara ventaja para anima-



A



B

Figura 24-5

A, *Orthasterias koehleri* devorando un bivalvo. **B**, Se ha dado la vuelta a esta *Pycnopodia helianthoides* mientras se comía un gran erizo de la especie *Strongylocentrotus franciscanus*. Esta estrella tiene entre 20 y 24 brazos y puede llegar hasta 1 m de diámetro (entre extremos de brazos opuestos).

les que, en ocasiones, viven en zonas batidas por fuertes oleajes.

En superficies blandas, como el fango o la arena, las ventosas no son eficaces (numerosas especies que viven en la arena carecen de ventosas) y entonces utilizan sus pies ambulacrales como patas. En esos casos, el animal progresa mediante pasos. La mayoría de las estrellas avanzan así solamente unos pocos centímetros por minuto, como por ejemplo, *Pycnopodia* (G. *pykno*, compacto + *pous*, *podos*, pie) (Figura 24-5B). Cuando se les da la vuelta, las estrellas retuercen sus brazos hasta que alguno de sus pies alcanza el sustrato y se adhiere a él como un ancla; entonces la estrella se vuelve lentamente.

Los pies están inervados por el sistema nervioso central (sistemas ectoneural e hiponeural, ver adelante). La coordinación nerviosa les permite mover sus pies en una sola dirección, aunque no al unísono, de forma que la estrella puede avanzar. Si se corta el nervio radial de un brazo, los pies de ese brazo pierden la coordinación, aunque continúan funcionando. Si se corta el anillo nervioso perioral, los pies de todos los brazos pierden la coordinación y cesan los movimientos.

Alimentación y aparato digestivo

La boca, en la cara oral, conduce a través de un corto esófago a un gran estó-

mago en el disco central. La parte inferior del estómago (cardíaca) puede salir fuera de la boca mientras el animal se está alimentando (Figura 24-2B), aunque unos ligamentos gástricos impiden una extensión excesiva. La parte superior (pilórica) es más pequeña y comunica con los conductos de un par de **ciegos pilóricos (glándulas digestivas)** en cada brazo (Figura 24-3A). La digestión es principalmente extracelular, aunque puede haber alguna digestión intracelular en los ciegos. Del estómago pilórico sobresale aboralmente un corto intestino, normalmente con unos pocos y pequeños **ciegos intestinales** en forma de saco (Figura 24-3A). El ano es inconspicuo, y algunas estrellas carecen de intestino y de ano.

Muchas estrellas son carnívoras y se alimentan de moluscos, crustáceos, poliquetos, equinodermos y otros invertebrados, y en ocasiones, de pequeños peces. Las estrellas consumen gran variedad de alimentos, pero muchas presentan unas preferencias particulares (Figuras 24-5 y 24-6). Algunas se alimentan de ofiuras, erizos de mar y dólares de arena, tragándoselos enteros y regurgitando después los osículos y espinas indigeribles (Figura 20-5B). Algunas atacan a otras estrellas, y si son menores que su presa, la atacan y comienzan a comérsela por el extremo de un brazo.



A



B

Figura 24-6

A. Estrella corona de espinas *Acanthaster planci*, alimentándose de coral. B. Detalle de un brazo de *A. planci*. Los pinchazos de estas espinas son dolorosos, pues están provistas de glándulas venenosas.

Desde 1963 se reciben continuas noticias sobre el continuo incremento en el número de la estrella «corona de espinas» (*Acanthaster planci* [G. *akantha*, espina + *asteros*, estrella, Figura 24-6) y los daños que produce sobre grandes áreas de arrecifes de coral en el océano Pacífico. La «corona de espinas» se alimenta de pólipos de coral, y a veces aparece en grandes grupos o «manadas». Hay evidencias de otras «explosiones» en el pasado, pero un aumento constante en la frecuencia durante los últimos 30 años sugiere que ciertas actividades humanas pueden estar afectando a la estrella. Se han hecho intentos para controlar a este organismo, pero resultan muy costosos y de dudosa eficacia. La controversia continúa especialmente en Australia, donde los medios de comunicación se ocupan profusamente del problema.

Algunos asteroideos se alimentan principalmente de moluscos (Figura 24-5A); algunos, como *Asterias*, son depredadores de almejas y ostras, lo que tiene implicaciones económicas. Cuando se alimentan de moluscos, las estrellas se arquean sobre su presa, adhiriendo los pies ambulacrales a las valvas y tirando de ellas de forma continua, para lo que utilizan los pies ambulacrales en relevos, como a oleadas. Pueden así ejercer una tracción de aproximadamente 1300 g. A la media hora más o menos, los músculos aductores del bivalvo se fatigan y relajan. Cuando las valvas se entreabren, la

estrella extiende la parte inferior (cardíaca) de su estómago, insertándola entre las dos valvas y envolviendo las partes blandas del molusco. Después de comer, la estrella retrae su estómago mediante la contracción de sus músculos estomacales y relajación de la musculatura de la pared del cuerpo.

Algunas estrellas se alimentan de pequeñas partículas exclusivamente o como complemento a su dieta carnívora. El plancton y otras partículas orgánicas que entran en contacto con la superficie del animal son transportadas por los cilios de la epidermis hasta los surcos ambulacrales y por éstos hasta la boca.

Sistema hemal

El denominado sistema hemal no está muy bien desarrollado en los asteroideos, y su función en el conjunto de los equinodermos no está muy clara. Este sistema lleva a cabo una pequeña o nula circulación de líquidos corporales. Es un sistema de tejidos que se encuentra encerrado en unas lagunas sin paredes propias, rodeadas a su vez por otros compartimientos celomáticos, los **senos perihemales** (Figura 24-7). El sistema hemal puede ser utilizado en la distribución de los productos digeridos, pero su función específica no se conoce realmente*.

* N. del T. En la traducción se ha utilizado la convención usual entre los zoólogos europeos: **senos** para el sistema perihemal y **lagunas** para el hemal.

Sistema nervioso

Está formado por tres unidades distintas situadas a diferentes niveles en el disco y en los brazos. El principal de estos sistemas es el sistema **oral (ectoneural)**, formado por un **anillo nervioso** que rodea la boca y un **nervio radial** principal en cada brazo. Parece que coordina el movimiento de los pies ambulacrales. También hay un sistema **profundo (hiponeural)**, que se presenta como un sistema aboral-oral, y un sistema **aboral** formado por un anillo que rodea al ano y nervios radiales a lo largo del techo de los radios. Unas redes nerviosas o **plexos nerviosos epidérmicos** comunican estos sistemas con la pared del cuerpo y estructuras anejas. El plexo epidérmico coordina las respuestas de la branquias dérmicas ante un estímulo táctil, lo que constituye el único caso que se conoce en los equinodermos en que la coordinación nerviosa se produce a través de un plexo.

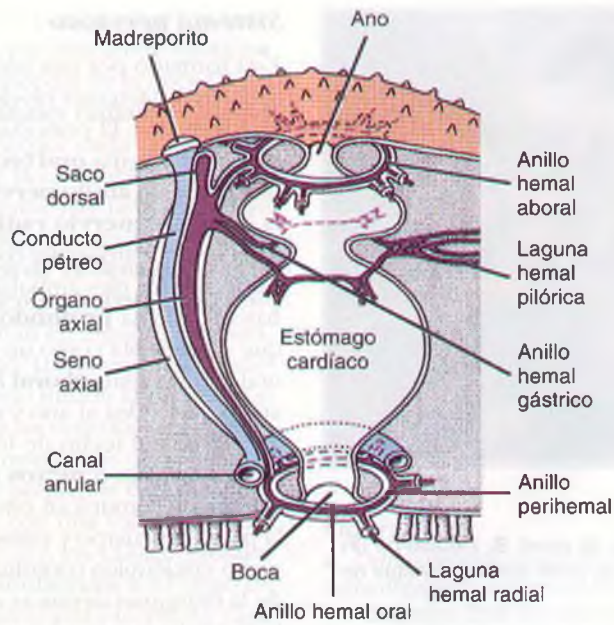
Los órganos de los sentidos no están bien desarrollados. Hay órganos táctiles y otras células sensoriales dispersas por toda la superficie, y una mancha ocular en el extremo de cada brazo. Principalmente reaccionan al tacto, a la temperatura, a sustancias químicas y a diferentes intensidades de luz. Las estrellas de mar son generalmente más activas de noche.

Sistema reproductor, regeneración y autotomía

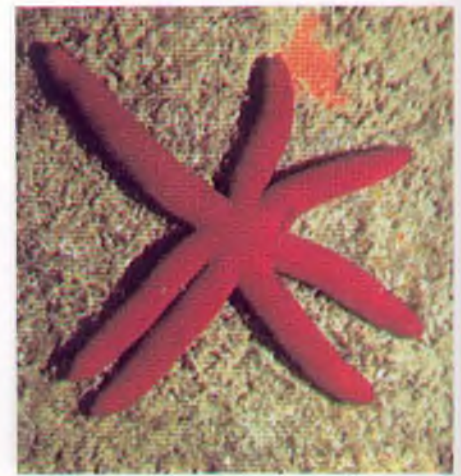
La mayoría de las estrellas tienen sexos separados y presentan un par de gónadas en cada interradio (Figura 25-3A). La fecundación es externa y tiene lugar a principios del verano, cuando los óvulos y el esperma se liberan en el agua. La maduración y freza de los óvulos de las estrellas es estimulada por unas células neurosecretoras localizadas en los nervios radiales.

Los equinodermos pueden regenerar sus partes perdidas; las estrellas de mar pueden recuperar así sus brazos con facilidad, incluso aunque los hayan perdido todos. También tienen capacidad de autotomía, pudiéndose desprender de un brazo lesionado cortándolo cerca de la base, aunque pueden tardar varios meses en regenerar uno nuevo.

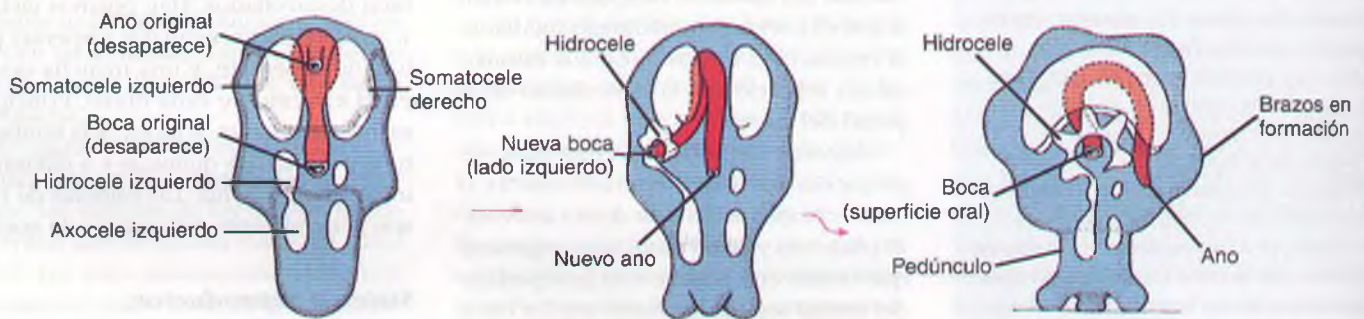
Algunas especies pueden regenerar toda una estrella a partir de un brazo desprendido o cortado si éste conserva una porción (al menos una quinta parte) del disco cen-

**Figura 24-7**

Sistema hemal de los asteroideos. La principal vía perihemal es el seno axial, de paredes delgadas, que encierra tanto al órgano axial como al canal pétreo. También se muestran otros caracteres del sistema hemal.

**Figura 24-8**

La estrella del Pacífico *Echinaster luzonicus* puede reproducirse por escisión a través del disco, tras lo que regenera los brazos perdidos. La que se muestra aquí ha regenerado seis brazos a partir del más largo, arriba a la izquierda.

**Figura 24-9**

Metamorfosis de los asteroideos. El somatocele izquierdo da lugar al celoma oral, y el somatocele derecho al celoma aboral. El hidrocele izquierdo produce el sistema vascular acuífero y el axocele izquierdo el canal pétreo y los conductos perihemales. El axocele y el hidrocele derechos se pierden.

tral. Antigüamente, los pescadores trataban de acabar con las estrellas que infestaban sus criaderos de ostras cortándolas por la mitad de un hachazo, con lo que resultaba peor el remedio que la enfermedad. Algunas estrellas, en condiciones normales, se reproducen asexualmente por escisión del disco central, regenerando cada parte el resto del disco y los brazos que le falten.

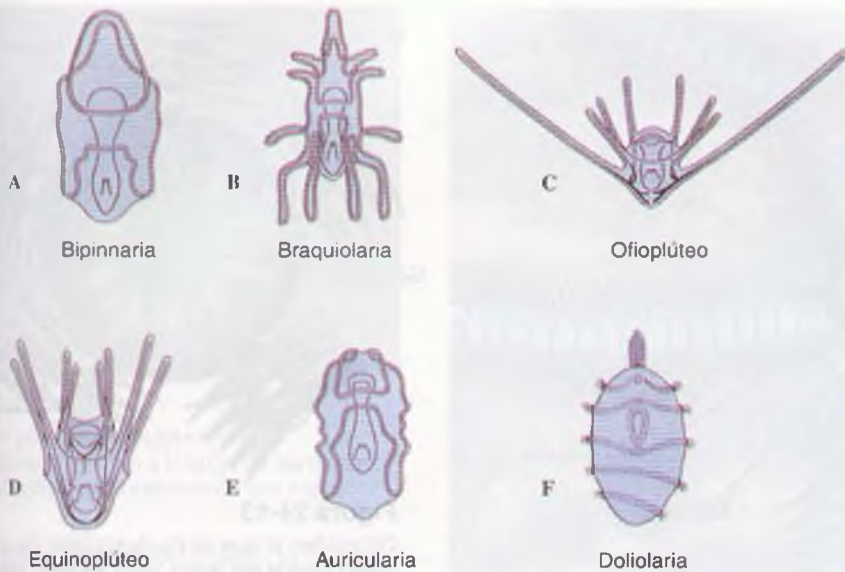
Desarrollo

Algunas especies incuban sus huevos bajo la cara oral o en unas estructuras aborales especializadas, en cuyo caso el desarrollo es directo, pero en la mayoría de las especies los huevos quedan libres en el agua, y de ellos salen larvas que nadan libremente.

La primera parte de la embriogénesis sigue el patrón primitivo de los deuteróstomos. La gastrulación es por invaginación y el extremo anterior del arquenteron se cierra para formar una cavidad celomática que se expande en forma de U hasta llenar el blastocele. Cada una de las ramas de la U, en el extremo posterior, sufre unas estrangulaciones que producen vesículas separadas, que, finalmente, darán lugar a los principales compartimientos celomáticos del cuerpo (metaceles, que en los equinodermos se llaman **somatoceles**). La zona anterior de la U se subdivide para formar los protoceles y mesoceles (**axoceles** e **hidroceles** en los equinodermos) (Figura 24-9). El hidrocele izquierdo originará el

aparato acuífero y el axocele izquierdo dará lugar al conducto pétreo y a los senos perihemales. El axocele y el hidrocele derechos terminarán desapareciendo. La larva, de vida libre, está provista de bandas ciliadas que se extienden por todos los brazos larvarios, y se denomina **bipinnaria** (Figura 24-10A). Pronto le crecen a la larva tres brazos adhesivos y una ventosa en el extremo anterior, pasándose a llamar entonces **braquiolaria**. Se fija al sustrato mediante un pedúnculo temporal y sufre una metamorfosis.

La metamorfosis supone una drástica reorganización para pasar de una larva bilateral a un individuo juvenil con simetría radiada. El eje anteroposterior de la larva desaparece y lo que era el lado


Figura 24-10

Larvas de los equinodermos. **A**, Bipinnaria de los asteroideos. **B**, Braquiolaria de los asteroideos. **C**, Ofiopluteo de los ofiuroideos. **D**, Equinopluteo de los equinoideos. **E**, Auricularia de los holoturoideos. **F**, Doliolaria de los crinoideos.

izquierdo se transforma en la cara oral, mientras que el lado derecho de la larva pasa a ser la superficie aboral (Figura 24-9). En consecuencia, la boca y el ano larvarios desaparecen, formándose una nueva boca y un nuevo ano sobre lo que originalmente eran los lados izquierdo y derecho, respectivamente. La cavidad celomática anterior del lado izquierdo se expande para formar el canal anular perioral del aparato acúfero, del que salen ramas que constituyen los canales radiales. Pronto aparecen los brazos y los primeros pies ambulacrales, el animal se desprende de su pedúnculo y comienza su vida como una estrella joven.

CLASE OFIUROIDEOS

Las ofiuras son el grupo de equinodermos con mayor número de especies y son también, probablemente, el más abundante. Se encuentran en todos los tipos de hábitat bentónicos, cubriendo incluso los fondos de muchas áreas abisales.

FORMA Y FUNCIÓN

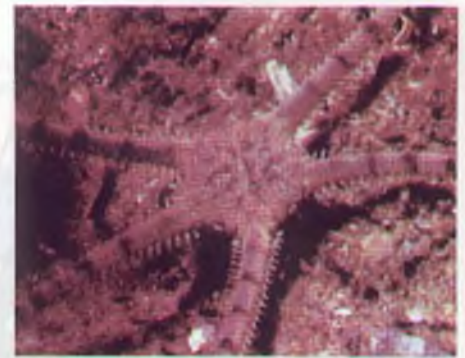
Aparte de poseer típicamente cinco brazos, las ofiuras difieren sorprendentemente de los asteroideos. Los brazos de las ofiuras son más delgados, y surgen bruscamente del disco central (Figura 24-11). Carecen de pedicelarios y de pápu-

las, y sus surcos ambulacrales están cerrados y cubiertos por placas. Los pies ambulacrales carecen de ventosas; intervienen en la alimentación, pero su papel en la locomoción es muy restringido. A diferencia de los asteroideos, el madreporito se encuentra en la cara oral, en uno de los discos orales (Figura 24-12). Los pies ambulacrales carecen de ampollas y la fuerza para su extensión la ejerce la musculatura de sus proximidades.

Cada uno de los brazos articulados consiste en una columna de osículos (las llamadas **vértebras**) articulados entre sí, unidos por músculos y cubiertos por placas. Se trasladan moviendo los brazos por parejas hacia delante y fijándolos al sustrato; uno de los brazos (cualquiera de ellos) se extiende entonces hacia delante o queda retrasado, tirando o empujando al animal en su caso, que de esta forma avanza como a tirones.

La boca está rodeada por cinco placas móviles que actúan como mandíbulas (Figura 24-12). Carecen de ano. La piel es coriácea, con placas dérmicas y espinas dispuestas de forma característica. En general carecen de cilios en la superficie.

Los órganos viscerales están confinados en el disco central, ya que los brazos son demasiado delgados para contenerlos (Figura 24-13). El estómago tiene forma de saco y no existe intestino; los materiales no digeridos se expulsan por la boca.


Figura 24-11

A, *Ophiura lutkeni* (clase Ofiuroideos). Las ofiuras no utilizan sus pies ambulacrales para la locomoción, pero pueden moverse con rapidez (para un equinodermo) mediante sus brazos. **B**, Estrella ceta *Astrophyton muricatum* (clase Ofiuroideos). Las estrellas ceta extienden sus brazos multirramificados para alimentarse por filtración, generalmente de noche.

Cinco pares de invaginaciones llamadas **bursas** se abren en la cara oral a través de unas hendiduras genitales en la base de los brazos. El agua entra y sale de estos sacos para la respiración. En la pared celomática de cada bursa se encuentran las gónadas, de pequeño tamaño, que descargan sus células sexuales maduras en el interior de la cavidad de la bursa, para salir por las hendiduras genitales al exterior, donde tiene lugar la fecundación (Figura 24-14A). Suelen ser de sexos separados, aunque unas pocas especies son hermafroditas. Algunas incuban a sus crías en las bursas; en tal caso, estas crías salen al exterior a través de las hendiduras genitales o rompiendo el disco por su cara aboral. La larva se denomina ofiopluteo, y sus bandas ciliadas se pro-

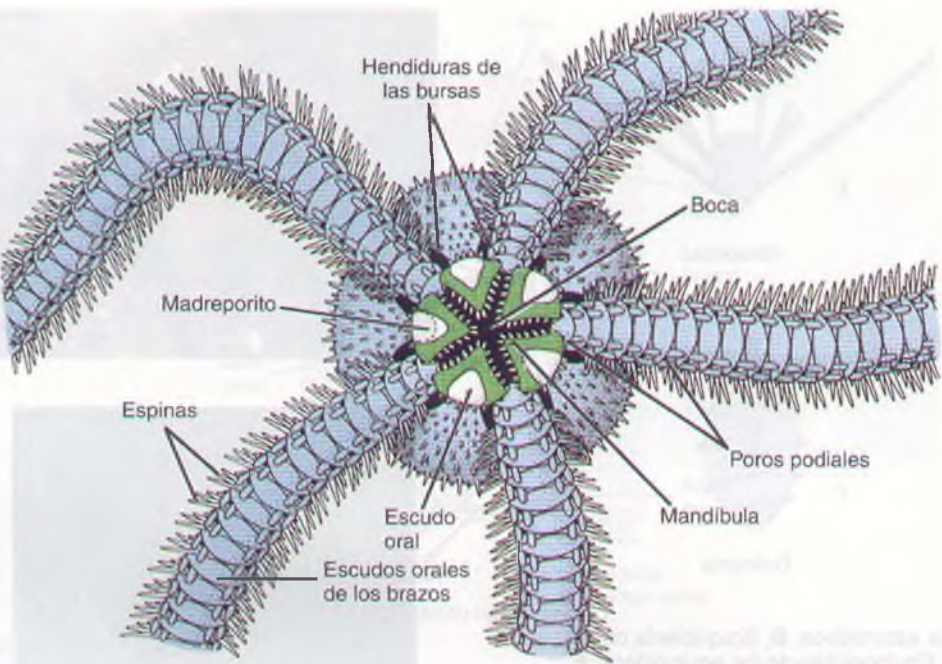


Figura 24-12
Vista oral de la ofiura espinosa *Ophiotryx*.

longan a lo largo de los delicados brazos larvarios (Figura 24-10C). Durante la metamorfosis, no existe una fase sésil temporal, como ocurría en los asteroideos.

Los sistemas acuífero, nervioso y hemal son semejantes a los de las estrellas de mar. Cada brazo tiene una pequeña prolongación del celoma, un nervio radial y un canal radial del sistema acuífero.

BIOLOGÍA

Las ofiuras tienen tendencia a ocultarse, viviendo en fondos duros donde llega poca o ninguna luz. Tienen normalmente un fototropismo negativo y se introducen en las pequeñas grietas entre las rocas, siendo más activas durante la noche. En los fondos permanentemente oscuros de los mares profundos están normalmente al descubierto. Los ofiuroideos se alimentan de gran variedad de pequeñas partículas, filtrando las que se encuentran en suspensión o recogiendo las del fondo. Los podios juegan un importante papel al transportar los alimentos hacia la boca. Algunas ofiuras extienden sus brazos en el agua, capturando las partículas en suspensión mediante bandas de moco situadas entre las espinas de los brazos.

La regeneración y la autotomía son aún más acusadas en los ofiuroideos que en los asteroideos. Muchas ofiuras son

muy frágiles, desprendiéndose de un brazo o de parte del disco a la menor provocación. Algunas pueden reproducirse asexualmente por escisión del disco; cada trozo regenera las partes que le faltan.

Algunos ofiuroideos comunes son: *Amphipholis* (G. *amphi*, ambos lados de + *pholis*, escama córnea) (vivíparo y hermafrodita), *Ophioderma* (G. *ophis*, serpiente + *dermatos*, piel), *Ophiotryx* (G. *ophis*, serpiente + *thrix*, cabello), y *Ophiura* (G. *ophis*, serpiente + *oura*, cola) (Figura 24-11). La estrella ceta *Gorgonocephalus* (G. *Gorgo*, nombre de un monstruo femenino de aspecto terrible + *kephale*, cabeza) (Figura 24-14, B) y *Astrophyton* (G. *asteros*, estrella + *phyton*, criatura, animal) (Figura 24-11B) tienen brazos que se ramifican repetidamente. La mayoría de los ofiuroideos son grisáceos, pero algunos son muy vistosos, con diseños de variados colores (Figura 24-14A).

CLASE EQUINOIDEOS

Los equinoideos tienen un cuerpo compacto encerrado en una carcasa endoesquelética o caparazón, constituida por los osículos dérmicos, que se han transformado en placas estrechamente yuxtapuestas. Los equinoideos carecen de brazos, pero su caparazón refleja la simetría pentámera típica de los equinodermos, con

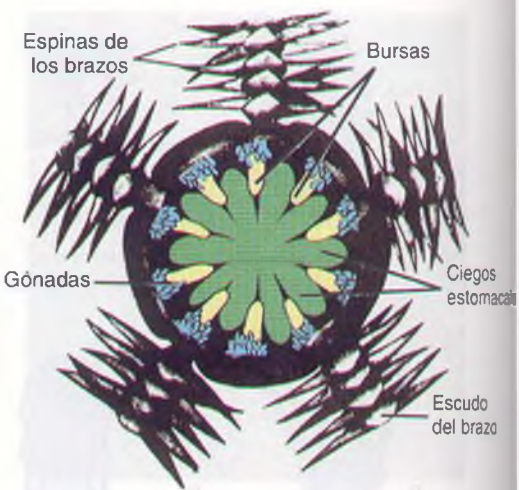


Figura 24-13
Ofiuroideo al que se ha despojado de la pared aboral del disco, para mostrar las principales estructuras internas. Las bursas son sacos llenos de líquido en los que el agua circula constantemente para la respiración. También sirven como cámaras de incubación. Solamente se muestran las bases de los brazos.



A



B

Figura 24-14
A, Esta ofiura *Ophiopholis aculeata* tiene sus bursas repletas de huevos, que está lista para expulsar. Los brazos se rompieron y están en proceso de regeneración. B, Vista oral de una estrella ceta, *Gorgonocephalus eucnemis*, en la que se observa su simetría pentarradial.


Figura 24-15

Erizo púrpura *Strongylocentrotus purpuratus*, común a lo largo de las costas del Pacífico en Norteamérica con fuerte

sus cinco áreas ambulacrales. La principal modificación de la primitiva estructura corporal consiste en la prolongación de la superficie oral sobre los laterales y hasta el ápice, de forma que las áreas ambulacrales alternan con otras interambulacrales y se extienden hasta la zona que rodea al ano (**periprocto**). La mayoría de las especies actuales de erizos de mar deben considerarse como «regulares»: tienen forma hemisférica, simetría radial y espinas o púas medianas o largas (Figuras 24-15 y 24-16). Los dólares de arena (Figura 24-17) y erizos acorazonados (Figura 24-18), son «irregulares», ya que los órdenes a los que pertenecen han alcanzado secundariamente la simetría bilateral; normalmente sus espinas son muy cortas. Los erizos regulares se trasladan generalmente mediante sus espinas (Figura 24-17). Algunos equinoideos tienen colores muy vivos.

Los equinoideos están ampliamente distribuidos por todos los mares, desde las zonas intermareales hasta océanos profundos. Los erizos regulares prefieren fondos rocosos o duros, mientras que los dólares de arena y erizos acorazonados eligen excavar en sustratos arenosos. Los siguientes géneros son comunes en una o ambas costas de los Estados Unidos: los erizos regulares *Arhacia* (G. *Arhakés*, primer rey de los medos), *Strongylocentrotus* (G. *strongylos*, redondo, compacto + *kentron*, espinas (Figura 24-15 D), y *Lytechinus* (G. *lytos*, quebrado, roto + *echinos*, erizo de mar) y los dólares de arena, *Dendraster*, (G. *dendron*, árbol + *asteros*, estrella) y *Echinarachnius* (G. *echinos*, erizo de mar + *arachne*, araña). La región de Florida y las Indias Occidentales es rica en equinodermos, de los que el género *Diadema* (G.


A

B

C

D

E
Figura 24-16

Diversidad de los erizos regulares (clase Equinoideos). **A**, Erizo lápiz *Eucidaris tribuloides*. Los miembros de este orden tienen muchos caracteres primitivos que se han mantenido desde el Paleozoico. Pueden representar al antecesor de todos los otros equinoideos actuales. **B**, Erizo lápiz *Heterocentrotus mamillatus*. Las grandes espinas triangulares de este erizo se utilizaron antiguamente para escribir sobre pizarra. **C**, Espinas aborales del erizo intermareal *Colobocentrotus atratus*, aplanadas y con aspecto de hongo, mientras que las espinas marginales tienen forma de cuña, lo que le da al animal la forma adecuada para resistir las fuertes rompientes. **D**, *Diadema antillarum* es una especie común en el Caribe y Florida, y sus espinas son un peligro para los bañistas. **E**, *Astropyga magnifica* es uno de los erizos de mar con coloración más espectacular, con brillantes manchas azules a lo largo de sus áreas interambulacrales.

diadeo, ceñir alrededor) es un ejemplo notable, con sus largas espinas en forma de agujas (Figura 24-16D).

FORMA Y FUNCIÓN

El caparazón* de los equinoideos es un esqueleto compacto, con diez hileras

dobles de placas provistas de espinas erguidas y móviles (Figura 24-19). Las placas están unidas firmemente entre sí. Los cinco pares de filas ambulacrales son homólogos a los cinco brazos de las estrellas de mar y poseen poros (Figura 24-19B) a través de los que salen los largos pies ambulacrales. Las placas llevan mamelones sobre los que se sitúan las bases redondeadas de las espinas, mediante articulaciones en bola. Las espi-

* N. del T. Los términos *testa* o *concha*, que se utilizan para referirse a la cubierta de los moluscos y de los quelonios (tortugas) no se deben emplear para designar al caparazón de los equinoideos.

Diadema antillarum ya no es tan abundante como lo fue. En Enero de 1983 se produjo una epidemia a lo largo del Caribe y de los Cayos de Florida. Sus causas no se han podido determinar, pero diezmo las poblaciones de *Diadema*, hasta menos del 5% de sus niveles originales. Otras especies de erizos de mar no resultaron afectadas. Sin embargo, varios tipos de algas que anteriormente eran comidas por los erizos *Diadema* no se han recuperado. Esto ha tenido efectos desastrosos en los arrecifes coralinos de Jamaica. Los peces herbívoros de la isla han sido sobreexplotados de forma crónica, y tras la epidemia de *Diadema*, no hay nada que controle el sobrecrecimiento de la algas. Los arrecifes jamaicanos están quedando destruidos.

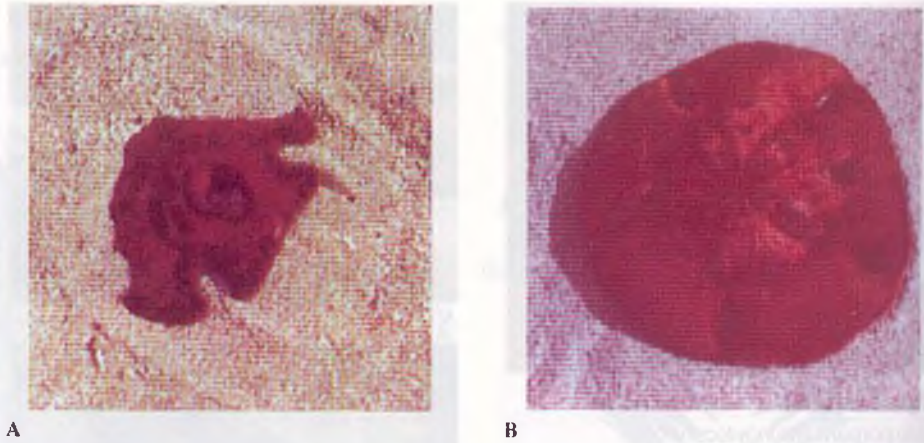


Figura 24-17

Dos especies de dólares de arena. **A**, *Encope grandis*, tal como se encuentra habitualmente, enterrándose cerca de la superficie en fondos arenosos. **B**, Fuera de la arena. Se ven claramente las cortas espinas y los ambulacros petaloideos de la superficie aboral de este *Encope micropora*.

Figura 24-18

El equinoideo irregular *Meoma*, uno de los más grandes erizos acorazonados (el caparazón mide hasta 18 cm). *Meoma* se encuentra en el Caribe y desde el golfo de California hasta las islas Galápagos. **A**, Vista aboral. El área ambulacral anterior no se ha modificado como petaloidea en los erizos acorazonados, pero sí en los dólares de arena. **B**, Vista oral. Véase la boca curvada en el extremo anterior y el periprocto en el extremo posterior.

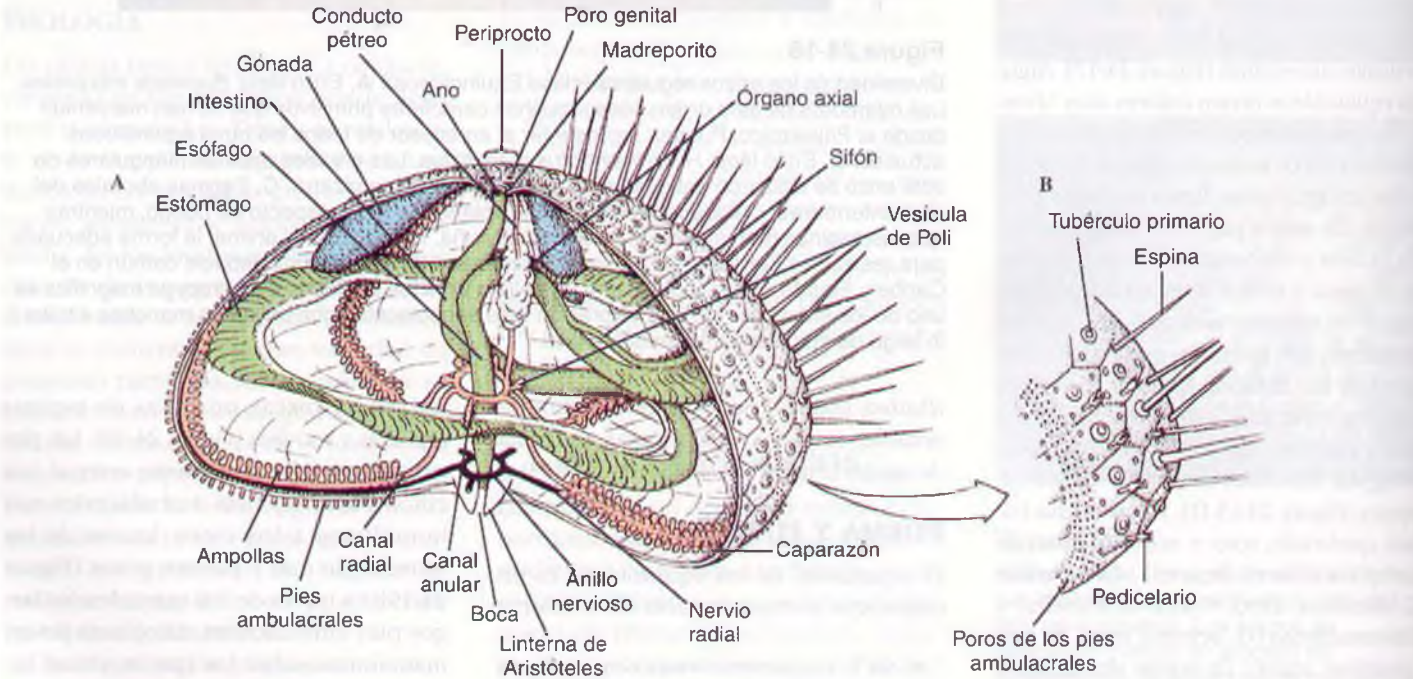
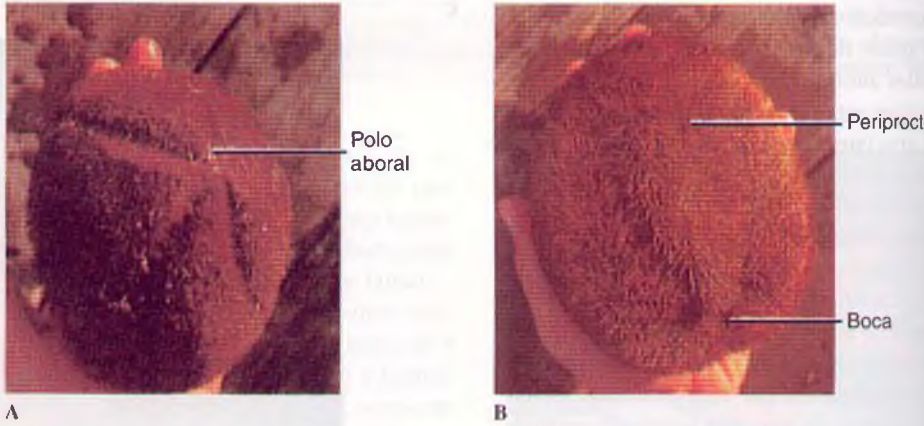


Figura 24-19

A, Estructura interna de un erizo de mar; el sistema vascular acuífero aparece sombreado. **B**, Detalle de una parte del endoesqueleto.

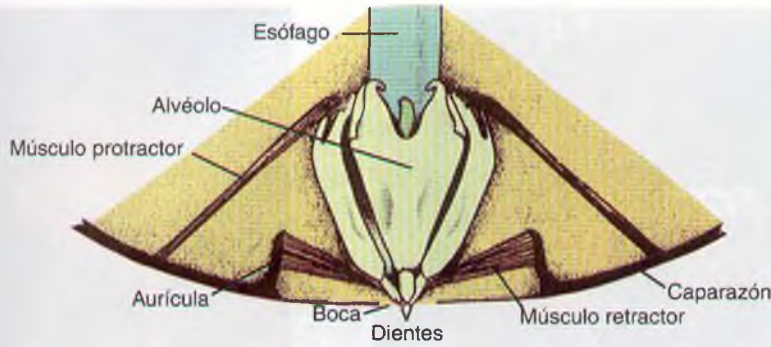


Figura 24-20

Linterna de Aristóteles, el complejo mecanismo utilizado por los erizos de mar para masticar su alimento. Los cinco pares de músculos retractores introducen la linterna en el interior del caparazón; cinco pares de músculos protractores empujan la linterna hacia abajo, exponiendo los dientes. Otros músculos producen diversos movimientos. Solamente los principales músculos y piezas esqueléticas están representados en el esquema.

nas se mueven por la acción de pequeños músculos que rodean su base.

Hay varios tipos de pedicelarios, de los que los más normales tienen tres valvas y se encuentran en el extremo de un largo pedúnculo (Figura 24-4D y E). Los pedicelarios ayudan a mantener el cuerpo limpio y a capturar organismos diminutos. En muchas especies, los pedicelarios poseen glándulas venenosas cuya toxina paraliza a las presas de pequeño tamaño.

La boca de los erizos regulares está rodeada por cinco dientes convergentes. En algunos erizos de mar hay unas branquias ramificadas (pies ambulacrales modificados) que rodean al peristoma. El ano, los poros genitales y el madreporito se encuentran en la cara aboral, en la región del periprocto (Figura 24-19). Los dólares de arena también tienen dientes, y su boca está localizada casi en el centro de la cara oral, pero el ano ha emigrado hasta el margen posterior o incluso al lado oral del disco, hasta tal punto que puede reconocerse un eje antero-posterior que marca una simetría bilateral. Esta simetría bilateral está aún más acentuada en los erizos acorazonados, con el ano (posterior) en la cara oral y la boca desplazada desde el polo oral hacia el extremo anterior (Figura 24-18).

En el interior del caparazón (Figura 24-19) se encuentra el tubo digestivo, arrollado, y un complejo aparato masticador (en los dólares de arena y erizos regulares) denominado **linterna de Aristóteles** (Figura 24-10), al que están unidos los dientes. Un largo **sifón** ciliado conecta el esófago con el intestino y evita el paso del agua por el estómago, lo que concentra

los alimentos para su digestión en el intestino. Los erizos de mar se alimentan de algas y otras sustancias orgánicas que van raspando con sus dientes. Los dólares de arena tienen unas espinas cortas y mazudadas con las que remueven la arena y las partículas orgánicas que tengan sobre su superficie aboral o bajo los laterales. Las partículas alimenticias caen entre las espinas y son transportadas por bandas ciliadas hacia la cara oral y hasta la boca.

Los sistemas hemal, perihemal y nervioso son básicamente similares a los de los asteroideos. Los surcos ambulacrales están cerrados y los canales radiales del aparato acuífero corren justo por debajo del caparazón uno en cada radio ambulacral (Figura 24-19). Los pies ambulacrales están provistos de ampollas en el interior del caparazón, cada una de las cuales comunica, generalmente, con su pie mediante dos canales que atraviesan los poros de la placa ambulacral; en consecuencia, los poros de las placas están dispuestos por parejas. Las branquias peristomiales, cuando existen, tienen una importancia reducida o nula en el intercambio respiratorio de gases, función que es desempeñada por ciertos pies ambulacrales. En los erizos irregulares, los pies respiratorios tienen paredes finas, lisas o lobuladas, y están dispuestos sobre la cara aboral en unos campos ambulacrales denominados **ambulacros petaloideos**. Los erizos irregulares también tienen unos pies cortos con ventosas, que salen por un solo poro en las áreas ambulacrales y, en ocasiones, en las interambulacrales, y cuya función es manipular y transportar el alimento.

Los sexos son separados y los óvulos y espermatozoides se vierten al mar para la fecundación, que es externa. Algunos, como sucede en ciertos erizos lápiz, incuban a sus jóvenes en depresiones entre las espinas. La larva **equinoplúteo** (Figura 24-10D) de los equinoideos no incubadores puede llevar una vida planctónica durante varios meses antes de sufrir una rápida metamorfosis para dar jóvenes erizos.

CLASE HOLOTUROIDEOS

En un filo caracterizado por sus representantes extraños, la clase Holoturoideos contiene animales que se encuentran, estructural y fisiológicamente, entre los más raros. Estos animales tienen un notable parecido con las hortalizas que les prestan su nombre común (Figura 24-21). Comparados con los otros equinodermos, las holoturias están considerablemente alargadas según el eje oral-aboral, y los osículos del esqueleto están muy reducidos en la mayoría, de forma que los animales presentan cuerpos blandos. Algunas especies reptan sobre el fondo marino, otras se refugian bajo las rocas y otras son excavadoras.

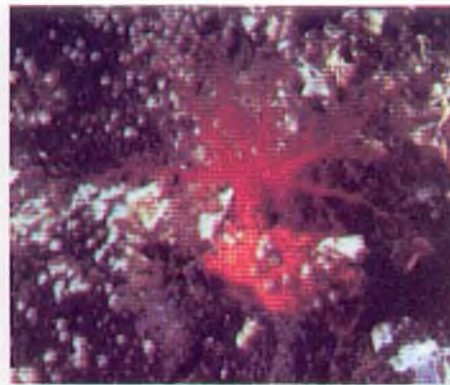
Algunas especies comunes a lo largo de las costas del este de los EEUU son *Cucumaria frondosa* (L. *cucumis*, pepino), *Sclerodactyla briareus* (G. *skleros*, duro + *daktylos*, dedo) (Figura 24-22), y *Leptosynapta* (G. *leptos*, delgado + *synapsis*, unión), traslúcida y excavadora. A lo largo de la costa del Pacífico se encuentran varias especies de *Cucumaria* (Figura 24-21C) y *Parastichopus* (G. *para*, al lado + *stichos*, línea o fila + *pous*, *podos*, pie) de color pardo rojizo (Figura 24-21A), con papilas muy largas.

FORMA Y FUNCIÓN

La pared del cuerpo es de consistencia correosa, con osículos diminutos embebidos en ella (Figura 24-23), aunque unas pocas especies tienen osículos grandes, que constituyen una armadura dérmica (Figura 24-21B). Las holoturias, debido a su cuerpo alargado, descansan de forma característica sobre uno de sus lados. En algunas especies, los pies ambulacrales locomotores están distribuidos por igual en las cinco áreas ambulacrales (Figura 24-21C) o por todo el cuerpo, pero la mayoría tiene pies solamente en aquellos



A



B



C

Figura 24-21

Pepinos de mar (clase Holoturoideos). **A.** Común a lo largo de las costas del Pacífico de Norteamérica, *Parastichopus californicus* crece hasta los 50 cm de longitud. Sus pies ambulacrales de la cara dorsal están reducidos a papilas y verrugas. **B.** En contraste con la mayoría de los cohombros de mar, los osículos superficiales de *Psolus chitonoides* se han desarrollado como una armadura. La superficie ventral es una suela plana y blanda, y la boca (rodeada por tentáculos) y el ano están girados hacia arriba. **C.** En todas las áreas ambulacrales de *Cucumaria miniata* se encuentran pies ambulacrales, pero están mejor desarrollados en su lado ventral, que se muestra aquí.

ambulacros que están normalmente en contacto con el sustrato (Figura 24-21A y B). Aparece por ello una simetría bilateral secundaria, si bien de distinto origen que la de los erizos irregulares. El lado que se aplica al sustrato tiene tres ambulacros, y se denomina planta o suela*; los pies ambulacrales de las áreas dorsales**, cuando existen, normalmente carecen de ventosas y pueden estar modificados como papilas sensoriales. En las formas excavadoras pueden faltar todos los pies ambulacrales, excepto los tentáculos orales.

Los tentáculos orales son de 10 a 30 pies ambulacrales retráctiles modificados que rodean la boca. La pared del cuerpo tiene músculos circulares y longitudinales a lo largo de los ambulacros.

La cavidad celomática es espaciosa, llena de líquido y con abundantes celomocitos. Dada la reducción de los osículos dérmicos, éstos no tienen ya función esquelética alguna, y es el fluido celomático el que actúa como esqueleto hidrostático.

El tubo digestivo desemboca en una **cloaca** muscularizada en el extremo posterior (Figura 24-22). Tienen un **árbol respiratorio** formado por dos largos tubos

ramificados, que también desembocan en la cloaca, la cual bombea el agua en su interior. Los árboles respiratorios sirven tanto para la respiración como para la excreción, y no se encuentran en ningún otro grupo de equinodermos actuales. También se produce intercambio gaseoso a través de la piel y de los pies ambulacrales.

El sistema hemal está mejor desarrollado en las holoturias que en los demás equinodermos. El aparato acuífero se caracteriza porque el madreporito se encuentra libre en el celoma.

Los sexos son separados, aunque algunas holoturias son hermafroditas. Entre los

equinodermos, solamente las holoturias tienen una gónada única, lo que se considera como un carácter primitivo. La gónada tiene generalmente la forma de uno o dos penachos de túbulos que se reúnen en un gonoducto. La fecundación es externa, y la larva, de vida libre, se denomina **auricularia** (Figura 24-10E). Algunas especies incuban a la prole tanto dentro del cuerpo como, en ocasiones, en su superficie.

BIOLOGÍA

Los pepinos de mar son poco activos, y se mueven en parte mediante sus pies

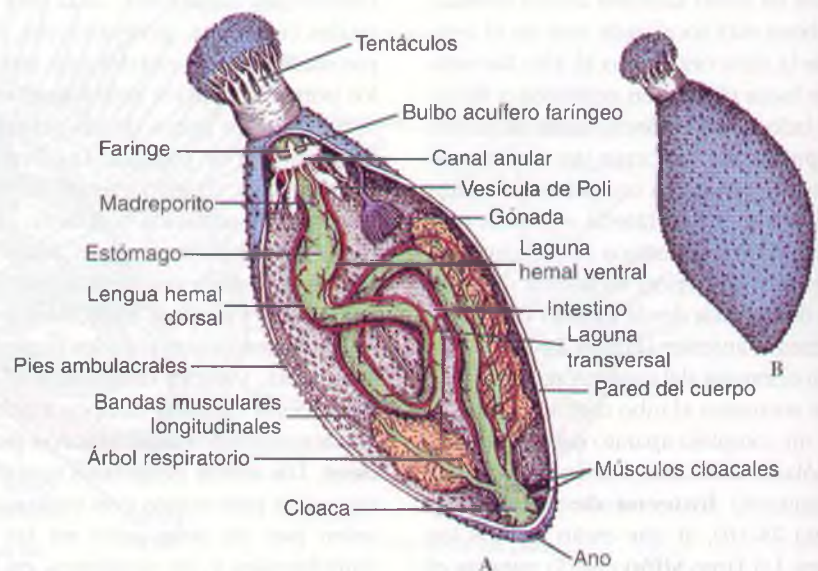
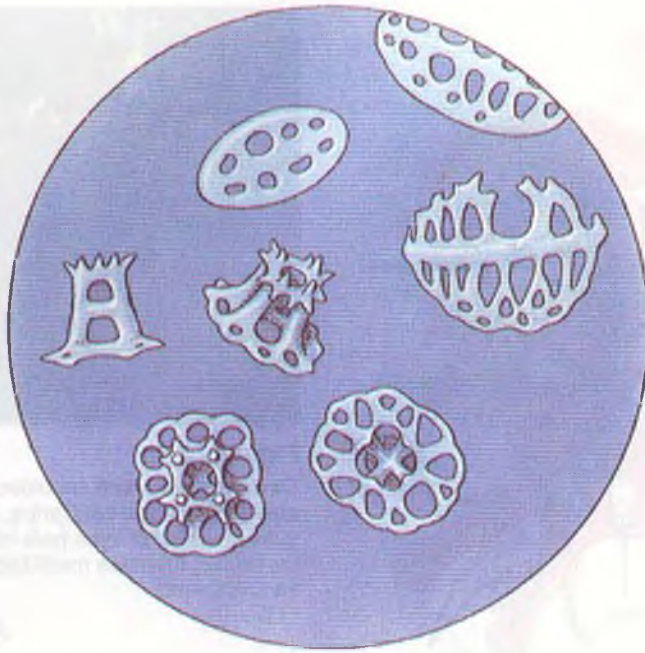


Figura 24-22

Anatomía de la holoturia *Sclerodactyla*. **A.** Interna. **B.** Externa. El sistema hemal, en rojo.

* N. del T. Clásicamente, este grupo de tres ambulacros se ha denominado *trivio*, mientras que los dos ambulacros restantes constituyen el *bivio*.

** N. del T. Se ha respetado aquí el término «dorsal» tal como aparece en el original inglés. No obstante, este término es parte de la nomenclatura de los sistemas de simetría bilateral, en los que se definen lados dorsal, ventral anterior, posterior, izquierdo y derecho, y no debería aplicarse a animales con simetría radial, como los cnidarios y los equinodermos.


Figura 24-23

Los osículos de las holoturias son generalmente diminutos y están embutidos en la dermis coriácea. Pueden aislarse del tejido mediante soluciones cáusticas, y son caracteres taxonómicos importantes. Los osículos de la ilustración, llamados mesetas, botones y placas, son del pepino de mar *Holothuria difficilis*. Ponen de manifiesto la estructura en malla (estereoma) de los osículos de todos los equinodermos en algún momento de su desarrollo ($\times 250$).

ambulacrales y en parte por ondas de contracción de la musculatura de la pared del cuerpo. Las especies más sedentarias capturan las partículas alimenticias en suspensión con el moco de sus tentáculos orales extendidos, o recogen las partículas de los alrededores. Entonces recogen los tentáculos en la faringe, uno por uno,

succionando las sustancias alimenticias (Figura 24-24A). Otras especies se arrastran por el fondo, recogiendo los alimentos con sus tentáculos (Figura 24-24B).

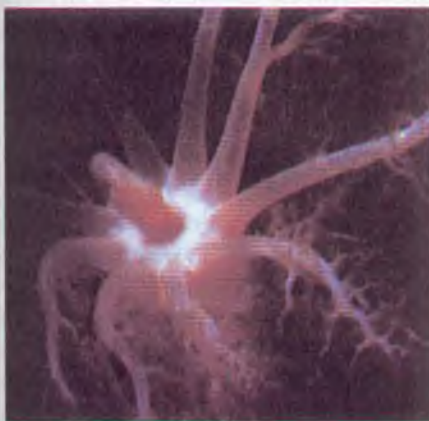
Las holoturias tienen un notable poder de automutilación, que en realidad es un mecanismo de defensa. Cuan-

do se irritan, algunas pueden expulsar al exterior parte de sus vísceras mediante una violenta contracción muscular que puede llegar a romper la pared del cuerpo o sacar su contenido por el ano. Las partes perdidas se regeneran rápidamente. Ciertas especies tienen órganos de Cuvier (o túbulos de Cuvier) en la región posterior de árbol respiratorio, que pueden expulsarse en dirección al enemigo (Figura 24-24C). Estos túbulos pueden ser largos y pegajosos una vez expulsados, y en ocasiones contienen toxinas.

Existe una interesante relación de comensalismo entre algunas holoturias y un pequeño pez, *Carapus*, que utiliza la cloaca y el árbol respiratorio de la holoturia como refugio.

CLASE CRINOIDEOS

Los crinoideos comprenden a los lirios de mar y las comátulas, y poseen varios caracteres primitivos. Como muestra el registro fósil, fueron alguna vez mucho más abundantes que en la actualidad. Difieren del resto de los equinodermos en que permanecen una parte sustancial de sus vidas adheridos al sustrato. Los lirios de mar tienen un cuerpo en forma de flor, situado en el extremo de un pedúnculo de fijación (Figura 24-25). Las comátulas tienen brazos largos muy ramificados y los adultos son de vida libre, aunque pueden permanecer en un mismo emplazamiento durante mucho tiempo. Durante la metamorfosis, las



A



B



C

Figura 24-24

A, *Eupentacta quinquesemita* extiende sus tentáculos para recoger materia particulada del agua; después introduce las partículas en la boca una a una y las limpia de alimento. B, Tentáculos en forma de escoba de *Parastichopus californicus*, que utiliza para alimentarse de depósitos del fondo. C, *Bohadschia argus* expulsando sus órganos de Cuvier, partes modificadas de su árbol respiratorio, cuando es molestada. Estas hebras pegajosas, que contienen una toxina, desaniman a los potenciales predadores.

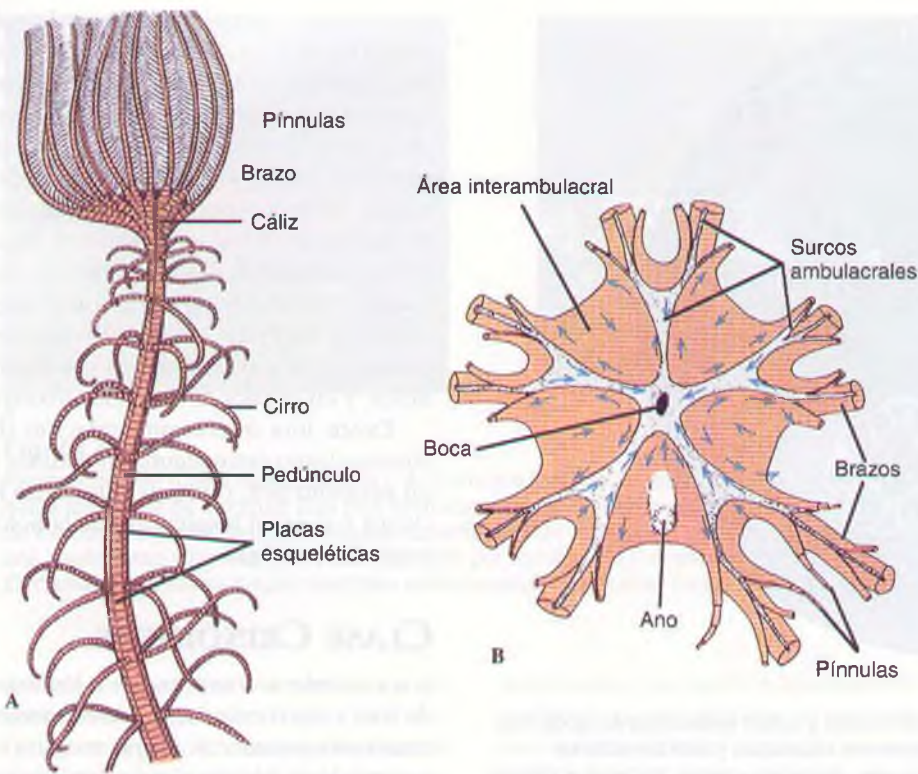


Figura 24-25
Estructura de los crinoideos. **A**, Lirio de mar (crinoideo pedunculado) con parte del pedúnculo. Los pedúnculos de los crinoideos actuales raramente exceden de 60 cm, pero hay formas fósiles que llegaban a los 20 m de largo. **B**, Vista oral del cáliz del crinoideo *Antedon*, que muestra la dirección de las corrientes ciliares de alimentación. Los surcos ambulacrales con podios se extienden desde la boca a lo largo de los brazos y las pínnulas ramificadas. Las partículas de alimento que tocan los podios son depositadas en los surcos ambulacrales y transportadas, envueltas en moco por fuertes corrientes ciliares hacia la boca. Las partículas que caen en áreas interambulacrales son transportadas por cilios primero hacia la boca, después hacia fuera y por último arrojadas por el borde, lo que mantiene limpio el disco oral.

comátulas son sésiles y pedunculadas, pero tras varios meses se sueltan y quedan libres. Muchos crinoideos son animales de aguas profundas, pero las comátulas pueden vivir en aguas someras, especialmente en el Indo-Pacífico y en el Caribe, donde se encuentra el mayor número de especies.

FORMA Y FUNCIÓN

El disco corporal, o **cáliz**, está cubierto por una piel coriácea (**tegmen**), que contiene placas calcáreas, mientras que la epidermis está poco desarrollada. Poseen cinco brazos flexibles que se ramifican en muchos otros, cada uno de ellos con numerosas **pínnulas** laterales, dispuestas como las barbas de una pluma (Figura 24-25). El conjunto de cáliz y brazos se denomina **corona**. Las formas sésiles tienen un largo **pedúnculo** articulado unido a la cara aboral del cuerpo. Este

pedúnculo está formado por placas articuladas entre sí, y puede llevar **cirros**. Carecen de madreporito, espinas y pedicelarios.

El lado superior (oral) lleva la boca, que se continúa por un esófago corto, del cual a su vez sale aboralmente un largo intestino con divertículos. El intestino da una vuelta completa hasta desembocar en el **ano**, que puede encontrarse sobre una chimenea anal cónica (Figura 24-25B). Los crinoideos se alimentan de pequeños organismos que capturan en los surcos ambulacrales con la ayuda de los pies ambulacrales y trampas de moco. Los **surcos ambulacrales** son abiertos y ciliados, y sirven para transportar los alimentos hasta la boca (Figura 24-25B). En los surcos también se encuentran los pies ambulacrales, con forma de tentáculos.

El aparato acuífero es el típico de los equinodermos. El sistema nervioso está formado por un anillo oral y un nervio



Figura 24-26
Davidaster spp. son crinoideos de los arrecifes de coral del Caribe. Extienden sus brazos en el agua para captar partículas, mientras mantienen el cuerpo en una grieta.

radial hacia cada uno de los brazos. El sistema aboral o profundo (entoneural) está más desarrollado en los crinoideos que en el resto de los equinodermos, pero los órganos de los sentidos son escasos y primitivos.

Los sexos son separados. Las gónadas son simples masas de células en la cavidad genital de los brazos y en las pínnulas. No existen conductos de salida al exterior, por lo que los gametos son expulsados por ruptura de la pared de las pínnulas. Se sabe que algunas formas son incubadoras. Las larvas **doliolarias** (Figura 24-10F) nadan libremente durante algún tiempo antes de fijarse y sufrir la metamorfosis. La mayoría de los crinoideos actuales tienen de 15 a 30 cm de longitud, pero algunas especies fósiles tenían pedúnculos de hasta 20 m de largo.

CLASE CONCENTRICICLOIDEOS

Unos extraños animales en forma de disco y de pequeño tamaño (menos de 1 cm de diámetro) (Figura 24-27) se descubrieron hace relativamente poco a más de 1000 m de profundidad en aguas de Nueva Zelanda. También conocidos como margaritas de mar, se trata de la clase de equinodermos más recientemente descrita (1986), de la que hasta ahora solamente se conocen dos especies. Son de simetría pentarradial, pero no poseen brazos. Sus pies ambulacrales están situados alrededor de la periferia

del disco, y no en áreas ambulacrales, como en el resto de los equinodermos. Su sistema acuífero tiene dos canales anulares concéntricos; el más externo podría corresponder a los canales radiales, ya que de él salen los podios. Un hidroporo, homólogo del madreporito, conecta el canal anular interno con la superficie aboral. Una de las especies no tiene tubo digestivo; su superficie oral está cubierta por un **velo** membranoso, mediante el cual aparentemente absorben nutrientes. La otra especie tiene un pequeño estómago sacciforme, pero carece de intestino y de ano.

FILOGENIA Y RADIACIÓN ADAPTATIVA

FILOGENIA

A pesar de la existencia de un extenso registro fósil, hay numerosas hipótesis contrapuestas acerca de la filogenia de los equinodermos. Basándonos en la evidencia embriológica de las larvas bilaterales, no puede haber la menor duda de que los antecesores fueron bilaterales, y que su celoma tenía tres pares de cavidades (trimetamérico). Algunos investigadores han apoyado la idea de que la simetría radial surge en un equinodermo ancestral de vida libre, y que los grupos sésiles han derivado varias veces, e independientemente, de antecesores móviles. Sin embargo, este punto de vista no tiene en cuenta el significado adaptativo de la simetría radial, como adaptación a la vida sésil. La opinión más tradicional es que los primeros equinodermos fueron sésiles, se hicieron radiales para adaptarse a este tipo de vida y posteriormente dieron lugar a los grupos móviles o libres. La Figura 24-29 está de acuerdo con esta argumentación. Considera la evolución de las placas endoesqueléticas, con estructura de estereomas, y de los surcos ciliados externos para la alimentación como desarrollados tempranamente por los equinodermos (o por pre-equinodermos). El grupo extinto Carpoideos (Figuras 24-28A, 24-29) tenía osículos con estereomas, pero no poseía simetría radial, y el desarrollo de su sistema acuífero, si es que lo tuvieron, se desconoce. Algunos autores consideran a los carpoideos como un subfilo de equinodermos independiente (Homalochoos), mientras otros

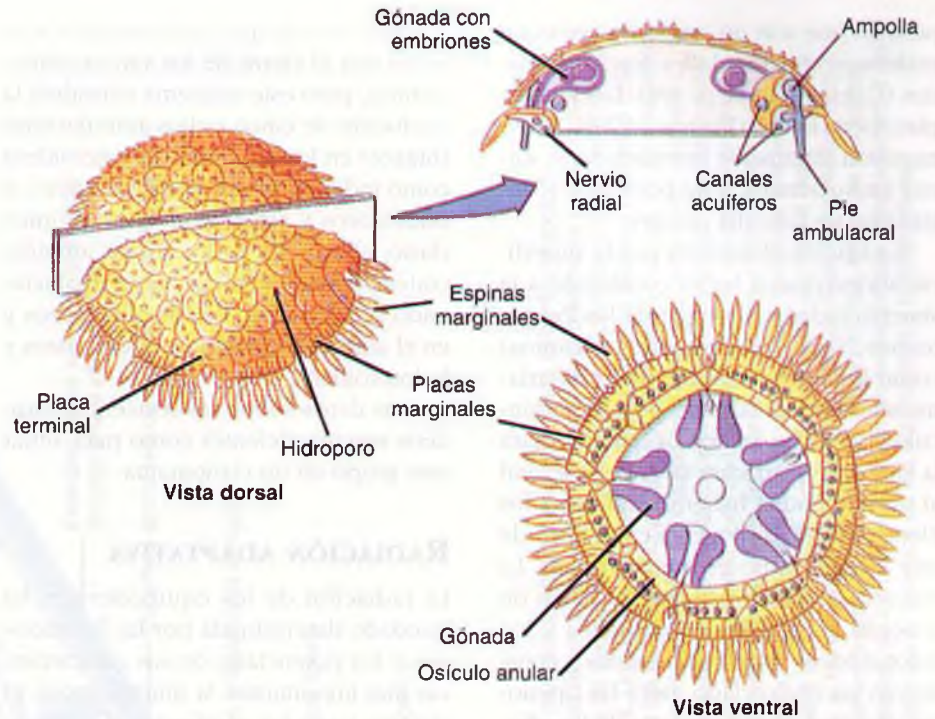


Figura 24-27

Xyloplax sp. (clase Concentricicloideos), extraños equinodermos de pequeño tamaño y con forma de disco. Al tener los podios alrededor del margen, son los únicos equinodermos que no los tienen distribuidos en áreas ambulacrales.

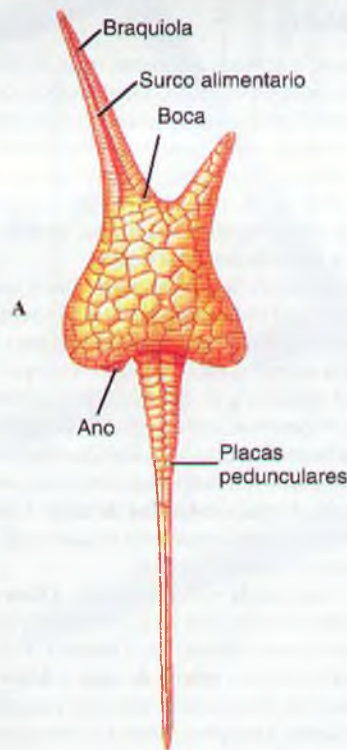


Figura 24-28

A. *Dendrocystites*, un carpoideo (subfilo Homalochoos) con una braquiola. Las braquiolas se llaman así para distinguirlas de los brazos, mucho más robustos, de asteroideos, ofiuroideos y crinoideos. Este grupo poseyó algunos caracteres interpretados como pertenecientes a los cordados. Algunos investigadores les han denominado Calcicordados (p. 490).
B. *Helicoplacus*, un helicoplacidoide, tenía tres áreas ambulacrales y, aparentemente, un sistema vascular acuífero. Representa un grupo hermano de los equinodermos actuales.

piensan que son un grupo de pre-equinodermos con afinidades con los cordados (Calcicordados, p. 490). Los Helicoplacoides fósiles (Figuras 24-28B, 24-29) muestran claramente tres verdaderos surcos ambulacrales, y su boca se encontraba en un lado del cuerpo.

La fijación al sustrato por la superficie aboral podría haber conducido a la simetría radial y al origen de los Pelmatozoos. Tanto los Cistoideos (extintos) como los Crinoideos estaban primariamente unidos al sustrato por un pedúnculo aboral. Un antecesor que adoptara la vida libre y aplicara su superficie oral al sustrato podría haber dado lugar a los Eleuterozoos. La filogenia en el seno de este último grupo es controvertida. La mayoría de los investigadores están de acuerdo en que los equinoideos y los holoturoideos están relacionados y constituyen un único clado, pero las opiniones divergen cuando se trata de los ofiuroideos y los asteroideos. La Figura 24-29

ilustra la idea de que los ofiuroideos aparecen tras el cierre de los surcos ambulacrales, pero este esquema considera la evolución de cinco radios ambulacrales (brazos) en los ofiuroideos y asteroideos como independiente. Por el contrario, si ofiuroideos y asteroideos son un único clado, el carácter de los surcos ambulacrales cerrados debería haber evolucionado por separado en los ofiuroideos y en el antecesor común de equinoideos y holoturoideos.

Los datos sobre los concentricicloideos son insuficientes como para situar este grupo en un cladograma.

RADIACIÓN ADAPTATIVA

La radiación de los equinodermos ha quedado determinada por las limitaciones y los potenciales de sus características más importantes: la simetría radial, el sistema vascular acuífero y el endoesqueleto dérmico. Si sus antecesores tuvie-

ron un cerebro y órganos sensoriales especializados, se perdieron con la adopción de la simetría radial. Por ello no es sorprendente que sea tan grande el número de formas bentónicas reptantes, filtradoras, detritívoras, carroñeras y herbívoras, y en cambio son muy pocos los depredadores y muy raras las formas pelágicas. De acuerdo con esto, el relativo éxito de los asteroideos como depredadores es impresionante, y probablemente pueda atribuirse al avanzado grado de explotación del mecanismo hidráulico de los pies ambulacrales.

El plan corporal básico de los equinodermos ha limitado en gran medida sus oportunidades evolutivas para parasitar a otros animales. De hecho, los equinodermos más móviles, los ofiuroideos, que son también los más capacitados para introducir su cuerpo en espacios pequeños, son los únicos con un número relativamente grande de especies comensales.

CLASIFICACIÓN DEL FILO EQUINODERMOS

Existen unas 6000 especies actuales de equinodermos, y aproximadamente otras 20 000 extintas o fósiles. La clasificación tradicional agrupaba todas las formas de vida libre con la cara oral hacia abajo en el subfilo Eleuterozoos, que contenía la mayoría de las especies actuales. El otro subfilo, los Pelmatozoos, integraba fundamentalmente formas pedunculadas con la cara oral hacia arriba; la mayor parte de las especies extintas y los Crinoideos actuales pertenecen a este grupo. Aunque otros esquemas alternativos tienen defensores, el análisis cladista pone en evidencia que los dos subfilos tradicionales son clados monofiléticos*. La siguiente clasificación incluye solamente grupos con miembros actuales.

Subfilo Pelmatozoos (G. *pelmatos*, pedúnculo + *zoon*, animal). Cuerpo en forma de copa o cáliz, sujeto mediante un pedúnculo aboral durante parte o toda su vida; superficie oral dirigida hacia arriba; surcos ambulacrales abiertos; madreporito ausente; boca y ano en la superficie oral; varias clases fósiles y los crinoideos actuales.

Clase Crinoideos (G. *krinon*, lirio + *eidos*, forma): **lirios de mar**. Cinco brazos ramificados en su base y provistos de pinnulas; surcos ambulacrales ciliados en la superficie oral con pies ambulacrales tentaculares para la captación de alimento; carecen de espinas, madreporito y pedicelarios. Ejemplos: *Antedon*, *Davidaster* (Figura 24-26).

Subfilo Eleuterozoos (G. *eleutheros*, libre, no sujeto + *zoon*, animal). Cuerpo estrellado, discoidal, globular o alopeinado; superficie oral dirigida hacia el sustrato o eje oral-aboral paralelo a él; cuerpo con o sin brazos; surcos ambulacrales abiertos o cerrados.

Clase Concentricicloideos (L. *cum*, con + *centrum*, concéntrico + G. *kyklos*, círculo + *eidos*, forma): **margaritas de mar**. Cuerpo discoidal, con espinas marginales pero sin brazos; placas esqueléticas dispuestas concéntricamente; anillo de podios sin ventosas cerca del borde del cuerpo; con hidroporo; con o sin tubo digestivo y sin ano. Ejemplo: *Xyloplax* (Figura 24-27).

Clase Asteroideos (G. *Aster*, estrella + *eidos*, forma): **estrellas de mar**. Cuerpo estrellado, sin límites claros entre los brazos y el cuerpo; surcos ambulacrales abiertos, con pies ambulacrales en el lado oral, a menudo provistos de ventosas; ano y madreporito aborales; con pedicelarios. Ejemplos: *Asterias*, *Pisaster* (p. 454).

Clase Ofiuroideos (G. *Ophis*, serpiente + *oura*, cola + *eidos*, forma): **Ofiuras**. Cuerpo estrellado, con los límites entre el cuerpo y los brazos claramente marcados; surcos ambulacrales cerrados, cubiertos por oscículos; pies ambulacrales sin ventosas, que no utilizan para la locomoción; sin pedicelarios ni ano. Ejemplos: *Ophiura* (Figura 24-11A), *Gorgonocephalus* (Figura 24-14B).

Clase Equinoideos (G. *echinos*, erizo + *eidos*, forma): **erizos de mar y dólares de arena**. Cuerpo discoidal o más o menos globular, sin brazos; esqueleto compacto o caparazón, con placas estrechamente yuxtapuestas; espinas móviles, surcos ambulacrales cerrados; pies ambulacrales con ventosas; con pedicelarios. Ejemplos: *Arbacia*, *Strongylocentrotus* (Figura 24-15), *Lytechinus*, *Mellita*.

Clase Holoturoideos (G. *holothurion*, cohombro de mar + *eidos*, forma): **pepinos de mar**. Forma alopeinada, sin brazos, sin espinas, oscículos microscópicos embutidos en la gruesa pared muscular; con ano; surcos ambulacrales cerrados; pies ambulacrales con ventosas; tentáculos circumorales (pies ambulacrales modificados); sin pedicelarios; madreporito interno. Ejemplos: *Sclerodactyla*, *Parastichopus*, *Cucumaria* (Figura 24-21C).

* Brusca, R. C., and G. J. Brusca, 1990. Invertebrates. Sunderland, Massachusetts, Sinauer Associates; Meglitsch, P. A., and F. R. Schram, 1991. Invertebrate zoology, ed. 3. New York, Oxford University Press; Paul, C. R. S., y A. B. Smith, 1984. Biol. Rev. 59:443-481.

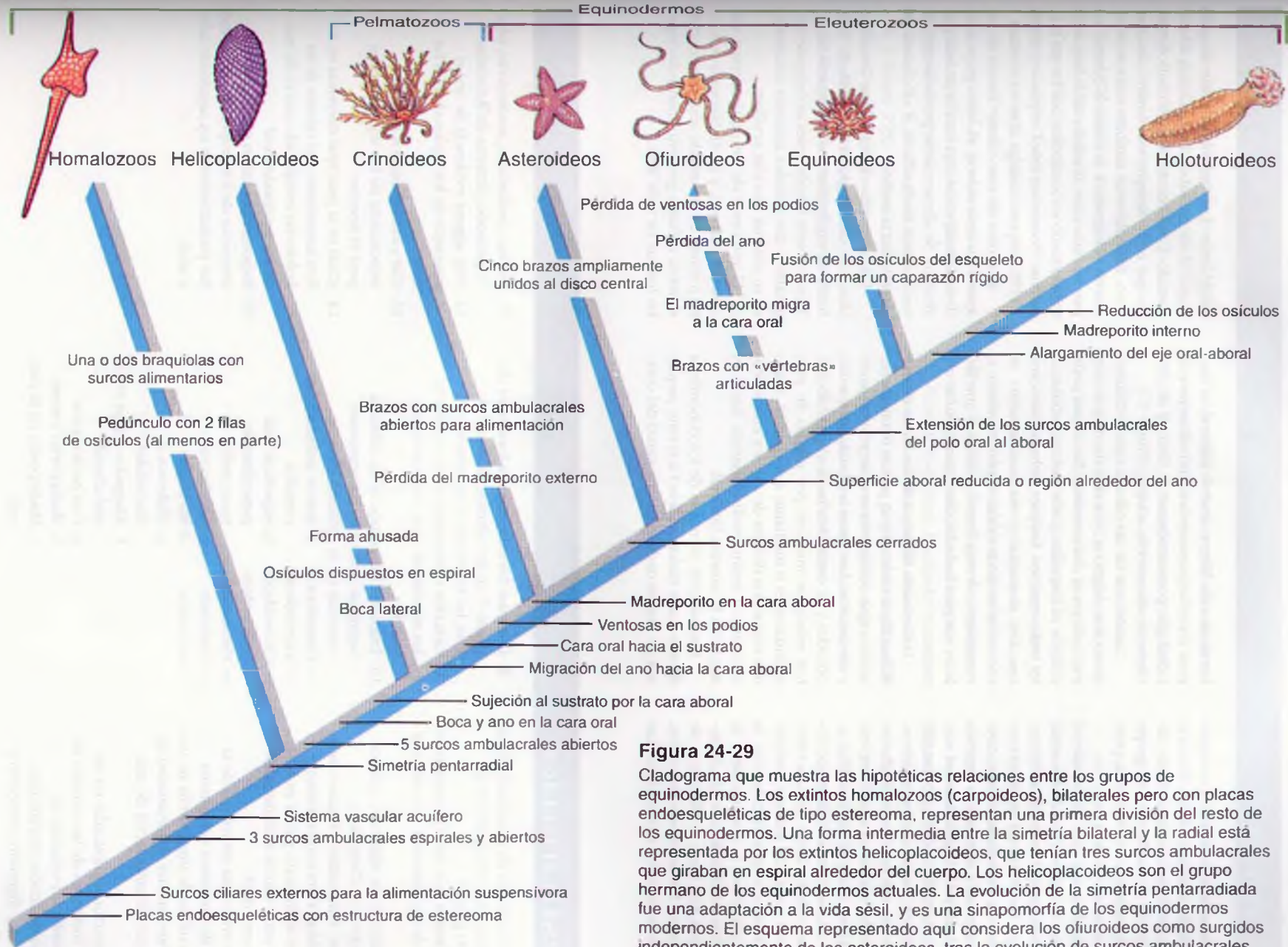


Figura 24-29

Cladograma que muestra las hipotéticas relaciones entre los grupos de equinodermos. Los extintos homalozoos (carpoideos), bilaterales pero con placas endoesqueléticas de tipo estereoma, representan una primera división del resto de los equinodermos. Una forma intermedia entre la simetría bilateral y la radial está representada por los extintos helicoplacoideos, que tenían tres surcos ambulacrales que giraban en espiral alrededor del cuerpo. Los helicoplacoideos son el grupo hermano de los equinodermos actuales. La evolución de la simetría pentarradial fue una adaptación a la vida sésil, y es una sinapomorfia de los equinodermos modernos. El esquema representado aquí considera los ofiuroideos como surgidos independientemente de los asteroideos, tras la evolución de surcos ambulacrales cerrados, con lo que la presencia de cinco brazos tendría un origen independiente. Alternativamente, si los asteroideos y ofiuroideos son un clado monofilético, lo que significa que los cinco brazos son un carácter sinapomórfico, entonces los surcos ambulacrales cerrados de los ofiuroideos habrían evolucionado separadamente del mismo carácter, tal y como aparece en los equinoideos y holoturoideos.

Resumen

El filo Equinodermos muestra las características del grupo de los Deuteróstomos del reino animal. Son un grupo marino importante claramente discernible de cualquier otro grupo de animales. Presentan simetría radial, pero derivan de antecesores bilaterales.

Las estrellas de mar (clase Asteroideos) pueden utilizarse como ejemplo de los equinodermos. Generalmente tienen cinco brazos, que emergen gradualmente de un disco central. Como el resto de los equinodermos, carecen de cabeza y poseen muy pocos órganos sensoriales. La boca está dirigida hacia el sustrato. Tienen osículos dérmicos, pápulas respiratorias y surcos ambulacrales abiertos. Muchas estrellas de mar poseen pedicelarios. Su aparato vascular acuífero es un complejo sistema hidráulico, derivado embriológicamente de uno de los compartimientos celomáticos. A lo largo de las áreas ambulacrales, las ramificaciones (pies) del sistema ambulacral son importantes para la locomoción, la captación del alimento, la respiración y la excreción. Muchas estrellas de mar son depredadoras, mientras que otras se alimentan de pequeñas partículas. Los sexos son separados, y los sistemas reproductores muy simples. Las

larvas, de vida libre y simetría bilateral, se fijan para transformarse en un individuo juvenil radial que posteriormente se libera y se convierte en una estrella adulta y libre.

Los brazos de las ofiuras (clase Ofiuroideos) son delgados, y tienen un origen muy marcado en el disco central. No tienen pedicelarios ni ampollas, y sus surcos ambulacrales están cerrados. Sus pies ambulacrales carecen de ventosas, y su madreporito se encuentra en la cara oral. Reptan mediante el movimiento de sus brazos, mientras que utilizan sus pies ambulacrales para capturar alimento.

Los osículos dérmicos de los erizos de mar (Clase Equinoideos) son placas íntimamente unidas, que configuran un cuerpo compacto y sin brazos. Las áreas ambulacrales están cerradas y se extienden hacia el polo aboral. Los erizos se mueven por medio de pies ambulacrales o mediante sus espinas. Algunos erizos (los dólares de arena y erizos acorazonados) están evolucionando hacia el regreso a la simetría bilateral.

Los osículos dérmicos de los cohombres de mar (clase Holoturoideos) son muy pequeños, lo que se traduce en una pared del cuer-

po blanda. Las holoturias están alargadas según el eje oral-aboral y descansan sobre un costado. Como ciertas áreas ambulacrales son las que están siempre en contacto con el sustrato, las holoturias también están evolutivamente volviendo a la simetría bilateral. Los pies ambulacrales alrededor de la boca se han transformado en tentáculos, con los que se alimentan. Poseen un árbol respiratorio interno, y el madreporito cuelga libre en el celoma.

Los lirios de mar (clase Crinoideos) son, aparte los asteroideos, el único grupo actual de equinodermos con surcos ambulacrales abiertos. Se alimentan de partículas mediante mecanismos mucociliares, y su cara oral está dirigida hacia arriba.

Las margaritas de mar (clase Concentricicloideos) son un grupo recientemente descubierto de equinodermos de pequeño tamaño. Tienen forma circular, pies ambulacrales marginales y dos canales anulares concéntricos en su sistema vascular acuífero.

El antecesor de los equinodermos tenía simetría bilateral, y probablemente evolucionó a través de un estado sésil que desarrolló simetría radial y posteriormente dio lugar a las formas de vida libre.

Cuestionario

- ¿Cuál es el conjunto de caracteres de los equinodermos que no aparecen en ningún otro grupo?
- ¿Cómo sabemos que los equinodermos derivaron de un antecesor con simetría bilateral?
- Distinga entre si los siguientes grupos de equinodermos: Crinoideos, Asteroideos, Ofiuroideos, Equinoideos, Holoturoideos, Concentricicloideos.
- ¿Qué es un ambulacro, y cuál es la diferencia entre surcos ambulacrales abiertos y cerrados?
- Señale, en una copia sin rotular de la Figura 24-3B, las partes del sistema vascular acuífero de una estrella de mar.
- Explique brevemente el mecanismo de acción de un pie ambulacral de una estrella.
- Cite las estructuras implicadas en las siguientes funciones de las estrellas de mar, y describa brevemente su mecanismo de acción: respiración, alimentación y digestión, excreción y reproducción.
- Compare las estructuras y funciones del punto 7 en las ofiuras, los erizos de mar, las holoturias y los crinoideos.
- Describa brevemente el desarrollo de las estrellas de mar, metamorfosis incluida.
- Empareje los grupos de la columna izquierda con *todas* las respuestas correctas de la columna derecha.

— Crinoideos	a. Surcos ambulacrales
— Asteroideos	b. Cerrados
— Ofiuroideos	c. Superficie oral
— Equinoideos	d. generalmente
— Holoturoideos	e. hacia arriba
— Concentricicloideos	f. Con brazos
	g. Sin brazos
	h. Globosos o discoidales
	i. Alargados según el eje oral-aboral
	j. Con pedicelarios
	k. Madreporito interno
	l. Madreporito en la cara oral
- Defina: pedicelario, madreporito, árbol respiratorio, linterna de Aristóteles.
- ¿Hay alguna evidencia de que el antecesor de los equinodermos fue sésil?
- Cite cuatro ejemplos de la importancia de los equinodermos para el hombre.
- ¿Cuál es la principal diferencia en el funcionamiento del celoma de las holoturias comparado con el del resto de los equinodermos?
- Exponga una razón por la que el antecesor de los grupos de eleuterozoos fue probablemente un organismo radial y sésil.

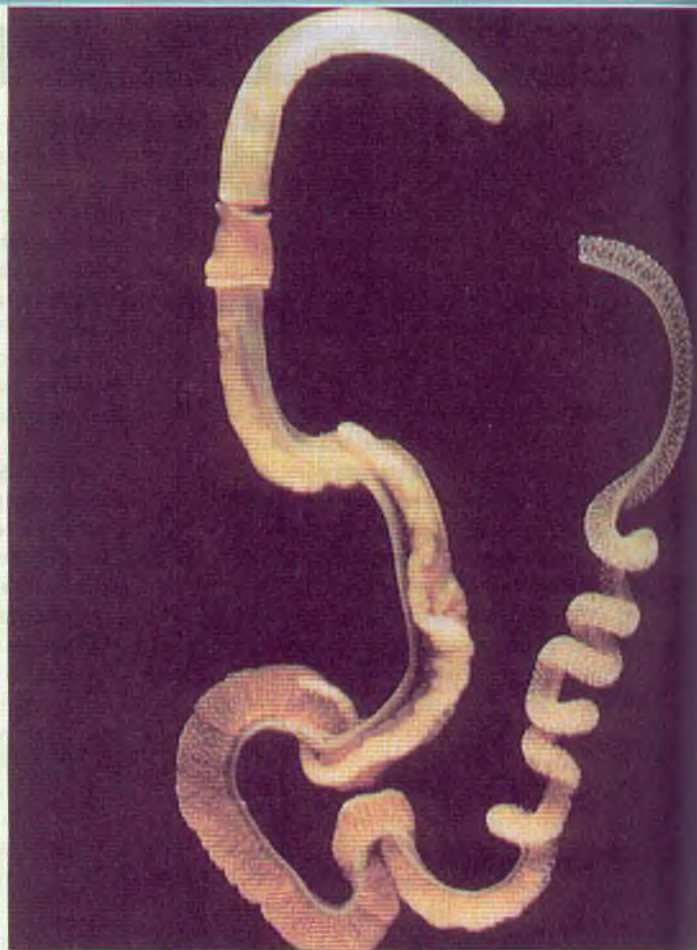
Bibliografía

- Véanse también la Bibliografía general de la Parte III, p. 631.
- Baker, A. N., F. W. E. Rowe, and H. E. S. Clark. 1986. A new class of Echinodermata from New Zealand. *Nature* **321**:862-864. *Descripción de la extraña clase de los Concentricicloideos.*
- Markeland, C. 1989. The Faustian traits of the crown-of-thorns starfish. *Am. Sci.* **77**: 154-163. *El rápido crecimiento en los primeros años de la vida de Acanthaster planci significa la posterior pérdida de integridad corporal.*
- Davidson, E. H., B. R. Hough-Evans, and R. J. Britten. 1982. Molecular biology of the sea urchin embryo. *Science* **217**: 17-26. *Muchos conocimientos fundamentales acerca de los procesos embriológicos han surgido de estudios sobre los erizos de mar.*
- Fell, H. B. 1982. Echinodermata. In Parker, S.P. (ed). *Synopsis and classification of living organisms*, vol. 2. New York, McGraw-Hill Book Co. *Presenta una clasificación alternativa, que no reconoce los Pelmatozoos ni los Eleuterozoos, y coloca los Asteroideos y Ofiuroideos como subclases de la clase Estelleroideos, subfilo Asterozoos.*
- Gilbert, S. F. 1994. *Developmental biology*, ed. 4. Sunderland, Massachusetts, Sinauer Associates. *Cualquier texto moderno de biología del desarrollo, como lo es éste, proporciona multitud de ejemplos de la contribución de los equinodermos a nuestro conocimiento del desarrollo embrionario.*
- Hughes, T. P. 1994. Catastrophes, phase shifts and large-scale degradation of a Caribbean coral reef. *Science* **265**: 1547-1551. *Describe la secuencia de sucesos, incluida la desaparición de los erizos de mar, en la destrucción de los arrecifes coralinos de Jamaica.*
- Lawrence, J. 1989. *A functional biology of Echinoderms*. Baltimore, The Johns Hopkins Press. *Buena investigación sobre la biología de los equinodermos, con énfasis sobre la alimentación, mantenimiento y reproducción.*
- Moran, P. J. 1990. *Acanthaster planci* (L.): biographical data. *Coral Reefs* **9**:95-96. *Presenta un resumen de datos biológicos esenciales sobre A. planci. Todo el número de Coral Reefs está dedicado a esta especie.*

25

Quetognatos y hemicordados

Filo Quetognatos
Filo Hemicordados



Casi cordados

A mediados del siglo pasado, cuando el interés por el origen de los cordados alcanzaba su punto álgido, un grupo de invertebrados marinos vermiformes y sin relaciones conocidas comenzó a atraer la atención por sus caracteres de tipo cordado. En 1885, W. Bateson los denominó hemicordados, y arguyó convincentemente en favor de su inclusión dentro del filo Cordados. Bateson se basó en ciertas estructuras que pensó eran homólogas de otras semejantes de los cordados: un cordón nervioso dorsal, hendiduras branquiales y, lo más importante, una evaginación sacciforme de la región bucal que interpretó como una notocorda. La notocorda, una estructura de soporte en forma de varilla situada dorsalmente con respecto al tubo digestivo en los primeros estados del desarrollo de todos los cordados, es un carácter clave del filo Cordados. Si los hemicordados poseyeran una notocorda (incluso media notocorda) deberían ser considerados cordados.

Lamentablemente, la estructura que Bateson interpretó como notocorda ni se parece a una notocorda ni se desarrolla como tal. Este y otros problemas, derivados de la admisión de los hemicordados en el club de los cordados, se pusieron de manifiesto en la década de los treinta, pero para entonces la idea ya se había establecido firmemente en los libros de texto. Algunos zoólogos y ciertos manuales continuaron asignando por inercia a los hemicordados la categoría de subfilo dentro del filo Cordados durante más de 25 años. Actualmente, la mayoría de los zoólogos coinciden en afirmar que los hemicordados deben ser considerados como un filo independiente de deuteróstomos «menores». Sin embargo, el nombre que Bateson les dio, Hemichordata, ha sobrevivido, y curiosamente, es bastante apropiado para un grupo de animales que, aunque carecen de notocorda, comparten ciertos rasgos con los vertebrados cordados. Como probable grupo hermano de éstos, los hemicordados son, de hecho, medio (o en parte) cordados. ■

Los deuterostomos incluyen, junto con los equinodermos y los lofoforados, otros tres filos: Quetognatos, Hemicordados y Cordados. Dos subfilos de los Cordados —Urocordados y Cefalocordados— son también grupos de invertebrados. El filo Quetognatos se ha incluido tradicionalmente entre los deuterostomos, pero hay pruebas moleculares recientes que no apoyan esta relación*. Sin embargo, los quetognatos presentan diversos caracteres deuterostomos, y por el momento seguiremos incluyéndolos en este capítulo. Estos filos presentan un desarrollo del celoma de tipo enterocélico y algunas formas de segmentación radial.

FILO QUETOGNATOS

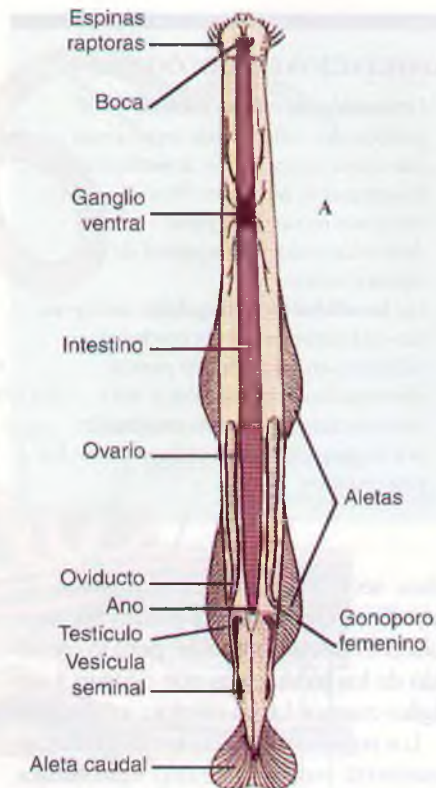
El nombre común de los quetognatos es gusanos flecha. Son animales marinos, muy especializados para la vida planctónica. Sus relaciones con otros grupos no están claras, pero los rasgos de su embriología establecen afinidades con los deuterostomos.

El nombre quetognatos (*G. chaite*, queta + *gnathos*, mandíbula) hace referencia a las cerdas falciformes de ambos lados de la boca. No es un grupo numeroso, ya que sólo se conocen unas 65 especies. Su cuerpo es pequeño y delgado, parecido a un torpedo en miniatura o a un dardo, con 2.5 a 10 cm de longitud.

Los quetognatos están adaptados a la vida planctónica, a excepción de *Spadella* (*G. spadix*, hoja de palma + *ella*, sufijo dim.), un género bentónico. Normalmente nadan hacia la superficie de noche y descienden durante el día. La mayor parte del tiempo se dejan arrastrar pasivamente por la corriente, pero pueden avanzar con un rápido esfuerzo mediante la aleta caudal y su musculatura longitudinal, hecho que sin duda contribuye a su éxito como depredadores planctónicos. Las aletas horizontales en ambos lados del cuerpo se utilizan más para la flotación que para la natación activa.

FORMA Y FUNCIÓN

El cuerpo de los quetognatos no está metamerizado y consta de cabeza, tron-



B

Figura 25-1

Gusanos flecha. **A**, Estructura interna de *Sagitta*. **B**, Micrografía electrónica de barrido de un individuo joven de *Flaccisagitta hexaptera* (35 mm de longitud) devorando una larva de pez.

co y cola postanal (Figura 25-1A). En el lado ventral de la cabeza, un gran vestíbulo comunica con la boca. El vestíbulo presenta dientes y está flanqueado en ambos lados por cerdas curvadas de aspecto quitinoideo*, utilizadas para capturar las presas. Tienen un par de ojos en el lado dorsal y una capucha peculiar, originada por un pliegue nuchal, que puede dirigirse hacia delante cubriendo la cabeza y las cerdas. Cuando el animal captura una presa, la capucha se retrae, y los dientes y cerdas se abren de golpe, cerrándose inmediatamente con gran rapidez. Los quetognatos son animales voraces, que se alimentan de formas planctónicas, especialmente copépodos e incluso pequeños peces (Figura 25-1B). Cuando son abundantes, como ocurre a menudo, tienen un impacto ecológico importante. Son casi transparentes, una característica de valor adaptativo en su papel de predadores planctónicos.

El cuerpo está cubierto por una fina cutícula y una epidermis monoestratificada, excepto a los lados del cuerpo, donde

se presenta como un grueso epitelio pluriestratificado. Son los únicos invertebrados con epidermis pluriestratificada.

Los quetognatos poseen un sistema digestivo completo, un celoma bien desarrollado y un sistema nervioso con un anillo formado por dos grandes ganglios, dorsal y ventral, y varios ganglios laterales. Los órganos de los sentidos incluyen ojos, sedas sensoriales y una corona ciliada en forma de U que se extiende sobre el cuello desde la parte posterior de la cabeza, y que detecta corrientes de agua, o quizás actúa como quimiorreceptor. Carecen de aparatos circulatorios, respiratorio y excretor.

Los quetognatos son hermafroditas con autofecundación o fecundación cruzada. Los huevos de *Sagitta* (L. flecha) tienen una capa gelatinosa y son planctónicos. Los huevos de otros quetognatos se mantienen adheridos al cuerpo por algún tiempo. Las formas juveniles tienen desarrollo directo, sin metamorfosis. La embriogénesis de los quetognatos difiere de la de otros deuterostomos en que el celoma se origina a partir de una extensión posterior del arquenteron, en vez de por la formación de sacos celómicos. No hay verdadero peritoneo tap-

* Telford, M. J., and P. W. Holland, 1993. *Mol. Biol. Evol.* 10:660-676; Wada, H., y N. Satoh, 1994. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 91:1801-1804.

* *N. del T.*: Aunque los autores hablan de *quitina*, no existe esta sustancia en los deuterostomos.

POSICIÓN EN EL REINO ANIMAL

1. Los hemicordados pertenecen al grupo de los deuteróstomos y son celomados enterocélicos con segmentación radial.
2. Presentan características tanto de equinodermos como de cordados.
3. El modelo estructural de los cordados se sugiere por la posesión de hendiduras branquiales y un corto cordón nervioso dorsal y tubular.
4. Se observan semejanzas con los equinodermos en las características larvianas.

APORTACIONES BIOLÓGICAS

1. Un **cordón nervioso tubular** en la porción del collar puede representar una etapa temprana en la evolución de los cordados; un plexo difuso de células nerviosas recuerda al plexo descentralizado y subepitelial de los equinodermos.
2. Las **hendiduras branquiales** faríngeas, tan características en los cordados, se utilizaron en un principio para la alimentación por filtración, y sólo secundariamente para la respiración, por lo que son comparables a las de los procordados.

zando el celoma. La segmentación es radial, completa e igual.

El género mejor conocido es *Sagitta*, el gusano flecha común (Figura 25-1A).

FILO HEMICORDADOS

Los hemicordados (*G. hemi*, media + *chor-da*, cuerda, cordón) son animales marinos, que se consideraron hasta hace poco un subfilo de los cordados, en función de la posesión de hendiduras branquiales y una notocorda rudimentaria. Sin embargo, actualmente se acepta que la llamada notocorda de los hemicordados es realmente un divertículo bucal (llamado estomocordio, es decir, «corda bucal») sin homología con la notocorda de los cordados y, por tanto, se les ha dado la categoría de filo independiente.

Los hemicordados son animales vermiformes, bentónicos y de aguas poco profundas. Algunos son coloniales y viven en

tubos secretados por ellos mismos. La mayoría son sedentarios o sésiles. Su distribución es casi cosmopolita, pero lo escondido de los hábitáculos que ocupan y sus frágiles cuerpos hacen difícil su recolección.

Los representantes de la clase Enteropneustos (*G. enteron*, intestino + *pneustikos*, respiración) (gusanos bellota) presentan una dimensiones entre 20 mm y 2,5 m de longitud y 2 a 20 mm de anchura. Los representantes de la clase Pterobranchia (*G. pteron*, pluma + *branchia*, branquias) son de menor tamaño, de 5 a 14 mm, sin incluir el pedúnculo. Se reconocen unas 70 especies de enteropneustos y tres pequeños géneros de pterobranquios.

Los hemicordados tienen la estructura tricolomada típica de los deuteróstomos.

CLASE ENTEROPNEUSTOS

Los enteropneustos o gusanos bellota son animales vermiformes y viscosos que

viven en galerías o bajo las piedras, normalmente en fango o arena en la zona intermareal. *Balanoglossus* (*G. balan*, bellota + *glossa*, lengua) y *Saccoglossus* (*G. sakkos*, saco + *glossa*, lengua) (Figura 25-2) son los géneros más comunes.

Forma y función

El cuerpo de los enteropneustos está cubierto de moco, y se divide en una proboscide, un collar corto y un largo tronco (protosoma, mesosoma y metasoma).

Proboscide. La proboscide es la parte activa del animal. Tantea en el fango y analiza el medio que le rodea, recogiendo alimento por medio de tiras de moco en superficie. Este alimento es transportado por corrientes ciliares a un «surco» en el borde anterior del collar, y dirigido hacia la boca en la zona vertebral, donde es ingerido. Las partículas de gran tamaño pueden ser rechazadas, cubriendo la boca con el borde del collar (Figura 25-3).

Los que viven en galerías utilizan la proboscide para excavar, introduciéndola en la arena o el fango, que se van desplazando hacia atrás por la acción de los cilios y del moco; pueden también ingerir la arena o el barro al avanzar, extrayendo su contenido orgánico. Las galerías están revestidas de moco y tienen forma de U, generalmente con dos aberturas entre 10 y 30 cm y con el fondo del túnel a 50 ó 75 cm bajo la superficie. Pueden sacar la proboscide por la abertura anterior para alimentarse. Los restos de alimento son expulsados por la abertura posterior del tubo, acumulándose en unos molles espirales muy peculiares que permiten una rápida localización de las galerías.

CARACTERÍSTICAS DEL FILO HEMICORDADOS

1. Cuerpo blando; vermiformes o cortos y compactos, con un pedúnculo de fijación.
2. Cuerpo dividido en **proboscide**, **collar** y **tronco**; una cavidad celomática única en la proboscide, pero par en las otras dos regiones; divertículo bucal en la parte posterior de la proboscide.

3. Los enteropneustos son de vida libre y hábitos excavadores; los pterobranquios son sésiles, mayoritariamente coloniales, y viven en tubos que ellos mismos segregan.
4. Sistema circulatorio con vasos dorsal y ventral y un corazón dorsal.
5. Sistema respiratorio mediante **hendiduras branquiales** (pocas o ninguna en los pterobranquios) que comunican la faringe con el exterior, al igual que ocurre en los cordados.
6. Sin nefridios, un **glomérulo** único conectado con los vasos sanguíneos puede tener funciones excretoras.

7. Plexo nervioso subepidérmico, engrosado para formar dos cordones nerviosos, dorsal y ventral, con un anillo que los conecta en el collar; el **cordón dorsal** en el collar es hueco en algunos casos.
8. Sexos separados en los enteropneustos, con gónadas que sobresalen dentro de la cavidad corporal; en los pterobranquios puede darse reproducción sexual o asexual (en algunos) por gemación; larva tornaria en algunos enteropneustos.

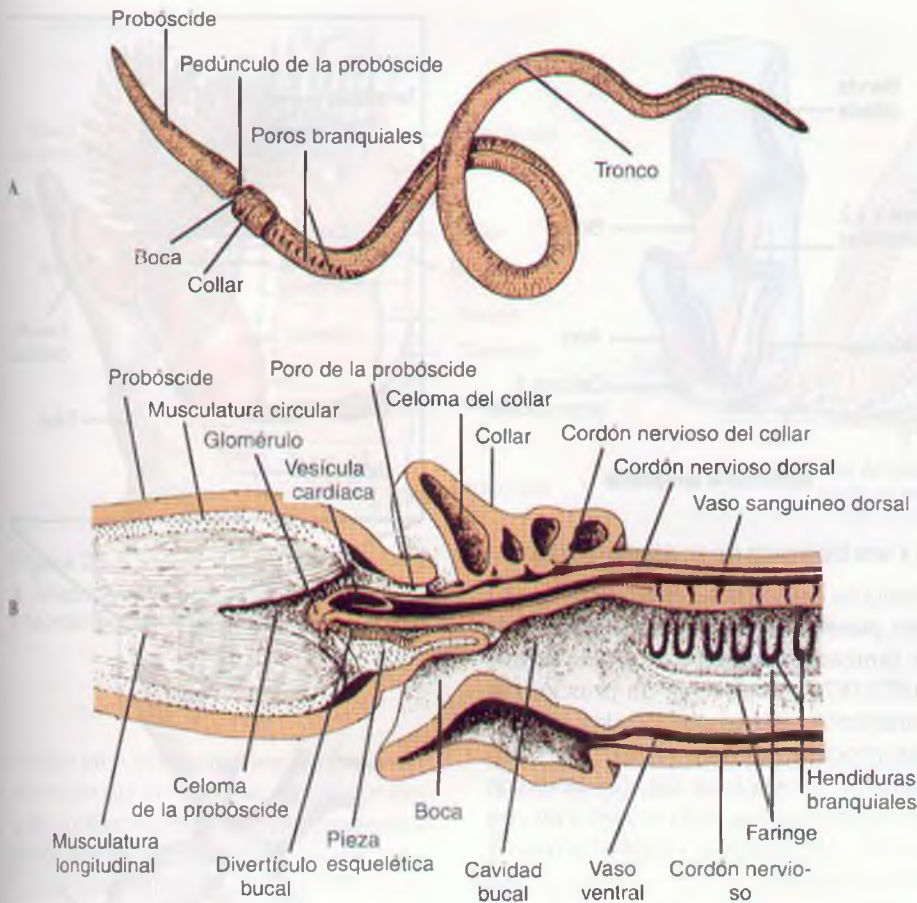


Figura 25-2

Gusano bellota *Saccoglossus*. (Hemicordado, clase Enteropneustos). **A**, Vista lateral externa. **B**, Sección longitudinal de la zona anterior.

En la parte posterior de la probóscide se encuentra un pequeño saco celómico (protocele), dentro del cual se extiende el **divertículo bucal**, que es una prolongación, en forma de saco ciego, de la parte anterior del tubo digestivo (estomocorda), que fue considerado en un principio como una notocorda. El protocele se comunica con el exterior por un estrecho canal que se abre en el **poro de la probóscide** (Figura 25-2B). El par de cavidades celómicas del collar se comunica también mediante poros con el exterior. Tomando agua por estos poros hacia los sacos celómicos de la probóscide y del collar, éstos pueden ponerse purgentes, facilitando así la excavación de las galerías. Las contracciones de la musculatura corporal permiten expulsar el exceso de agua a través de las hendiduras branquiales, reduciendo así la presión hidrostática y permitiendo el avance del animal.

Sistema branquial. Una fila de **poros branquiales** se dispone dorsolateralmente a cada lado del tronco, detrás del collar (Figura

25-3A). Abren a las cámaras branquiales, que a su vez comunican con las **hendiduras branquiales** (internas) de los lados de la faringe. Las hendiduras branquiales no asumen la función de verdaderas branquias, pero se cree que algún intercambio gaseoso se produce en el epitelio vascular branquial, así como en la superficie corporal. Mediante corrientes ciliares, se mantiene un aporte constante de agua, desde la boca y a través de la faringe, que sale por las hendiduras y las cámaras branquiales al exterior.

Tubo digestivo y alimentación. Los hemicordados se alimentan principalmente mediante las corrientes ciliares y el moco que producen. Por detrás de la cavidad bucal hay una gran faringe donde dorsalmente se disponen las hendiduras branquiales en forma de U (Figura 25-2B). Al no ser verdaderas branquias, la función primaria del aparato branquial de la faringe parece ser la recogida de alimento. Las partículas alimenticias recogidas en el moco y llevadas hasta la boca

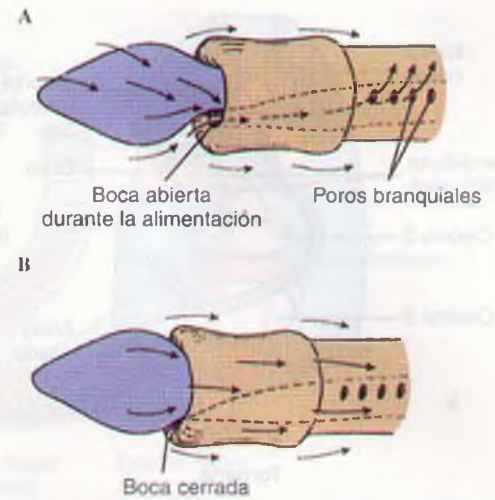


Figura 25-3

Corrientes alimentarias en un hemicordado enteropneusto. **A**, Vista lateral de un gusano bellota con la boca abierta, mostrando la dirección de las corrientes creadas por los cilios de la probóscide y del collar. Las partículas de alimento se dirigen hacia la boca y el tracto digestivo. Las partículas rechazadas son expulsadas del collar. El agua sale por los poros branquiales. **B**, Cuando la boca se cierra, se rechazan todas las partículas, que pasan hacia el collar. Los hemicordados no excavadores y algunos excavadores utilizan este sistema de alimentación.

por la acción de los cilios de la probóscide y el collar se separan del agua branquial que sale a través de las hendiduras branquiales, y son dirigidas posteriormente a la zona ventral de la faringe para, a través del esófago, pasar al intestino, donde tienen lugar la digestión y la absorción (Figura 25-3).

Aparatos circulatorio y excretor. Un vaso mediocordal, sobre el digestivo, conduce la sangre hacia delante. En el collar, este vaso origina un seno y una vesícula cardíaca, situada sobre el divertículo bucal. La sangre entra en una red de senos sanguíneos que constituyen el **glomérulo**, que rodea parcialmente estas estructuras. Se cree que el glomérulo realiza funciones de excreción (Figura 25-2B). La sangre es conducida a la región caudal por el vaso ventral, dispuesto bajo el intestino, pasando a través de extensos senos al epitelio digestivo y al plexo lagunar de la pared del cuerpo.

Sistemas nervioso y sensorial. El sistema nervioso está constituido principalmente por un plexo subepitelial de células nerviosas y fibras que están en contacto con prolongaciones de células

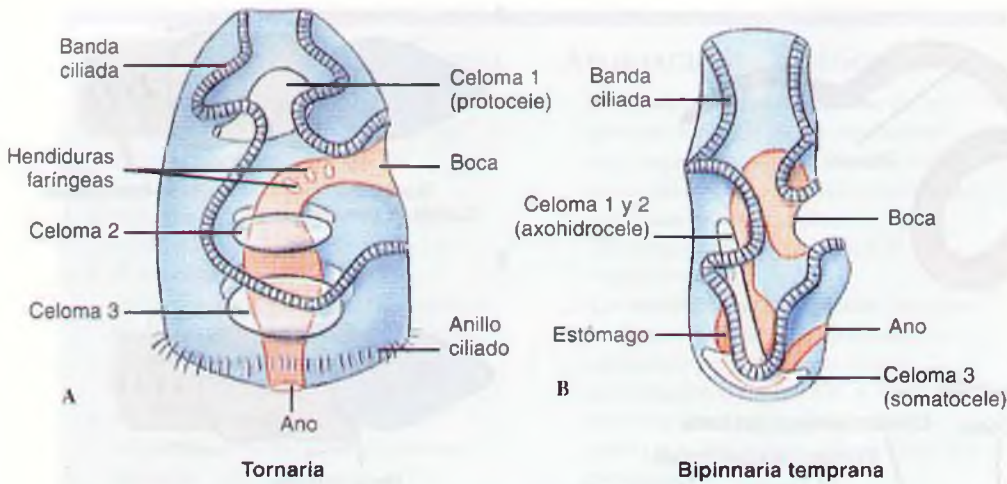


Figura 25-4

Comparación de una tornaria de hemicordado (A) y una bipinnaria de equinodermo (B).

epiteliales. Engrosamientos de este plexo forman los cordones nerviosos dorsal y ventral, que se unen en la parte posterior del collar mediante el conectivo anular. El cordón dorsal continúa y se prolonga por el collar, emitiendo fibras al plexo de la probóscide. El cordón del collar es hueco en algunas especies, y contiene neuronas gigantes que emiten fibras que se ponen en contacto con los troncos nerviosos. Este plexo nervioso primitivo recuerda al sistema nervioso de los cnidarios y los equinodermos.

Los receptores sensoriales incluyen células neurosensoriales en toda la epidermis (especialmente en la probóscide, con un órgano ciliar preoral con funciones quimiorreceptoras) y células fotorreceptoras.

Reproducción y desarrollo. Los sexos están separados. Las gónadas se disponen en hileras dorsolaterales a ambos lados en la parte anterior del tronco. La fecundación es externa y, en algunas especies, se desarrolla una larva **tornaria** ciliada que, en ciertos estados, recuerda a la larva bipinnaria de los equinodermos, con la que se confundió en un principio (Figura 25-4). El género *Saccoglossus*, de los mares de América, tiene desarrollo directo sin estado de tornaria.

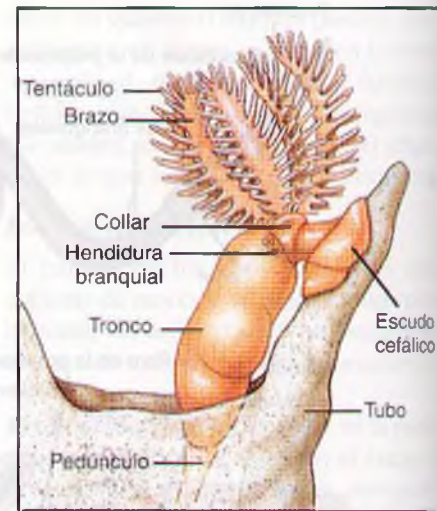
CLASE PTEROBRANQUIOS

El modelo básico de los pterobranquios es muy semejante al de los enteropneustos, pero hay ciertas diferencias estructurales en relación con el modo de vida sedentario de los pterobranquios. El pri-

mer pterobranquio descrito se recogió en la famosa expedición del *Challenger* (1872-1876). Aunque en un principio se consideró como un polizoo (los actuales ectoproctos y endoproctos), posteriormente se reconocieron sus afinidades con los hemicordados. Sólo se conocen con detalle dos géneros (*Cephalodiscus* y *Rhabdopleura*).

Son animales pequeños, generalmente entre 1 y 7 mm de longitud, aunque el pedúnculo puede ser más largo. Muchos individuos de *Cephalodiscus* (*G. kephale*, cabeza + *diskos*, disco) (Figura 25-5) viven reunidos en tubos gelatinosos, que con frecuencia forman un sistema anastomosado. Sin embargo, los zooides no están conectados y viven independientemente en los tubos. Por las aberturas de estos tubos extienden su corona de tentáculos. Se fijan a las paredes de los tubos mediante pedúnculos extensibles que les permiten retraerse dentro de aquéllos cuando es necesario.

El cuerpo de *Cephalodiscus* está dividido en las tres regiones —probóscide, cuello (o collar) y tronco— características de los hemicordados. Hay sólo un par de hendiduras branquiales, y el tubo digestivo presenta una disposición en forma de U, con el ano cerca de la boca. La probóscide tiene forma de escudo y en su base hay de cinco a nueve pares de brazos con tentáculos, que contienen una prolongación de la cavidad celomática del mesosoma, como en un lofóforo. Surcos ciliados de los brazos y de los tentáculos recogen el alimento. Algunas especies son dioicas y otras monoicas,



Colonia de *Cephalodiscus*

Figura 25-5

Cephalodiscus, un hemicordado pterobranquio. Estas delicadas formas (de 5 a 7 mm) viven en tubos formando comunidades (cenecios), pero pueden moverse dentro de los tubos y no constituyen verdaderas colonias. Los tentáculos ciliados y los brazos dirigen corrientes de agua y partículas de alimento hacia la boca.

pero puede darse también reproducción asexual por gemación.

En *Rhabdopleura* (*G. rhabdos*, caña + *pleura*, lado), de menor tamaño que *Cephalodiscus*, los individuos se mantienen juntos formando colonias de zooides unidos por un estolón y encerrados en un tubo o cenobio común (Figura 25-6). El collar en estas formas lleva dos ramas o brazos ramificados con tentáculos. No existen hendiduras branquiales ni glomérulo. Los nuevos individuos se producen por gemación, a partir de un estolón basal, que se ramifica por el sustrato



Figura 25-6

A, *Rhabdopleura*, un hemicordado pterobranquio en su tubo. Los individuos viven en tubos ramificados conectados por estolones, y asoman por ellos tentáculos ciliados para alimentarse. **B**, Porción de una colonia.

Ningún pterobranquio tiene cordón nervioso tubular en el collar, pero, por otro lado, su sistema nervioso es semejante al de los enteropneustos.

Los Graptolitos fósiles del Paleozoico medio se incluyen con frecuencia como una clase extinguida de los Hemicordados. Se les considera como fósiles indicadores importantes de los estragos geológicos del Ordovícico y Silúrico. La semejanza de los graptolitos con los hemicordados ha sido muy controvertida, pero el descubrimiento de un organismo que parece un graptolito vivo ha reforzado la hipótesis. Se ha descrito como una nueva especie de pterobranquio, llamado *Cephalodiscus graptolitoideus*.

FILOGENIA Y RADIACIÓN ADAPTATIVA

FILOGENIA

La filogenia de los hemicordados ha sido un gran enigma. Comparten características de cordados y de equinodermos. Con los cordados tienen en común las hendiduras branquiales utilizadas primeramente para una alimentación por filtración y

secundariamente para la respiración, como ocurre en algunos procordados. Además un corto y hueco cordón nervioso dorsal en el collar puede ser homólogo del cordón nervioso de los cordados (Figura 25-7). El divertículo bucal de la cavidad bucal de los hemicordados fue durante mucho tiempo considerado una rudimentaria notocorda, homóloga de la notocorda de los cordados; actualmente se considera como una sinapomorfia propia de los hemicordados. Las primeras fases de la embriogénesis son muy parecidas a las de los equinodermos y la larva tornaria es, en muchas cosas, idéntica a la bipinnaria de los asteroideos. Sin embargo, las relaciones hipotéticas que aparecen en la Figura 25-7 sitúan a los lofoforados como el grupo hermano de hemicordados y cordados, como resultado de la sinapomorfia propuesta para todos ellos: una corona de tentáculos ciliados que contienen extensiones del mesocele*.

Aparte de sus características de deuterostomos, las relaciones de los quetognatos con los otros filos deuterostomos

son enigmáticas. Los estudios de las secuencias de RNA ribosómico indican que los quetognatos pueden estar más próximos a los protostomos de lo que se pensaba. Otros investigadores sugieren, no obstante, que los quetognatos no son ni protostomos ni deuterostomos, sino que se originaron independientemente de una línea celomada temprana.

RADIACIÓN ADAPTATIVA

Los pterobranquios, debido a que viven sésiles en tubos que ellos mismos segregan en los fondos oceánicos, donde las condiciones son regularmente estables, han sufrido una divergencia adaptativa escasa. Han mantenido un tipo de alimentación tentacular mediante cilios. Los enteropneustos, por otro lado, aunque son lentos, son más activos que los pterobranquios, y, habiendo perdido los brazos tentaculares, utilizan la probóscide para atrapar pequeños organismos en el moco o comen tierra cuando excavan, digiriendo los sedimentos orgánicos que hay en ella. Aunque su grado de divergencia evolutiva es mayor que la de los pterobranquios, es todavía pequeña.

* Brusca, R. C., and G. J. Brusca. 1990. Invertebrates. Sunderland, Massachusetts, Sinauer Associates.

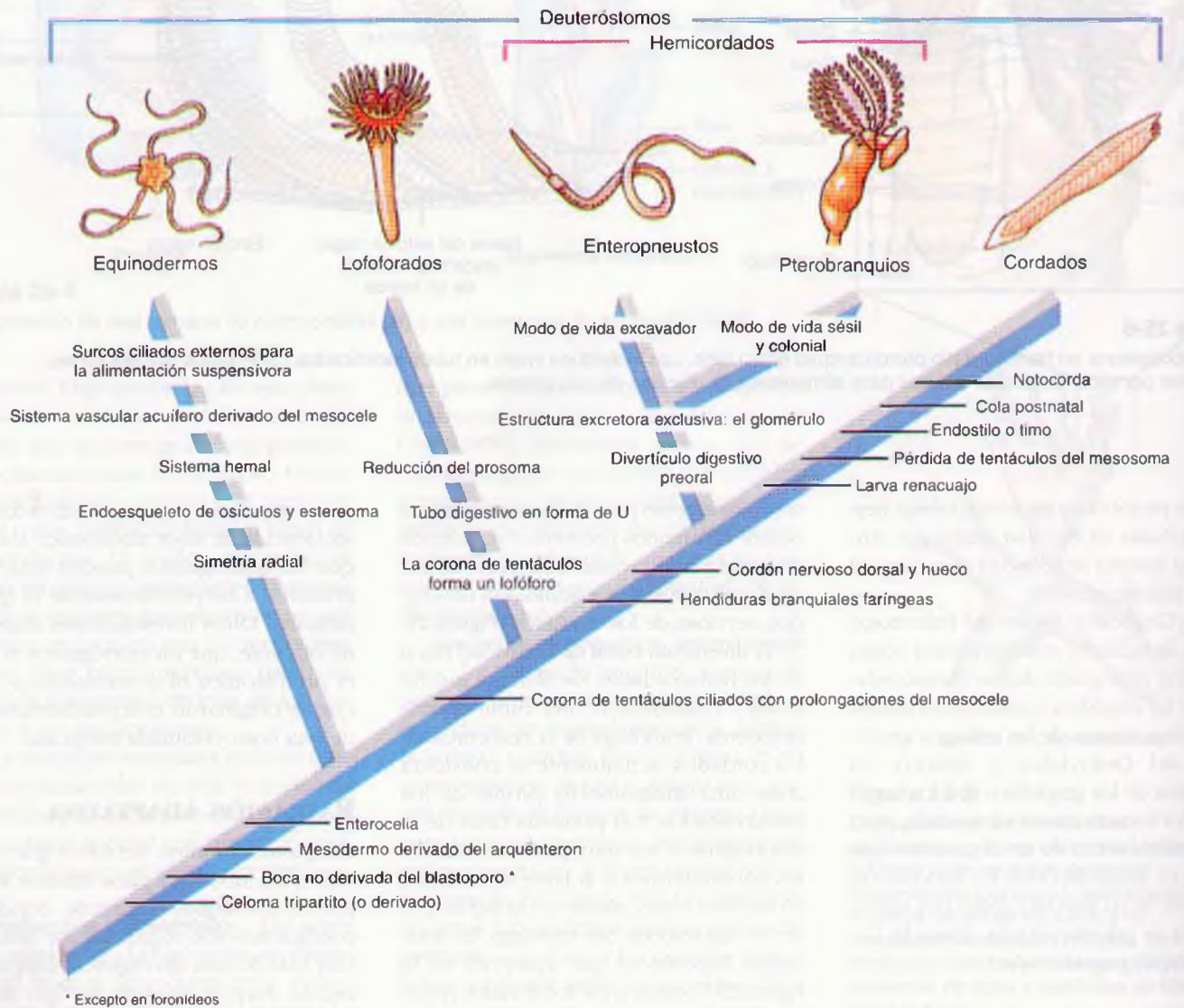


Figura 25-7

Cladograma que muestra las hipotéticas relaciones entre los filos de deuterostomos. La corona de tentáculos ciliados (con extensiones del mesocelo) se considera aquí como un carácter presente en los ancestros de loforados, hemicordados y cordados. Esta corona tentacular se habría perdido en la línea que conduce a los cordados y, dentro de los hemicordados, en los enteropneustos. Los pterobranquios retienen este carácter primitivo, que en los filos de loforados se ha modificado como un lolóforo. Las relaciones de los quetognatos están sin resolver. Aunque poseen los caracteres deuterostomos ancestrales, no hay datos suficientes para relacionarlos con otros grupos de deuterostomos.

Fuente: Modificado de Brusca, R. C., and G. J. Brusca, *Invertebrates*. Sinauer Associates, Inc., Sunderland, MA. 1990.

Resumen

Los gusanos flecha o sagitas (filo Quetognatos) son un grupo pequeño, pero tienen importancia como componentes del plancton marino. Tienen un celoma bien desarrollado, y son depredadores efectivos, que ocupan otros organismos planctónicos con los dientes y las cerdas quitinoideas que rodean su boca.

Los hemicordados son gusanos marinos que fueron considerados afines de los cor-

dados porque se pensaba que su divertículo bucal era comparable a una notocorda. Sin embargo, en común con los cordados, algunos poseen hendiduras branquiales y un cordón nervioso dorsal hueco. Las porciones en que se divide el cuerpo (proboscide, collar, tronco) poseen las típicas cavidades celomáticas (protocele, mesocele, metacele) de los deuteróstomos. Los hemicordados de la clase Enteropneustos incluyen especies

fosoras en galerías, que se alimentan de las partículas que filtran el agua por medio de las hendiduras branquiales. Los pterobranquios son tubícolas que se alimentan por filtración realizada con sus tentáculos. Los hemicordados son filogenéticamente importantes, porque muestran afinidades con los cordados, los equinodermos y los lofoforados, y parecen ser el grupo hermano de los cordados.

Cuestionario

1. Cite cuatro características morfológicas de los quetognatos.
2. ¿Cuál es la importancia ecológica de los gusanos flecha?
3. ¿Qué características tienen en común los hemicordados con los cordados, y en qué se diferencian?
4. Distinga los enteropneustos de los pterobranquios.
5. ¿Cuáles son las pruebas de la relación de los hemicordados tanto con los equinodermos como con los lofoforados?

Bibliografía

Ver también la Bibliografía general de la Parte III, p. 631.

- Barrington, E. J. W. 1965. The biology of Hemichordata and Protochordata. San Francisco, W. H. Freeman & Co. *Informe sobre el comportamiento, fisiología y reproducción de hemicordados, urocordados y cefalocordados.*
- Bieri, R., and E. V. Thuesen, 1990. The strange worm *Bathylaelos*. Am. Sci. **78**:542-549. *Bathylaelos es un quetognato peculiar, con un sistema nervioso dorsal, una característica sólo compartida en el Reino Animal con hemicordados y cordados. Los autores opinan que este carácter es convergente con el de estos dos filos.*
- Svitii, K. A. 1993. It's alive, and it's a graptolite. Discover **14**(7):18-19. *Breve nota sobre el descubrimiento del «fósil viviente» Cephalodiscus graptolitoideus.*
- Thuesen, E. V., and K. Kogure. 1989. Bacterial production of tetrodotoxin in four species of Chaetognatha. Biol. Bull. **176**:191-194. *Los quetognatos utilizan veneno para reducir a sus presas, veneno que es producido por bacterias (Vibrio alginolyticus).*

26

Los Cordados

Caracteres generales, Protocordados y el origen de los vertebrados



Un largo camino desde el anfioxo

A lo largo de las costas sureñas de Norteamérica, y parcialmente enterrado en la arena del fondo marino, vive un pequeño animal, translúcido y pisciforme, que filtra calladamente partículas orgánicas del agua del mar. Poco llamativo, sin valor comercial y prácticamente desconocido, esta criatura es sin embargo uno de los animales más famosos de la zoología clásica. Se trata del anfioxo, un animal que posee claramente los cuatro rasgos característicos del filo Cordados: (1) cordón nervioso dorsal y tubular, (2) una notocorda de soporte, (3) hendiduras branquiales para la alimentación por filtración y (4) una cola postanal para la propulsión. Todos estos caracteres aparecen reunidos en una forma primitiva, con la simplicidad de un libro de texto. El anfioxo es un animal que podría haber sido diseñado por un zoólogo para sus clases. Durante el siglo XIX, con el interés por el origen de los vertebrados en su punto culminante, el anfioxo estaba considerado como muy cercano al aspecto del antecesor directo de los vertebrados. Esta posición privilegiada fue más tarde reconocida por Philip Pope en un poema, cantado al son de la conocida tonada «Typperary». Finaliza con el siguiente estribillo:

It's a long way from amphioxus
It's a long way to us.
It's a long way from amphioxus
To the meanest human cuss.
Well, It's good-bye fins and gills slits

And it's welcome lungs and hair.
It's a long, long way from amphioxus
But we all came from there.

*Hay un largo camino desde el anfioxo
Es un largo camino hasta nosotros.
Hay un largo camino desde el anfioxo
Hasta las cumbres del pensamiento humano.
Adiós a branquias y aletas.
Bienvenidos pulmones y pelo.
Hay un largo camino desde el anfioxo,
Pero venimos de él.*

Pero su situación privilegiada no iba a durar eternamente. Por una parte, el anfioxo carece de una de las más importantes características de los vertebrados: una cabeza definida, con órganos sensoriales especiales y dotada de lo necesario para llevar un modo de vida depredador. Esto, junto con varios rasgos especializados, sugiere actualmente a los zoólogos que el anfioxo representa una línea que se separó tempranamente del linaje principal de los cordados. Parece que, de hecho, estamos alejados un largo trecho del anfioxo. Sin embargo, aunque se le haya denegado al anfioxo el premio al ancestro de los vertebrados, creemos que se sigue pareciendo al primer prevertebrado más que ningún otro animal conocido. ■

POSICIÓN EN EL REINO ANIMAL

El filo Cordados (L. *Chorda*, cuerda) pertenece a la rama Deuterostomos del Reino Animal, que incluye a los filos Equinodermos, Quetognatos y Hemicordados, y los tres filos de Lofoforados: Foronídeos, Ectoproctos y Braquiopodos. Todos estos filos comparten muchas características embriológicas y probablemente descienden de un antiguo antecesor común. De todos los deuterostomos, los cordados son, con diferencia, los de más éxito en un sentido evolutivo. A partir de humildes comienzos, los cordados desarrollaron un esquema corporal vertebrado de adaptabilidad inigualable que siempre es patente, y que proporciona perspectivas casi ilimitadas para la especialización de modos de vida, forma y función.

CONTRIBUCIONES BIOLÓGICAS

1. El **endoesqueleto** de los vertebrados permite el crecimiento continuo sin

mudas, la consecución de un gran tamaño corporal, y proporciona un excelente anclaje para la unión de la musculatura.

2. La **faringe perforada** de los protocordados, que se originó como un mecanismo para la alimentación filtradora, sirvió como base para la posterior evolución de verdaderas branquias internas y mandíbulas.
3. La adopción de **hábitos predadores** por los vertebrados primitivos y la consiguiente evolución de un cerebro altamente desarrollado y órganos de los sentidos pares contribuyeron en gran medida al éxito de la radiación adaptativa de los vertebrados.
4. Las **extremidades pares** que aparecieron en los vertebrados acuáticos se adaptaron más tarde perfectamente como miembros articulados para una locomoción eficaz en tierra o como alas para el vuelo.

CARACTERÍSTICAS DEL FILO CORDADOS

1. Simetría bilateral; cuerpo segmentado; tres hojas embrionarias; celoma bien desarrollado.
2. **Notocorda** (varilla esquelética) existente, al menos, en algún estado de su ciclo.
3. **Cordón nervioso tubular, simple y dorsal**; extremo anterior del cordón ensanchado para formar el cerebro.
4. **Hendiduras branquiales faríngeas presentes** en algún estado de su ciclo, funcionales o no.
5. **Cola postanal**, generalmente prolongada por detrás del ano, en algún estado, aunque puede persistir o no.
6. **Corazón ventral**, y vasos sanguíneos ventrales; sistema circulatorio cerrado.
7. **Sistema digestivo completo.**
8. **Músculos segmentados** en un tronco no segmentado.
9. **Endoesqueleto** cartilaginoso u óseo que se presenta en la mayoría de los animales de este grupo (vertebrados).

LOS CORDADOS

Los animales más conocidos por la mayoría de las gentes pertenecen al gran filo Cordados (L. *chorda*, cuerda). La propia especie humana está incluida, y comparte una de las características más comunes, de la que deriva el nombre del filo: la **notocorda** (G. *noton*, espalda + L. *chorda*, cordón) (Figura 26-1). Esta estructura la poseen todos los representantes del grupo, ya sea en estados larvarios, embrionarios o durante toda la vida. La notocorda es una especie de varilla semirrígida, constituida por células vacuolizadas y cubierta por una vaina fibrosa que se extiende, en la mayoría de los casos, a todo lo largo del cuerpo entre el tubo digestivo y el sistema nervioso central. Su principal función es soportar y dar consistencia al cuerpo, esto es, actuar como un eje esquelético.

El plan estructural de los cordados conserva muchas de las estructuras de los invertebrados no cordados, como una simetría bilateral, un eje anteroposterior, la disposición del celoma en «tubo dentro de un tubo», metamería y cefalización. Sin embargo, la posición filogenética exacta de los cordados en el Reino Animal no está clara.

Se han propuesto dos posibles líneas evolutivas. Las primeras especulaciones, que apuntaban hacia el grupo artrópodos-

anélidos-moluscos (rama de los protóstomos) han perdido partidarios. Ahora se cree que sólo el grupo de los equinodermos-hemicordados (rama de los deuterostomos) merece serias consideraciones como grupo hermano de los cordados. Los cordados comparten varias características importantes con los deuterostomos: segmentación radial (p. 109), construcción del ano a partir de la primera abertura embrio-

naria (blastoporo), con formación de la boca, a partir de una abertura de origen secundario y celoma formado primitivamente por fusión de sacos enterocélicos (excepto en vertebrados, donde el celoma es básicamente esquizocélico). Estas características comunes indican una unidad natural entre los deuterostomos.

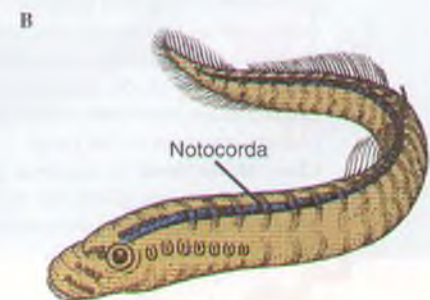
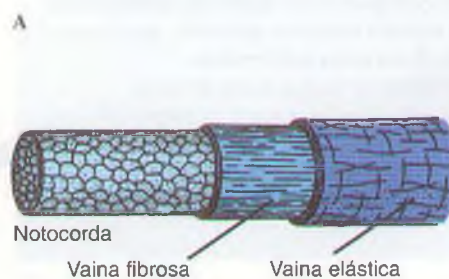


Figura 26-1

A, Estructura de la notocorda y sus vainas circundantes. Las células de la notocorda presentan gruesas paredes, están dispuestas apretadamente y vacuolizadas. La rigidez es producida principalmente por la turgescencia del líquido que llena las células y por las vainas de tejido conjuntivo que las rodean. Este tipo primitivo de endoesqueleto es característico de todos los cordados en algún estado de su ciclo vital. La notocorda proporciona la rigidez longitudinal del eje principal del cuerpo, una base de inserción para los miómeros y un eje alrededor del cual se desarrolla la columna vertebral. **B**, En mixinos y lampreas persiste durante toda la vida, pero en los vertebrados superiores es remplazada por las vértebras. En el hombre encontramos ligeros vestigios de la notocorda en el núcleo pulposo de los discos intervertebrales. Su proceso de formación es diferente en los distintos grupos de animales. En el anfibio se forma a partir del endodermo; en aves y mamíferos aparece como una excrecencia anterior de la línea germinal primitiva.

CLASIFICACIÓN DEL FILO CORDADOS

Filo Cordados

Grupo Protocordados (Acráneos)

Subfilo Urocordados (G. *oura*, cola + L. *chorda*, cordón) (Tunicados).

Notocorda y cordón nervioso sólo en larvas nadadoras; adultos sésiles y rodeados por una túnica.

Subfilo Cefalocordados (G. *kephale*, cabeza + L. *chorda*, cordón): **lancetas (anfioxo)**. Notocorda y cordón nervioso a lo largo de toda la longitud del cuerpo y que persiste durante toda la vida; pisciformes.

Grupo Craneados

Subfilo Vertebrados (L. *vertebratus*, dorso óseo). Vértebra ósea o cartilaginosa rodeando la médula espinal; notocorda en todos los estados embrionarios, que persiste en algunos peces; dividido en dos grupos (superclases) en función de la presencia o no de mandíbulas.

Superclase Agnatos (G. *a*, sin + *gnathos*, mandíbula).

(Ciclostomados): mixines y lampreas. Sin verdaderas mandíbulas ni apéndices.

Clase Mixines (G. *myxa*, viscosidad): **mixines**. Boca terminal con cuatro pares de tentáculos; sin embudo bucal; saco nasal con conducto a la faringe; cinco a 15 pares de bolsas branquiales; parcialmente hermafroditas.

Clase Cefalaspídomorfos (G. *kephale*, cabeza + *aspídos*, escudo + *morphe*, forma): **lampreas**. Boca succionadora con dientes córneos; saco nasal no conectado con la boca; siete pares de bolsas branquiales.

Superclase Gnatostomados (G. *gnathos*, mandíbula + *stoma*, boca): **peces con mandíbulas, todos los tetrápodos**. Con mandíbulas y, generalmente, extremidades pares.

Clase Condriictios (G. *chondros*, cartilago + *ichthys*, pez): **tiburones, rayas, torpedos y quimeras**. Cuerpo aplanado con cola heterocerca; esqueleto cartilaginoso; cinco a siete branquias con aberturas separadas, sin opérculo ni vejiga natatoria.

Clase Osteíctios (G. *osteon*, hueso + *ichthys*, pez) (**Teleostomos**): **peces óseos**. Cuerpo primitivamente fusiforme, pero variadamente modificado; esqueleto óseo mayoritariamente; branquias simples abiertas a cada lado, cubiertas con opérculo; por lo general, vejiga natatoria o pulmón.

Clase Anfibios (G. *amphi*, ambos o doble + *bios*, vida): **anfibios**. Tetrápodos ectotérmicos; respiración pulmonar, branquial o cutánea; desarrollo a través de estados larvarios; piel húmeda, que contiene glándulas mucosas y carece de escamas.

Clase Reptiles (L. *reper*, reptar): **reptiles**. Tetrápodos, poiquilotermos o ectotérmicos (algunos homeotermos) con pulmones; desarrollo embrionario dentro de un huevo con cáscara; sin estados larvarios; piel seca, que carece de glándulas mucosas y está cubierta de escamas epidérmicas.

Clase Aves (L. pl. de *avis*, pájaro): **aves**. Vertebrados homeotermos; extremidades anteriores modificadas para el vuelo; cuerpo cubierto con plumas; escamas en las patas.

Clase Mamíferos (L. *mamma*, pecho, teta): **mamíferos**. Vertebrados homeotermos con glándulas mamarias; cuerpo más o menos cubierto con pelo; neocerebro bien desarrollado.

disto de considerar como taxones válidos solamente a grupos **monofiléticos**, es decir, a grupos que contengan a *todos* los descendientes conocidos de un único antecesor común. Los reptiles, por ejemplo, se consideran **parafiléticos** porque no contienen a todos los descendientes de su antecesor común más reciente. El antecesor común de los reptiles lo es también de las aves y los mamíferos. Por ello, y como se muestra en el cladograma (Figura 26-3), los reptiles, aves y mamíferos componen un clado monofilético, denominado los amniotas porque todos ellos desarrollan un huevo con membranas extraembrionarias especiales, una de las cuales es el amnios. Por tanto, y de acuerdo con el cladismo, los reptiles sólo pueden agruparse según un criterio negativo: amniotas que no son ni pájaros ni mamíferos; no hay caracteres nuevos o positivos que unan a los reptiles. De forma semejante, los agnatos (mixines y lampreas) son un grupo parafilético porque el antecesor común de los agnatos lo es también del resto de los vertebrados (los gnatostomados). Las razones por las que los grupos parafiléticos no se utilizan en la taxonomía cladista se explican detalladamente en el capítulo 11 (p. 205).

Es importante reconocer que el árbol filogenético de los Cordados (Figura 26-2) y el cladograma de los cordados (Figura 26-3) proporcionan diferentes tipos de información. El cladograma muestra una jerarquía inclusiva de taxones agrupados por compartir caracteres derivados. Estos caracteres pueden ser morfológicos, fisiológicos, embriológicos, de comportamiento, cromosómicos o moleculares. Aunque el cladograma refleja el momento *relativo* del origen de las propiedades nuevas de cada grupo taxonómico y su posición específica dentro de un sistema jerárquico de ascendencia evolutiva común, no lleva escala temporal ni información sobre linajes ancestrales. Por el contrario, las ramificaciones de un árbol filogenético intentan representar las líneas de descendencia que realmente existieron en el pasado. La información geológica relativa a la edad de los linajes se añade a la información del cladograma para generar un árbol filogenético de los mismos taxones.

En nuestro tratamiento de los cordados hemos conservado la clasificación linneana tradicional (p. 486) por su utilidad

En conjunto, hay un plan más uniforme en cuanto a órganos y sistemas en este filo que en muchos de los filos de invertebrados. Ecológicamente, los cordados están entre las formas orgánicas con mayor capacidad de adaptación, capaces de ocupar la mayoría de los tipos de hábitat. Ilustran, mejor quizá que cualquier otro grupo animal, los procesos evolutivos básicos del origen de nuevas estructuras, estrategias adaptativas y radiación adaptativa.

CLASIFICACIONES TRADICIONAL Y CLADISTA DE LOS CORDADOS

La clasificación linneana tradicional de los cordados proporciona una forma simple y conveniente de indicar los taxones incluidos en cada uno de los grandes grupos. Sin embargo, desde el punto de vista cladista, algunos de los taxones tradicionales, como los agnatos o los reptiles, ya no se reconocen. Esto sucede porque tales taxones no satisfacen el criterio cla-

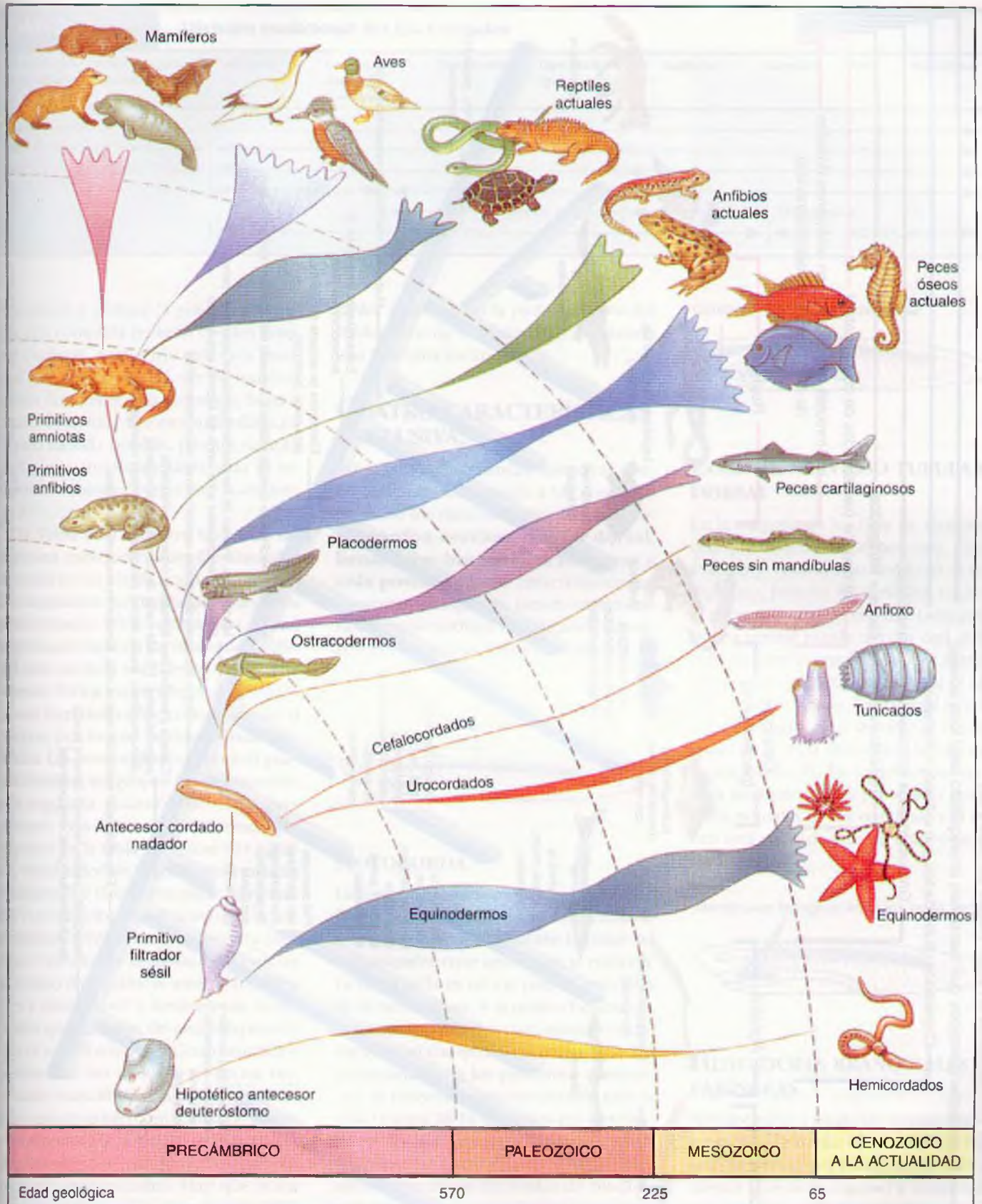


Figura 26-2
 Árbol filogenético de los cordados, que sugiere posibles orígenes y relaciones. Se han sugerido otros esquemas, que también son posibles. La abundancia relativa en número de las especies de cada grupo a lo largo del tiempo geológico, según indica el registro fósil, queda sugerida por el engrosamiento y adelgazamiento de la línea de descendencia de ese grupo. Las líneas discontinuas indican que el registro fósil es escaso o inexistente.

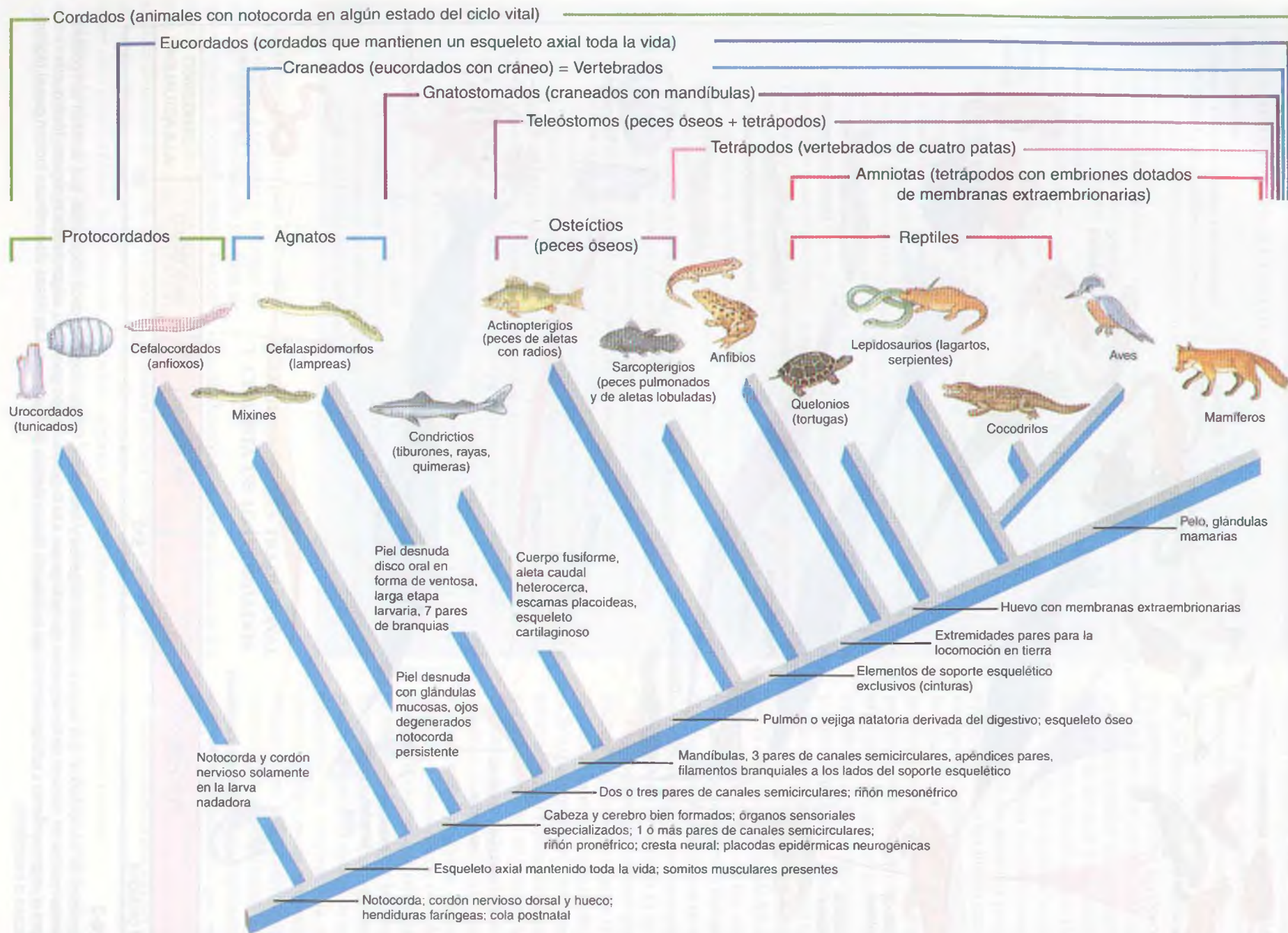


Figura 26-3

Cladograma del filo Cordados, que muestra las relaciones probables entre los grupos monofiléticos que componen el filo. Cada rama del cladograma representa un grupo monofilético. Algunos de los caracteres derivados que identifican las ramificaciones se muestran a la derecha de los puntos de ramificación correspondientes. En la parte superior del cladograma aparece la inclusión progresiva de los grupos monofiléticos en el filo. El término Craneados, aunque comúnmente equivalente a Vertebrados, es preferido por muchos autores porque reconoce que los vertebrados sin mandíbulas (Agnatos) presentan cráneo pero no vertebras. Inmediatamente debajo se encuentran las agrupaciones tradicionales Protocordados, Agnatos y Reptiles, que son grupos parafiléticos, no reconocidos como taxones por el cladismo, pero que se mantienen aquí por su utilidad conceptual.

Tabla 26-1

División tradicional del filo Cordados

Urocordados (tunicados)	Cefalocordados (lancetas)	Mixines	Cefalaspi- domorfos (lampreas)	Condrictios	Osteictios (peces óseos)	Anfibios	Reptiles	Aves	Mamíferos
Cordados									
Protocordados		Agnatos			Vertebrados				
Acranios					Craneados				
				Peces		Gnatostomados			
				Anamniotas		Tetrápodos		Amniotas	

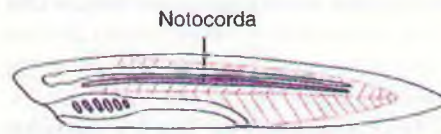
conceptual, y porque la posible alternativa, una completa revisión con los criterios cladistas, requeriría extensos cambios y el virtual abandono de muchos grupos familiares. Sin embargo, hemos tratado de utilizar taxones monofiléticos cuando ha sido posible, porque su utilización es consistente tanto con la taxonomía evolutiva como con la cladista (p. 205).

La Tabla 26-1 muestra varias de las divisiones tradicionales del filo Cordados utilizadas en las clasificaciones linneanas. Una separación fundamental es la de los protocordados y los vertebrados. Como los primeros carecen de una cabeza diferenciada, reciben también el nombre de acranios. Todos los vertebrados tienen un cráneo bien desarrollado que protege al cerebro, por lo que se denominan Craneados. Los vertebrados (craneados) pueden dividirse en grupos de distintas formas según la posesión de caracteres comunes. Dos de estas subdivisiones, que aparecen en la tabla 26-1, son: (1) Agnatos, vertebrados sin mandíbulas (mixines y lampreas) y Gnatostomados, vertebrados con mandíbulas (el resto de los vertebrados), y (2) Amniotas, vertebrados cuyos embriones se desarrollan en un saco lleno de líquido, el amnios (reptiles, aves y mamíferos), y Anamniotas, vertebrados que carecen de esta adaptación (peces y anfibios). Los Gnatostomados pueden a su vez dividirse en Peces, vertebrados mandibulados con extremidades (cuando existen) en forma de aletas; y Tetrápodos (G. *tetras*, cuatro + *podos*, pie), vertebrados mandibulados con dos pares de extremidades. Hay que notar que varios de estos grupos son parafiléticos (Protocordados, Acranios, Agnatos, Anamniotas, Peces) y consecuentemente no son admisibles en clasificaciones cladistas. Los taxones monofiléticos acep-

tables aparecen en la parte superior del cladograma de la Figura 26-3, formando una jerarquía inclusiva.

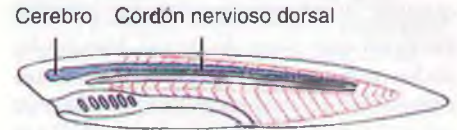
CUATRO CARACTERÍSTICAS EXCLUSIVAS

Las cuatro características distintivas que, en conjunto, distinguen a los cordados de todos los otros filos son: la **notocorda**, **cordón nervioso tubular dorsal**, **hendiduras branquiales faríngeas** y **cola postanal**. Estas características se presentan siempre en estado embrionario, aunque podrían modificarse o desaparecer en etapas más avanzadas de su ciclo vital.



NOTOCORDA

La notocorda es una estructura flexible, en forma de varilla, que se extiende a todo lo largo del cuerpo; es también la parte del endoesqueleto que aparece en el embrión. La notocorda es un eje para la inserción de la musculatura, y al poder doblarse sin acortarse, permite los movimientos ondulatorios del cuerpo. En la mayoría de los protocordados y los primitivos vertebrados, la notocorda persiste durante toda la vida (Figura 26-1). En todos los vertebrados se forman una serie de vértebras cartilaginosas u óseas a partir de las células mesenquimáticas derivadas de bloques mesodérmicos (somitos) a los lados de la notocorda. En la mayoría de los vertebrados la notocorda es remplazada por las vértebras, aunque generalmente quedan restos entre éstas o en su interior.



CORDÓN NERVIOSO TUBULAR DORSAL

En la mayoría de los filos de invertebrados que tienen cordón nervioso, éste es macizo y ventral con respecto al tubo digestivo, pero en los cordados es dorsal al tubo digestivo y tubular (aunque el hueco central pueda quedar casi obliterado durante el crecimiento). El extremo anterior se ensancha para formar el cerebro. La luz central se forma en el embrión por la invaginación de células ectodérmicas de la zona dorsal del cuerpo sobre la notocorda. En los vertebrados, el cordón nervioso corre protegido por los arcos neurales de las vértebras, y el cerebro está rodeado por un cráneo óseo o cartilaginoso.

Hendiduras faríngeas entre los arcos aórticos

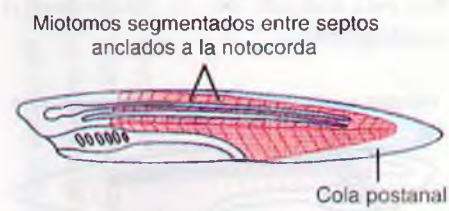


HENDIDURAS BRANQUIALES FARÍNGEAS

Son aberturas a modo de rendijas que comunican el exterior con la cavidad faríngea. Se forman por invaginación del ectodermo (surcos faríngeos) y evaginación del endodermo (sacos faríngeos) que limita la faringe. Ambos se unen cuando se encuentran, constituyendo la hendidura en los vertebrados acuáticos. En los amniotas, estas bolsas faríngeas pueden

no abrirse y quedan como unas ranuras o surcos. En los tetrápodos los sacos faríngeos dan lugar a varias estructuras diferentes, como la trompa de Eustaquio, la cavidad del oído medio, las tonsilas y la glándula paratiroides (pp. 122 y 123).

La faringe perforada surgió como un sistema de alimentación por filtración, y como tal se utiliza en los protocordados. El agua, con las partículas alimenticias en suspensión, es dirigida hacia la boca por movimientos ciliares y fluye luego al exterior a través de las hendiduras branquiales, donde el alimento queda atrapado en una masa de moco. Más tarde, en los vertebrados, la acción ciliar se sustituye por una bomba muscular que conduce el agua a través de la faringe mediante contracciones y expansiones de la cavidad faríngea. También se modificaron los arcos aórticos, que llevan la sangre por las barras branquiales. En los protocordados se trata de simples vasos rodeados por tejido conjuntivo. En los peces primitivos se añadió una red capilar en la que sólo las finas paredes, permeables al gas, separaban el agua exterior de la sangre interior. Esto mejoró la eficacia del intercambio gaseoso. Tales adaptaciones condujeron a la evolución de las **branquias internas**, completando así la conversión de la faringe desde un aparato para la alimentación filtradora en los protocordados hasta un órgano respiratorio en los vertebrados acuáticos.



COLA POSTANAL

La cola postanal, junto con la musculatura somática y la rígida notocorda, proporcionan la movilidad que necesitan las larvas de los tunicados y el anfioxo para su vida libre nadadora. Como una estructura añadida al cuerpo, por detrás del tubo digestivo, ha evolucionado claramente para la propulsión en el agua. Su eficacia se incrementa más tarde en los peces con la adición de aletas. La cola es vestigial en el hombre (forma el cóccix, una serie de

pequeñas vértebras en el extremo de la columna vertebral) pero la mayoría de los mamíferos tienen colas bien formadas.

ORIGEN Y EVOLUCIÓN

Desde mediados del siglo pasado, cuando la teoría de la evolución orgánica llegó a ser el punto clave para la búsqueda de relaciones entre los distintos grupos de organismos, los zoólogos han discutido el problema del origen de los vertebrados. Ha sido muy difícil reconstruir las líneas de descendencia, ya que los protocordados más antiguos eran probablemente criaturas de cuerpo blando que tuvieron pocas oportunidades de llegar a formar fósiles, incluso bajo condiciones ideales. Consecuentemente, estas reconstrucciones se realizaron a partir del estudio de organismos vivos, especialmente del análisis de estadios tempranos del desarrollo, que tienden a estar más aislados de los cambios evolutivos que las formas adultas diferenciadas.

Las primeras especulaciones de los zoólogos apuntaban a que los cordados evolucionaron dentro de la línea protóstoma (anélidos y artrópodos), pero descartaron esta posibilidad cuando se dieron cuenta de que las supuestas similitudes morfológicas no tenían una base embriológica. Al principio de este siglo, cuando se teorizó más sobre los patrones de desarrollo de los animales, se hizo pronto patente que los cordados debían haberse originado en la rama deuteróstoma del Reino Animal. Como ya se ha explicado antes (p. 110 y Figura 7-10), los Deuteróstomos, un grupo que incluye a Equinodermos, Quetognatos, Hemicordados, Lofoforados y Cordados, tiene varios rasgos embriológicos importantes que los separan claramente de los protóstomos y establecen sin lugar a dudas su monofilismo. Por tanto, los deuteróstomos son casi con toda seguridad un grupo natural de animales interrelacionados, que tienen su origen en los antiguos mares del Precámbrico. Hay varias líneas de evidencia que sugieren que algún tiempo más tarde, al principio del período Cámbrico, hace 570 millones de años, aparecieron los primeros cordados auténticos, evolucionados a partir de un antiguo equinodermo, un antiguo hemicordado o un antecesor común de ambos (Figura 26-2; véase Figura 25-7, p. 482).

La mayoría de los primeros intentos por establecer el parentesco entre los cordados y los invertebrados estaban basados en semejanzas referidas a analogía más que a homología. Estructuras análogas son aquellas que realizan funciones similares, pero con orígenes diferentes (como las alas de aves y mariposas). Por otro lado, las estructuras homólogas comparten un origen común, pero podrían parecer bastante diferentes (al menos superficialmente) y desempeñar funciones muy distintas. Por ejemplo, las extremidades anteriores de todos los vertebrados son homólogas porque derivan de un apéndice pentadáctilo, pudiendo estar modificadas de un modo tan distinto como el brazo de un ser humano y el ala de un ave. Las estructuras homólogas comparten una herencia genética, las análogas no. Obviamente, sólo las homologías implican una relación evolutiva.

Aunque los equinodermos modernos no se parecen en nada a los cordados actuales, hay un curioso grupo de equinodermos fósiles, los «calcicordados», que presentan hendiduras branquiales y, posiblemente, otros rasgos de los cordados (Figura 26-4). Estas pequeñas formas asimétricas tienen una cabeza que recuerda a una bota medieval puntiaguda, una serie de hendiduras branquiales con «solapas» muy parecidas a las aberturas branquiales de los tiburones, un «brazo» postanal y estructuras de interpretación dudosa como notocorda y somitos. Estas criaturas usaban aparentemente sus hendiduras branquiales para la alimentación por filtración, como lo hacen hoy en día los cordados inferiores. Aunque los calcicordados parecen tener algunos caracteres cordados correctos en su anatomía, no hay una semejanza convincente entre su esqueleto, de carbonato cálcico, y el de los vertebrados, compuesto por un complejo hidratado de calcio y fosfato, llamado hidroxiapatito. Por ello, y aunque todas estas especulaciones parecen acercarnos a comprender los orígenes de los cordados, todavía no estamos, y quizá nunca lo estemos, en posición de conocer los rasgos precisos del anhelado antecesor. Si conocemos, sin embargo, gran

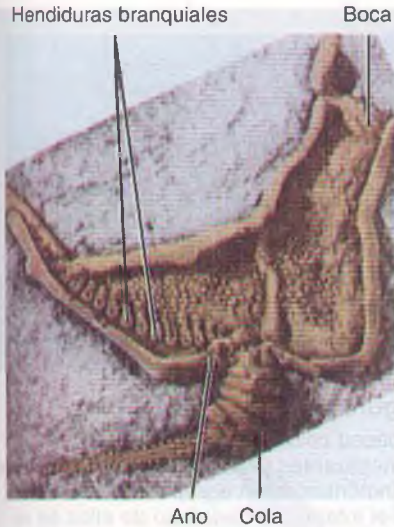


Figura 26-4

Fósil de un equinodermo primitivo, un Calciocordado, que vivió durante el período Ordovícico (450 millones de años atrás). Muestra afinidades tanto con los equinodermos como con los cordados, y puede pertenecer a un grupo antecesor de estos últimos.

Cortesía de R. P. S. Jefferies. *The Natural History Museum. London.*

cantidad de información sobre los dos grupos actuales de protocordados, que descienden de él. De ellos trataremos a continuación.

SUBFILO UROCORDADOS (TUNICADOS)

Los urocordados («cordados con cola») o tunicados comprenden unas 3000 especies ampliamente distribuidas en todos los mares, desde cerca de la costa hasta grandes profundidades. La mayoría son sésiles en estado adulto, aunque hay algunos de vida libre. El nombre tunicados está sugerido por la **túnica** resistente e inerte que reviste y protege al animal, y que contiene celulosa (Figura 26-5). Cuando son adultos, los tunicados son cordados altamente especializados, ya que en la mayoría de las especies solamente la forma larvaria, que se asemeja a un renacuajo microscópico, presenta las características distintivas de los cordados. Durante la metamorfosis, la notocorda (que en las larvas está restringida a la cola, de ahí el nombre del grupo, urocordados) y la cola desaparecen, y el cordón nervioso dorsal queda reducido a un simple ganglio.



Figura 26-5

Estructura de un tunicado común, *Ciona* sp.

Los urocordados están divididos en tres clases: **Ascidiáceos** (*G. askiolion*, bolsita + *aceos*, sufijo), **Larváceos** (*L. larva*, espíritu + *aceos*, sufijo) y **Taliáceos** (*G. thalia*, exuberancia + *aceos*, sufijo). De ellos, los miembros de los ascidiáceos son, con diferencia, los más comunes y mejor conocidos. A menudo son llamados «jeringas de mar» debido a que algunas especies descargan con fuerza un chorro de agua por el sifón exhalante cuando se les irrita. Todas las especies de ascidias, excepto unas pocas, son animales sésiles, fijados a rocas u otros sustratos duros, como pilotes o cascos de barcos. En muchas regiones se encuentran entre los animales intermareales más abundantes.

Las ascidias pueden ser solitarias, coloniales o compuestas. Cada una de las formas coloniales y solitarias tiene su propia túnica, pero entre las compuestas muchos individuos pueden compartir la misma túnica (Figura 26-6). En algunas de estas ascidias compuestas, cada miembro tiene su propio sifón inhalante, pero la abertura exhalante es común al conjunto.

Las ascidias solitarias (Figura 26-5) son normalmente formas esféricas o cilíndricas. Tapizando la túnica hay una mem-



Figura 26-6

Ascidia compuesta, *Botryllus* sp. muy común en aguas costeras poco profundas y pozos intermareales. Cada una de las estructuras en estrella representa un conjunto colonial, en el cual los brazos de la estrella son individuos, cada uno con su propio sifón delante, al final del brazo. Todos se unen centralmente, donde comparten una túnica común, formando una ascidia compuesta.

brana interna, el **manto**. Hacia el exterior se observan dos salientes: el **sifón inhalante**, que corresponde al extremo anterior del cuerpo, y el **sifón exhalante**, que marca el lado dorsal. Cuando la jeringa de mar se hincha, el agua entra por el sifón inhalante y pasa a una espaciosa **faringe** ciliada que está finamente perforada por hendiduras branquiales, formando una complicada especie de cesta. El agua pasa a través de las hendiduras branquiales hacia una **cavidad atrial**, y de ahí al exterior a través del sifón exhalante.

La alimentación depende de la formación de una red de moco secretada por un surco glandular, el **endostilo**, situado a lo largo de la línea medioventral de la faringe. Los cilios de las barras branquiales de la faringe integran el moco en una lámina que se extiende dorsalmente a través de la cara interna de la faringe. Las partículas alimentarias capturadas en la abertura inhalante quedan atrapadas en la red mucosa, que es entonces transformada en un cordón y transportada posteriormente por los cilios al esófago y al estómago. Los nutrientes se absorben en el tubo digestivo y los desechos indigeribles se expulsan por el ano, situado cerca del sifón exhalante.

El sistema circulatorio consiste en un corazón ventral y dos grandes vasos, uno a cada lado del corazón; estos vasos conectan con un sistema difuso de vasos

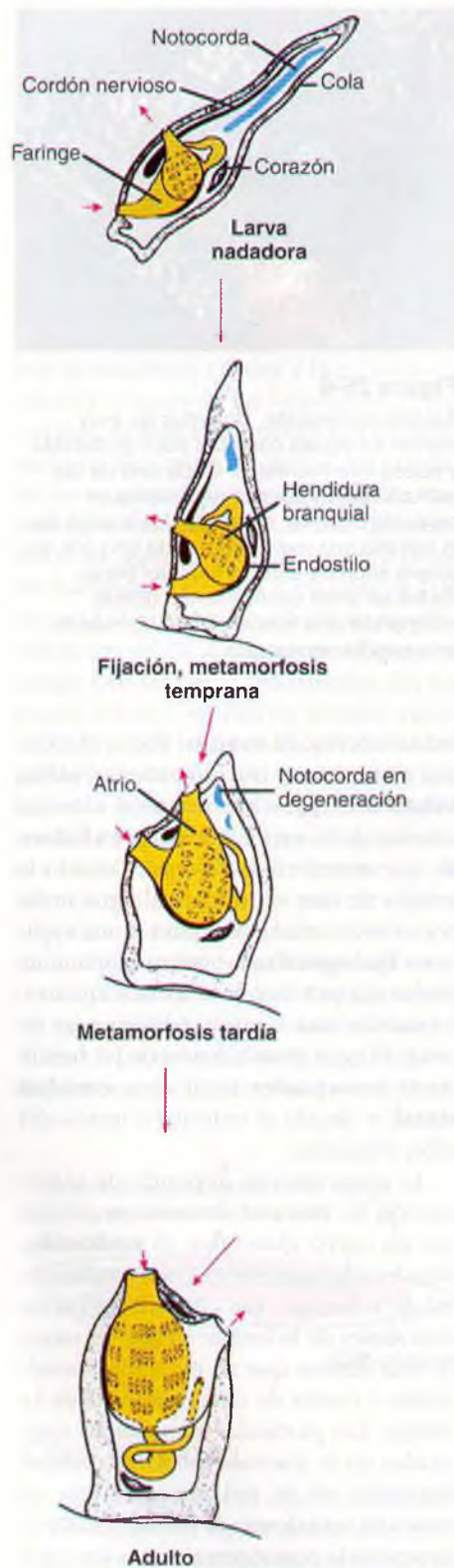


Figura 26-7

Metamorfosis de una ascidia solitaria a partir del estado larvario planctónico.

menores y espacios sanguíneos al servicio de la «cesta» faríngea (donde se produce el intercambio respiratorio), los órganos digestivos, las gónadas y otras estructuras. Una característica singular, que no se encuentra en ningún otro cordado, es que el corazón conduce la sangre primero en una dirección durante unos cuantos latidos, después hace una pausa, invierte su acción y dirige la sangre en dirección opuesta durante otros pocos latidos. Otro rasgo subrayable es la presencia de niveles significativamente altos de elementos extraños en la sangre, como vanadio o niobio. La concentración de vanadio en la jeringa de mar *Ciona* puede alcanzar dos millones de veces su concentración en el agua de mar. La función de estos metales raros es un misterio.

El sistema nervioso está reducido a un **ganglio nervioso** y a un plexo localizados en el lado dorsal de la faringe. Bajo el ganglio nervioso se encuentra la **glándula subneural**, que se comunica con la faringe por medio de un conducto. Aparentemente esta glándula toma muestras del agua que entra en la faringe, y adicionalmente puede llevar a cabo una función endocrina relacionada con la reproducción. Las ascidias adultas carecen de notocorda.

Las jeringas de mar son hermafroditas, generalmente con ovarios y testículos únicos en el mismo animal. Las células germinales son transportadas por conductos hasta la cavidad atrial y de allí al agua circundante, donde se produce la fecundación.

De las cuatro características principales de los cordados, las ascidias adultas sólo poseen una: las hendiduras branquiales faríngeas. Sin embargo, la forma larvaria revela el secreto de su verdadero parentesco. La larva renacuajo (Figura 26-7) es una forma alargada y transparente con las cuatro características de los cordados: una notocorda, un cordón nervioso dorsal hueco, una cola propulsora postanal y una gran faringe con endostilo y hendiduras branquiales. La larva no se alimenta, pero nada durante bastantes horas antes de unirse verticalmente mediante su papila adhesiva a algún objeto sólido. Sufrir entonces una metamorfosis retrógrada para convertirse en adulto sésil, tan modificado que es difícilmente reconocible como cordado.

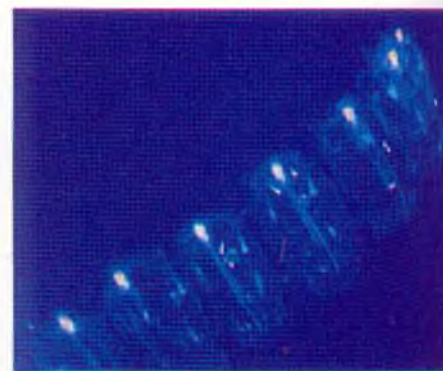


Figura 26-8

Taliáceo colonial. Los individuos transparentes y delicados de esta especie planctónica están agrupados en cadena. En el interior de cada uno de ellos se ve una gónada (en blanco), un tubo digestivo opaco y una larga barra branquial serrada.

Los tunicados de la clase Taliáceos son formas pelágicas semejantes a un barril o a un limón, con cuerpos transparentes y gelatinosos que, a pesar del considerable tamaño que alcanzan algunas especies, son casi invisibles en la superficie soleada del agua. El cuerpo cilíndrico de los taliáceos está típicamente rodeado de bandas de musculatura circular, con los sifones inhalante y exhalante en extremos opuestos (Figura 26-8). El agua bombeada a través del cuerpo por contracciones musculares (no por cilios, como en las ascidias) se utiliza para la locomoción por una especie de propulsión a chorro, para la respiración y como una fuente de partículas alimenticias que son filtradas en superficies mucosas. Muchos están provistos de órganos luminosos y emiten una luz brillante por la noche. La mayor parte del cuerpo es hueca, con las vísceras formando una masa compacta en el lado ventral.

El ciclo vital de los taliáceos es a menudo complejo y está adaptado para responder a incrementos repentinos de su fuente de alimento. La aparición de gran cantidad de fitoplancton, por ejemplo, es seguida por un incremento explosivo de la población que conduce a una densidad de taliáceos extremadamente alta. Formas comunes son *Doliolum* y *Salpa*, los cuales se reproducen por alternancia de generaciones sexuales y asexuales. Se cree que los taliáceos han evolucionado a partir de antecesores sésiles, como hicieron las ascidias.

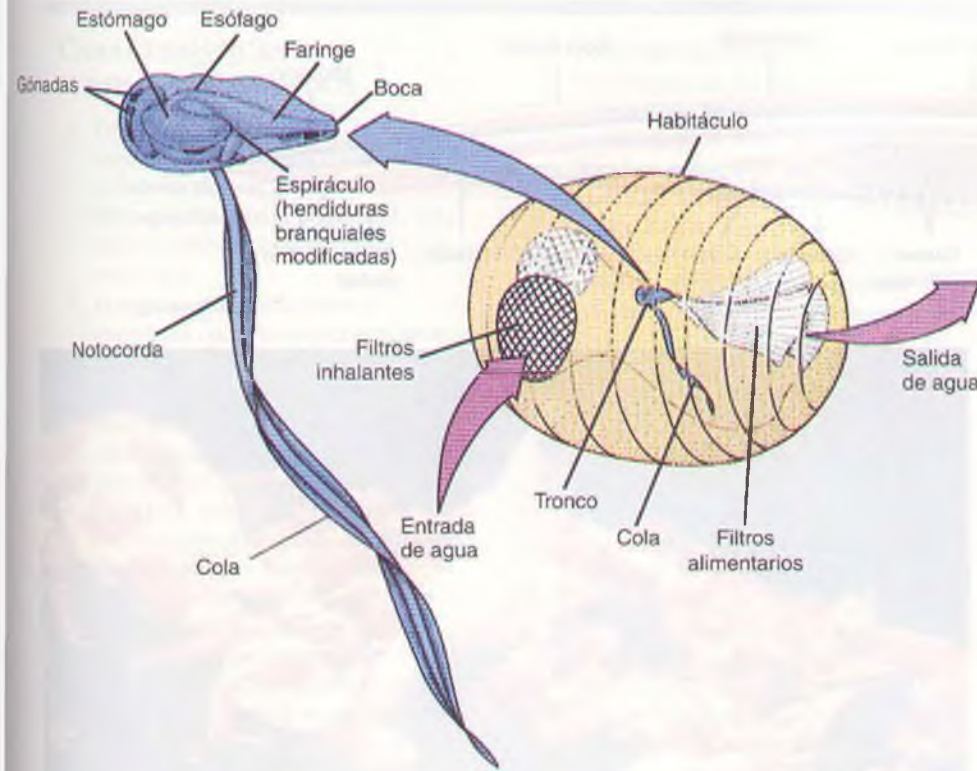


Figura 26-9

Larvaceo adulto (izquierda) y su situación dentro de su habitáculo, delicado y transparente (derecha), aproximadamente del tamaño de una nuez. Cuando los filtros alimentarios se obturan con comida, el tunicado abandona su vivienda y construye una nueva.

La tercera clase de tunicados, los Larvaceos (Apendicularios en algunas clasificaciones) son curiosas criaturas pelágicas parecidas a un renacuajo torcido. Se alimentan mediante un método único en el Reino Animal. Cada uno de ellos construye un habitáculo como de gasa, una delicada esfera de moco hueca y transparente entrelazada con filtros y pasajes por los que circula el agua (Figura 26-9). Las partículas de alimento atrapadas en un filtro en el interior del habitáculo son conducidas a la boca del animal a través de un tubo. Cuando los filtros se obstruyen con desechos, lo que ocurre aproximadamente cada cuatro horas, el larvaceo abandona su habitáculo y construye uno nuevo, un proceso en el que invierte sólo unos pocos minutos. Como los taliáceos, los larvaceos pueden constituir poblaciones densas muy rápidamente cuando el alimento es abundante. Bucear a través de estos animales, que tienen el tamaño aproximado de nueces, es como nadar a través de una tormenta de nieve. Los larvaceos son pedomórficos, esto es, son animales sexualmente maduros que han

retenido la forma corporal larvaria de sus antecesores evolutivos (ver la nota explicativa de la pedomorfosis en la p. 496).

SUBFILO CEFALOCORDADOS

Los cefalocordados son las lancetas marinas: delgados animales comprimidos lateralmente y transparentes, de 5 a 7 cm de longitud (Figura 26-10) que habitan los fondos arenosos de las aguas costeras de todo el mundo. Las lancetas llevaron originalmente el nombre genérico *Amphioxus* (G. *amphi*, ambos extremos + *oxys*, apuntado), más tarde abandonado por prioridad a *Branchiostoma* (G. *branchia*, branquias + *stoma*, boca). Esto dejó «anfioxo» como un nombre común adecuado para las 25 especies de este diminuto subfilo. Cuatro especies de anfioxo se encuentran en las aguas costeras de Norteamérica.

El anfioxo es especialmente interesante, ya que posee las cuatro características distintivas de los cordados de una forma simple. El agua entra por la boca,

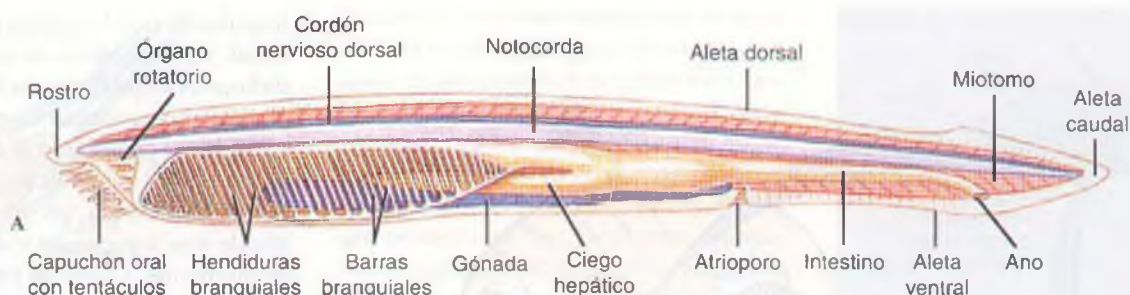
impulsada por los cilios de la cavidad bucal, y pasa a través de numerosas hendiduras branquiales en la faringe, donde el alimento es atrapado en moco y posteriormente trasladado al intestino. Aquí las partículas alimenticias se separan del moco y pasan a un ciego hepático, donde son fagocitadas y digeridas intracelularmente. Como en los tunicados, el agua filtrada es conducida al atrio y abandona el cuerpo por un atrioporo (equivalente al sifón exhalante de los tunicados).

El sistema circulatorio cerrado es complejo para un cordado tan simple. El patrón de corrientes es marcadamente similar al de los peces primitivos, aunque no existe corazón. La sangre es bombeada hacia delante en la aorta ventral por contracciones peristálticas de la pared del vaso, y pasa después a través de las arterias branquiales (arcos aórticos) en las barras branquiales, a las dos aortas dorsales, que después se unen para constituir una única aorta. Desde aquí la sangre se distribuye a los tejidos corporales por microcirculación y se recoge en venas que la devuelven a la aorta ventral. La sangre carece de eritrocitos y hemoglobina, por lo que se piensa que solamente transporta nutrientes, sin intervenir en el intercambio gaseoso.

El sistema nervioso se centra alrededor de un cordón nervioso hueco situado sobre la notocorda. Pares de nervios espinales emergen en cada segmento miomérico (muscular) del tronco. Los órganos de los sentidos son receptores simples, impares y bipolares situados en distintas partes del cuerpo. El «cerebro» es una simple vesícula en el extremo anterior del cordón nervioso.

Los sexos son separados. Las células sexuales se liberan en la cavidad atrial y salen por el atrioporo al exterior, donde se produce la fecundación. La segmentación es total (holoblástica), y se produce una gástrula por invaginación. Las larvas maduran pronto tras la puesta y asumen gradualmente la forma de adultos.

Ningún otro cordado exhibe las características diagnósticas de los cordados tan claramente como el anfioxo. Además de los cuatro rasgos anatómicos distintivos de los cordados, el anfioxo posee varias características que anticipan el patrón de los vertebrados. Entre ellas está un diver-

**Figura 26-10**

Anfioxo. Este interesante cefalocordado, habitante de los fondos, posee las cuatro características distintivas de los cordados (notocorda, cordón nervioso dorsal, hendiduras branquiales faríngeas y cola postanal). Se cree que el antecesor de los vertebrados tenía una organización similar. **A**, Estructura interna. **B**, Anfioxo vivo en la posición típica para alimentarse por filtración. Véase el capuchón oral con tentáculos alrededor de la boca.



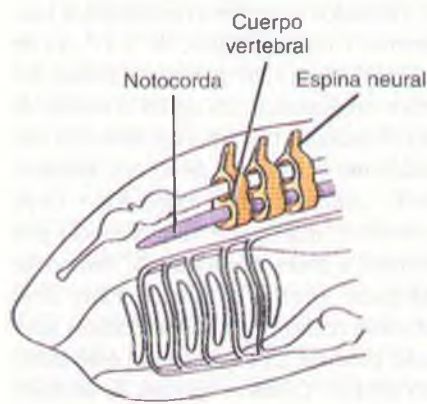
tículo hepático, un ciego que recuerda al páncreas de los vertebrados en su secreción de enzimas digestivos, la musculatura del tronco segmentada y el patrón circulatorio básico de los cordados más avanzados. Como se trata más adelante (p. 497), muchos zoólogos consideran al anfioxo como un descendiente vivo del antecesor que dio lugar tanto a los cefalocordados como a los vertebrados. En tal caso, y en términos cladistas, los Cefalocordados son el grupo hermano de los Vertebrados (Figura 26-3).

SUBFILO VERTEBRADOS (CRANEADOS)

El tercer subfilo de los cordados es el amplio y diverso grupo de los vertebrados. Este grupo monofilético comparte las características básicas de los cordados con los otros dos subfilos, pero, además, presenta una serie de homologías nuevas que los otros no tienen. El otro nombre del subfilo, Craneados, describe mejor al grupo ya que todos ellos presentan un cráneo (envuelta ósea o cartilaginosa del encéfalo) pero no todos tienen vértebras, como los peces sin mandíbulas.

ADAPTACIONES QUE HAN GUIADO LA EVOLUCIÓN DE LOS VERTEBRADOS

Desde los peces más primitivos hasta los mamíferos, la evolución de los vertebrados se ha guiado por adaptaciones básicas especializadas del endoesqueleto vivo, faringe y respiración eficaz, sistema nervioso avanzado y extremidades pares.



Endoesqueleto vivo

El esqueleto de los vertebrados, como en los equinodermos, es una estructura de soporte interna y de armazón del cuer-

po. Esto es una novedad en la arquitectura animal, ya que los esqueletos de los invertebrados generalmente envuelven el cuerpo. Los exoesqueletos y los endoesqueletos tienen cada uno sus ventajas particulares y sus limitaciones, relacionadas con el tamaño (recuadro de la p. 639). Para los vertebrados, el endoesqueleto vivo posee una ventaja indiscutible sobre el exoesqueleto inerte de los artrópodos: crece con el cuerpo a la vez que lo hace éste, y así permite un tamaño corporal casi ilimitado, con mucha mayor economía de material de construcción. Ciertos vertebrados se han convertido en los mayores animales de la tierra. El endoesqueleto constituye un excelente armazón articulado para los músculos, y a su vez los músculos protegen al endoesqueleto de potenciales impactos dañinos.

Hay que notar que los vertebrados no han perdido por completo la función protectora de una cubierta externa consistente. El cráneo y la caja torácica encierran y protegen órganos vulnerables. La mayoría de los vertebrados están protegidos además con un tegumento duro, a menudo portador de estructuras no vivas, como escamas, pelo y plumas, que pro-

CARACTERÍSTICAS DEL SUBFILO VERTEBRADOS

1. Principales características de los cordados (**notocorda**, **cordón nervioso dorsal**, **hendiduras branquiales** y **cola postanal**), todas ellas manifestadas en algún estado de su ciclo vital.
2. El **tegumento**, básicamente constituido por dos porciones, una **epidermis** externa de epitelio estratificado, formada a partir del ectodermo, y una **dermis** interna, de tejido conjuntivo, que deriva del mesodermo; muchas modificaciones en la piel, entre ellas glándulas, escamas, plumas, garras, astas y pelo.
3. **Endoesqueleto** diferenciado consistente en una columna vertebral (la notocorda persiste en los peces sin mandíbulas, que carecen de vértebras), cinturas apendiculares con dos pares de apéndices articulados derivados del mesodermo somático y un esqueleto cefálico (cráneo y esqueleto faríngeo) derivado principalmente de la cresta neural.
4. Faringe musculosa y perforada; en los peces las hendiduras faríngeas

- presentan branquias y arcos aórticos musculares; en los tetrapodos la faringe, muy reducida, es una fuente embrionaria de tejido glandular.
5. **Muchos músculos** que se insertan en el esqueleto, para permitir los movimientos.
 6. Sistema digestivo completo y ventral respecto de la columna vertebral, provisto de grandes glándulas digestivas, hígado y páncreas.
 7. Sistema circulatorio consistente en un **corazón ventral** de dos a cuatro cámaras; sistema cerrado de vasos sanguíneos con arterias, venas y capilares; líquidos sanguíneos con eritrocitos con hemoglobina y leucocitos; arcos aórticos pares, que conectan las aortas dorsal y ventral, y se ramifican hacia las branquias en los vertebrados acuáticos; en los terrestres presentan modificaciones en la estructura de los arcos aórticos hacia los sistemas pulmonar y sistémico.
 8. **Celoma** bien desarrollado, ampliamente ocupado por los sistemas viscerales.
 9. Sistema excretor constituido por **riñones pares** (tipo mesonéfrico o metanéfrico en los adultos) provistos

de conductos de desagüe a la cloaca o región anal.

10. **Encéfalo** altamente diferenciado; diez o doce pares de **nervios craneales**, generalmente con funciones tanto sensoriales como motoras; un par de nervios espinales por cada primitivo miotomo; **sistema nervioso autónomo** que controla las funciones involuntarias de los órganos internos; **órganos sensoriales especiales** pares derivados de **placodas epidérmicas**.
11. **Sistema endocrino** de glándulas sin conductos dispersadas por el cuerpo.
12. Sexos separados casi siempre; cada sexo contiene gónadas pares con conductos que descargan sus productos en la cloaca o en aberturas cerca del ano.
13. **Plan estructural** que consiste en **cabeza**, **tronco** y **cola postanal**; **cuello** patente en algunos, especialmente en las formas terrestres; dos pares de apéndices por lo general, aunque pueden faltar en algunos; celoma dividido en un espacio pericárdico y una cavidad general del cuerpo; mamíferos con cavidad torácica.

porcionan aislamiento, así como seguridad física.

El endoesqueleto estaba probablemente compuesto al principio por cartilago, que más tarde daría paso al hueso. El cartilago constituye un endoesqueleto perfectamente apropiado para los animales acuáticos. Es superior también al hueso por su rápido crecimiento, por lo que resulta ideal como el primer esqueleto que aparece en todos los embriones de vertebrados. En los agnatos (mixinos y lampreas), los tiburones y sus parientes, incluso en algunos peces óseos primitivos como los esturiones, el endoesqueleto del adulto está compuesto estrictamente de cartilago. El hueso aparece en el endoesqueleto de los vertebrados más evolucionados, quizá porque ofrece dos claras ventajas sobre el cartilago. Primero, sirve como una reserva de fosfato, componente indispensable de compuestos con enlaces de alta energía, de membranas y de ácidos nucleicos. Segundo, sólo el hueso podría proporcionar la estructura fuerte que se requiere en la vida terrestre, donde las traccio-

nes mecánicas sobre el endoesqueleto son mucho mayores que en el agua.

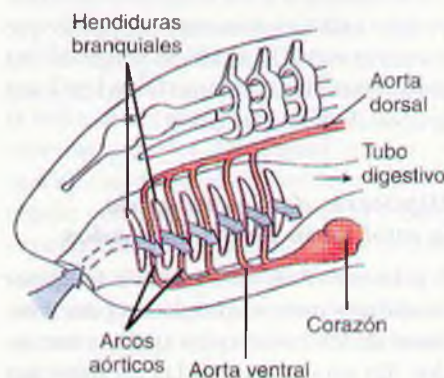
Faringe y respiración eficaz

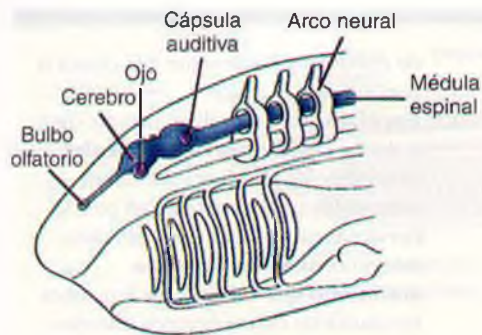
La faringe perforada (hendiduras branquiales), presente en todos los cordados en alguna etapa de su ciclo vital, surgió como un aparato de alimentación por filtración. En los cordados primitivos (como el anfioxo), el agua con las partículas alimenticias en suspensión se dirigía por acción ciliar a través de la boca y salía al

exterior a través de las hendiduras branquiales, donde el alimento quedaba atrapado en moco. Al pasar los protovertebrados de un sistema de vida filtrador a otro depredador, la faringe se modificó como un aparato de alimentación muscular, a través del cual se podía bombear el agua expandiendo y contrayendo la cavidad faríngea. La circulación en las branquias internas se mejoró con la adición de lechos capilares (ausentes en los protocordados) y con el desarrollo de un corazón ventral y arcos aórticos muscularizados. Todos estos cambios proporcionaron un incremento de la tasa metabólica que podría haber acompañado el salto a una vida activa de depredación selectiva.

Sistema nervioso evolucionado

Ningún sistema corporal está asociado más estrechamente con los avances estructurales y funcionales que el sistema nervioso. Con el salto de los antecesores de los vertebrados a un tipo de vida depredador, se hicieron esenciales nue-





vos controles integradores, sensoriales y motores para la localización y captura de presas más grandes. Se desarrollaron pares de órganos sensoriales externos, especialmente diseñados para la recepción a distancia. Estos incluían ojos con lentes y retinas invertidas; receptores de presión, tales como oídos diseñados para el equilibrio y posteriormente rediseñados para incluir recepción sonora, y receptores químicos que incluían receptores del gusto y órganos olfativos exquisitamente sensibles.

El desarrollo de la novedosa cabeza y los órganos sensoriales pares de los vertebrados fue fundamentalmente el resultado de dos innovaciones embrionarias que solamente se encuentran en los vertebrados: la **cresta neural** y las **placodas epidérmicas**. La cresta neural, una población de células epidérmicas situadas a lo largo del tubo neural del embrión, contribuye a la formación de muchas estructuras distintas, como el cráneo, los nervios craneales, el esqueleto branquial y los arcos aórticos. Las placodas epidérmicas son engrosamientos de la ectodermis que aparecen en el extremo anterior, a cada lado del tubo neural. Dan lugar a la nariz, los ojos, los oídos, los receptores gustativos y los mecano y electrorreceptores de la línea lateral. Por tanto, la cabeza de los vertebrados, con sus estructuras sensoriales situadas junto a la boca (posteriormente equipada con mandíbulas para la captura de presas) comenzó por la aparición de tipos celulares completamente nuevos, un suceso raro en la evolución animal.

Extremidades pares

Los apéndices pectorales y pélvicos están presentes en la mayoría de los vertebrados en forma de aletas pares o patas articuladas. Estas se originaron como esta-

bilizadores para la natación y posteriormente se desarrollaron como patas para la locomoción en tierra. Las patas articuladas son especialmente adecuadas para la vida terrestre, ya que permiten efectuar movimientos finamente graduados contra el sustrato.

BÚSQUEDA DEL ORIGEN DE LOS VERTEBRADOS

Los primeros fósiles vertebrados del Paleozoico, los peces ostracodermos sin mandíbulas que se tratarán al final de este capítulo, comparten muchos rasgos novedosos en sus sistemas orgánicos con los vertebrados actuales. Estos sistemas de órganos deben haberse originado en un linaje de cordados invertebrados. Con una sola excepción, no se encuentran cordados invertebrados fósiles. La excepción es *Pikaia gracilens*, una criatura acintada y en cierto modo pisciforme, de unos 5 cm de longitud, descubierta en los famosos estratos de Burgess en la Columbia Británica (Figura 26-11). *Pikaia* es una forma del Cámbrico medio, que precede a los fósiles de vertebrados más antiguos en muchos millones de años. Aunque este fósil no ha sido todavía descrito con detalle, sabemos que poseía una notocorda y las bandas musculares en forma de «V» típicas de los cordados (miotomos). Sin duda *Pikaia* es un cordado. Muestra una considerable semejanza con el anfioxo, al menos en cuanto a la organización general, y puede ser, de hecho, un cefalocordado primitivo. *Pikaia* es un fósil «provocativo», pero hasta que no se descubran más cordados cámbricos fósiles, no es posible establecer su relación con los primeros vertebrados. En ausencia de más evidencias del registro fósil, las especulaciones sobre el origen de los vertebrados se han enfocado sobre los cefalocordados y los tunicados actuales, ya que está ampliamente aceptado que los vertebrados han debido surgir de una línea relacionada con uno u otro de estos grupos de protocordados.

Hipótesis de Garstang de la evolución de los cordados

A primera vista, no se podría imaginar candidatos menos apropiados para antecesor de los vertebrados que los tunicados. En estado adulto, las ascidias son

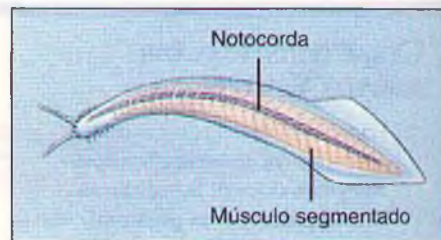


Figura 26-11

Pikaia, el cordado más antiguo que se conoce, de los estratos de Burgess, en la Columbia Británica, Canadá.

formas sésiles que carecen de notocorda, cordón nervioso tubular, cola postanal, órganos de los sentidos y musculatura segmentada. Sin embargo, su larva reúne todos los requisitos para ser un cordado. Llamadas «larvas renacuajo» por su semejanza aparente con las larvas de los anfibios anuros, estas formas pequeñas, que nadan en busca de asentamiento, tienen notocorda, cordón nervioso dorsal y hueco, hendiduras faríngeas y cola postanal, así como un cerebro y órganos de los sentidos.

En la época de su descubrimiento en 1869, la larva renacuajo se consideró como el descendiente de un antiguo antecesor cordado, de vida libre, de los tunicados. Según esto, los adultos se consideraron descendientes degenerados y sésiles de la forma de vida libre. En 1928, W. Garstang, en Inglaterra, introdujo nuevas ideas en el debate. Garstang dio la vuelta a la secuencia: en lugar de que la larva renacuajo diera lugar a una ascidia adulta sésil por degeneración, él sugirió que la ascidia adulta fue el estado ancestral a partir del cual había evolucionado la larva renacuajo como una adaptación para la búsqueda de nuevos hábitat. Posteriormente, Garstang sugirió que en algún momento la larva renacuajo no se transformó en adulto, sino que fue capaz de madurar sus gónadas y reproducirse en estado larvario. Como continuación de la evolución de estas larvas aparecería un nuevo grupo de animales nadadores (Figura 26-12).

Garstang llamó a este **proceso pedomorfosis** (G. país, niño + morphe, forma), un término que describe la presencia de caracteres juveniles o larvarios en el cuerpo del adulto. La originalidad de Garstang respecto a ideas anteriores consistió en la sugerencia de

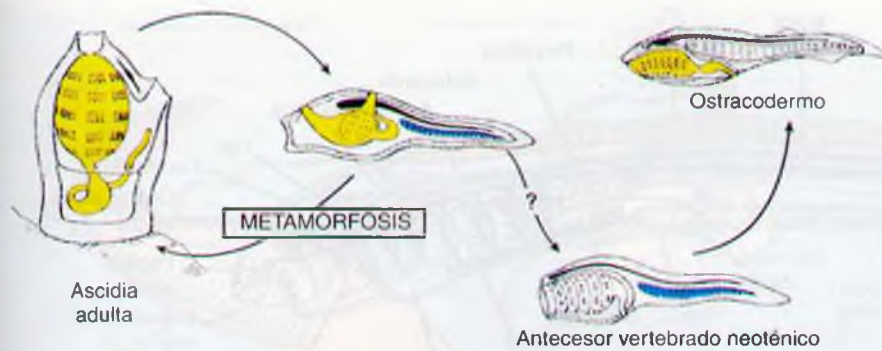


Figura 26-12

Hipótesis de Garstang sobre el origen de los vertebrados. Las ascidias adultas viven en los fondos marinos, pero se reproducen pasando un estado larvario planctónico. Hace más de 500 millones de años, una larva de ese tipo lograría reproducirse en estado libre. Esas formas evolucionarían hacia los ostracodermos, primeros vertebrados conocidos.

que la evolución puede actuar en los estados larvarios de los animales, lo que en este caso condujo al linaje de los vertebrados. La pedomorfosis es un fenómeno bien conocido en varios grupos de animales (p. 541). Además, la hipótesis de Garstang está de acuerdo con observaciones embriológicas. No obstante, está todavía sin demostrar, por lo que entra en el ámbito de la especulación.

La pedomorfosis, o desplazamiento de caracteres larvarios o juveniles ancestrales a un descendiente adulto, puede producirse por tres fenómenos evolutivos y del desarrollo: la neotenia, la progénesis y el desarrollo retardado. En la neotenia, la tasa de crecimiento del cuerpo se ralentiza, de forma que el animal alcanza la madurez sexual sin tener aún la forma adulta. La progénesis es la maduración precoz de las gónadas en un organismo larvario o juvenil, que deja entonces de crecer y nunca alcanza el estado adulto. En el desarrollo retardado, la aparición de un proceso del crecimiento se retrasa con respecto a la madurez reproductora, por lo que la forma adulta ancestral no se ha conseguido todavía en el momento de la reproducción. Por tanto, la neotenia, la progénesis y el desarrollo retardado describen modos diferentes en que puede producirse la pedomorfosis. Los biólogos utilizan el término global pedomorfosis para describir los resultados de estos procesos evolutivos.

Posición del anfioxo

Durante mucho tiempo se ha mantenido la hipótesis de que el anfioxo retiene las características morfológicas del antecesor de los vertebrados. Ningún otro protocordado muestra los rasgos diagnósticos básicos de los cordados de forma tan clara. Sin embargo, y como ya se apuntó en el prólogo de este capítulo (p. 484), actualmente ya no se considera al anfioxo situado en la línea fundamental del origen de los cordados. Carece de cerebro y de todo el equipamiento sensorial que caracteriza a los vertebrados. No hay branquias en la faringe ni musculatura oral o faríngea para bombear el agua a través de las hendiduras branquiales; el flujo de agua se produce en su totalidad por acción ciliar.

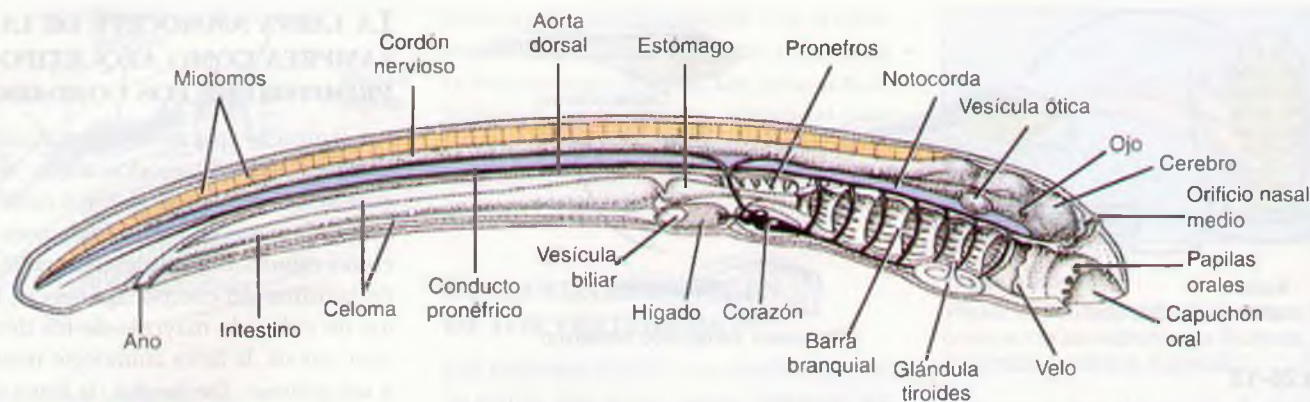
Recientes estudios sobre la expresión de genes homeobox que controlan el patrón corporal de los embriones de los cordados (los genes homeobox se han descrito en la p. 116) sugieren que el antecesor tanto del anfioxo como de los vertebrados poseía una cabeza o región cefálica con cerebro y órganos sensoriales. En el anfioxo y otros cefalocordados, la notocorda crece hacia delante hasta el extremo anterior del animal, enmascarando cualquier rastro de la primitiva región cefálica. A pesar de estas y otras especializaciones, típicas de los cefalocordados modernos, muchos zoólogos piensan que el anfioxo ha retenido el arquetipo de la condición prevertebrada primitiva.

LA LARVA AMMOCETE DE LA LAMPREA COMO ARQUETIPO PRIMITIVO DE LOS CORDADOS

Las lampreas (peces sin mandíbulas de la clase Cefalaspidomorfos, objeto de discusión del próximo capítulo) tienen un estado larvario en agua dulce conocido como estado ammocete (Figura 26-13). En la forma del cuerpo, apariencia, hábitos de vida y la mayoría de los detalles anatómicos, la larva ammocete recuerda a un anfioxo. De hecho, la larva de la lamprea recibió el nombre genérico de *Ammocoetes* (G. *ammos*, arena + *koite*, lecho, refiriéndose al hábitat preferente de la larva), en el siglo XIX, cuando erróneamente se pensó que era un cefalocordado adulto, relacionado estrechamente con el anfioxo. La larva ammocete es tan diferente a la lamprea adulta que el error es comprensible; no fue explicada la relación exacta hasta que se observó la metamorfosis en la lamprea adulta.

La larva de la lamprea tiene un cuerpo largo y delgado con un capuchón oral rodeando a la boca, muy semejante al del anfioxo (Figura 26-13). El ammocete se alimenta por filtración, pero en vez de hacerlo como el anfioxo, absorbiendo agua al interior de la faringe por acción de los cilios, el ammocete crea una corriente mediante bombeo muscular de forma parecida a como lo hacen los peces modernos. En la base de la faringe presenta un endostilo, como en el anfioxo, que produce un moco para atrapar las partículas de comida y pasarlas directamente al intestino. La organización de la musculatura del cuerpo en miotomos, la presencia de una notocorda que funciona como eje esquelético principal y el esquema del sistema circulatorio son características estructurales muy semejantes a las del anfioxo.

La larva ammocete tiene varias características que no presenta el anfioxo y que son homólogas de las correspondientes de los vertebrados. Estas son: un corazón bicameral (atrio y ventrículo); un cerebro dividido en tres partes (prosencefalo anterior, mesencefalo medio y rombencefalo posterior); órganos sensoriales especiales derivados de placodas epidérmicas (dos ojos, uno a cada lado del cerebro medio; una narina mediana y vesículas auditivas a los lados del cerebro medio); una glándula tiroidea, y una

**Figura 26-13**

Larva ammocete, estado larvario dulciacuícola de una lamprea marina. Aunque se parece al anfibio en muchos aspectos, la larva ammocete tiene un encéfalo bien desarrollado, ojos pares, riñón pronefrico y otros caracteres que faltan en el anfibio, pero son representativos del arquetipo de los vertebrados.

glándula hipofisaria. El riñón es pronefrico (p. 661) y conforme con el plan básico de los vertebrados. En vez de las numerosas hendiduras branquiales presentes en el anfibio, la larva ammocete tiene sólo siete pares de bolsas branquiales y otras tantas hendiduras. De las barras branquiales que separan las hendiduras branquiales sobresalen filamentos con lamelas secundarias muy semejantes a las de los peces superiores (Figura 27-27, p. 522). La larva ammocete tiene también un verdadero hígado en lugar del ciego hepático del anfibio, una vesícula biliar y un tejido pancreático (pero no una glándula pancreática diferenciada).

La larva ammocete muestra la condición más primitiva para estos rasgos de todos los vertebrados actuales. Claramente presenta muchos de los caracteres derivados distintivos del grupo, que quedan enmascarados en el desarrollo de otros vertebrados actuales. Puede que su estado sea el más próximo al supuesto arquetipo del vertebrado ancestral.

PRIMEROS VERTEBRADOS: LOS OSTRACODERMOS SIN MANDÍBULAS

Los fósiles más antiguos de vertebrados son esqueletos articulados del Cámbrico tardío de los Estados Unidos, Bolivia y Australia. Eran pequeñas criaturas sin mandíbulas colectivamente llamadas ostracodermos (*G. ostrakon*, concha + *derma*, piel), que pertenecen al grupo de los Agnatos dentro de los vertebrados.

Estos primeros ostracodermos carecían de las aletas pares que en los peces posteriores resultaron tan importantes para la estabilidad (Figura 26-14). Los movimientos natatorios de uno de los primeros grupos, los **heterostracos** (*G. heteros*, diferente + *ostrakon*, concha), también llamados pteraspidiiformes, debían ser lentos e ineficaces, aunque suficientes para propulsarse por el fondo marino en busca de alimento. Con bocas circulares fijas o en forma de hendidura, probablemente filtraban pequeñas partículas de alimento del agua marina o del fondo oceánico. Sin embargo, y a diferencia de los protocordados, los ostracodermos introducían agua en su faringe por bombeo muscular, una innovación importante, que ha sugerido a algunos autores que los ostracodermos pudieron ser predadores móviles, que se alimentaban de presas de cuerpo blando.

El término «ostracodermo» no designa un conjunto evolutivo natural sino que es un término adoptado por conveniencia para describir varios grupos de peces extintos, sin mandíbulas y fuertemente aconizados.

Durante el período Devónico, los heterostracos sufrieron una gran radiación, apareciendo varias formas peculiares, variando en morfología y longitud del hocico, espinas dorsales y placas dérmicas. Sin desarrollar en ningún caso aletas pares o mandíbulas, estos primitivos

vertebrados dominaron durante 150 millones de años, hasta que se extinguieron al final del Devónico.

Otro grupo de ostracodermos, los **osteostracos** (*G. osteon*, hueso + *ostrakon*, concha), también llamados cefalaspídomorfos, convivieron con los heterostracos durante el Devónico. Los osteostracos aumentaron la eficacia de su vida bentónica mediante el desarrollo de aletas pectorales, que localizadas a los lados del escudo cefálico, les permitieron controlar el grado de inclinación y de desviación, lo que aseguraba un movimiento bien dirigido. Un osteostraco típico, como *Cephalaspis* (*G. cephalo*, cabeza + *aspis*, coraza) (Figura 26-14), era un animal pequeño, rara vez superior a los 30 cm de longitud, cubierto por una coraza bien desarrollada, la cabeza por un sólido escudo (redondeado anteriormente) y el cuerpo por placas óseas. No tenía esqueleto axial ni vértebras. Su boca sin mandíbulas carecía de dientes. Otros rasgos distintivos eran un sistema de línea lateral, ojos pares con musculatura asociada compleja y oídos internos con canales semicirculares. La evolución del patrón básico de la cabeza de los vertebrados en los ostracodermos, aunque careciesen de mandíbulas, constituyó un avance de gran importancia en la evolución de los vertebrados. En conjunto, los ostracodermos eran básicamente apropiados para una vida filtradora en los fondos marinos, y disfrutaron de una radiación considerable en los períodos Silúrico y Devónico.

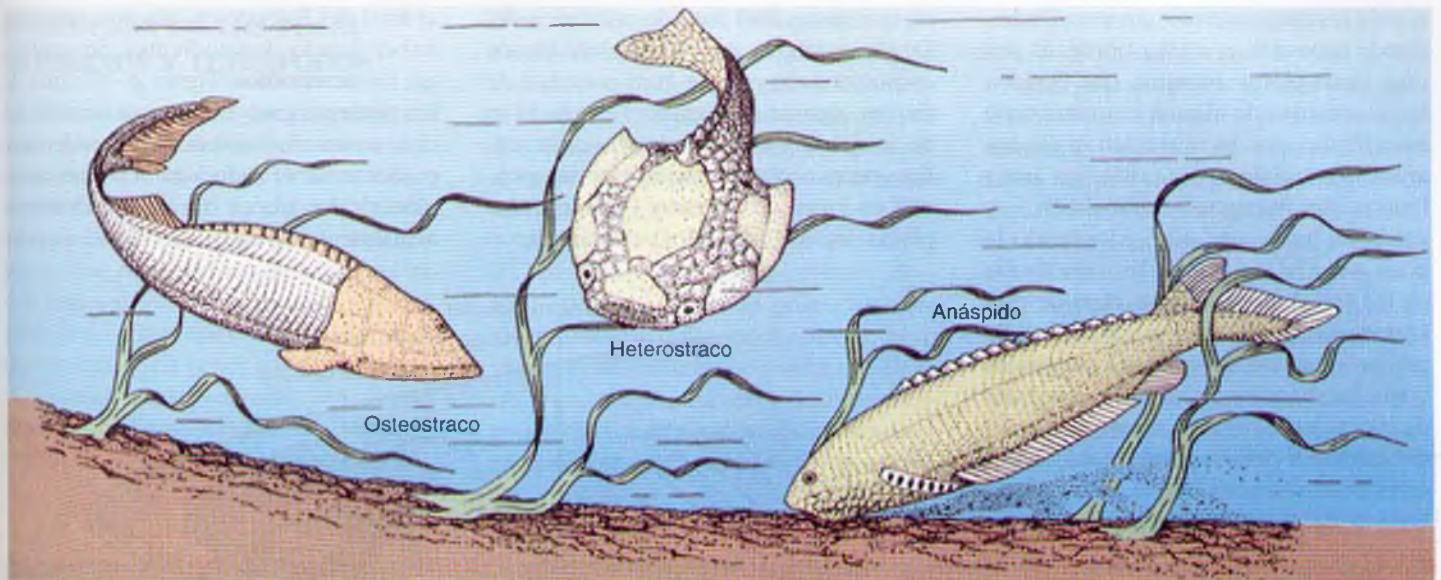


Figura 26-14

Tres ostracodermos, peces sin mandíbulas del Silúrico y Devónico. Se representan tal y como aparecían mientras se alimentaban en los fondos de un mar o lago del Devónico. Eran filtradores, pero empleaban una potente bomba faríngea para introducir agua en la boca, en lugar de los mecanismos ciliares de los protocordados. Se cree que las lampreas modernas derivan de los anáspidos.

El paleozoólogo sueco Erik Stensiö fue el primero que estudió la anatomía fósil con la misma minuciosidad y hasta el mínimo detalle que los anatomistas han aplicado al estudio de los peces vivos. Desarrolló nuevos y precisos métodos para la progresiva demolición de un fósil, unos pocos micrómetros cada vez para revelar estructuras internas. Era capaz de reconstruir no sólo la anatomía ósea, sino también nervios, vasos sanguíneos y músculos, en numerosos grupos de peces del Paleozoico y principios del Mesozoico. Sus métodos innovadores son ahora ampliamente utilizados por los paleozoólogos.

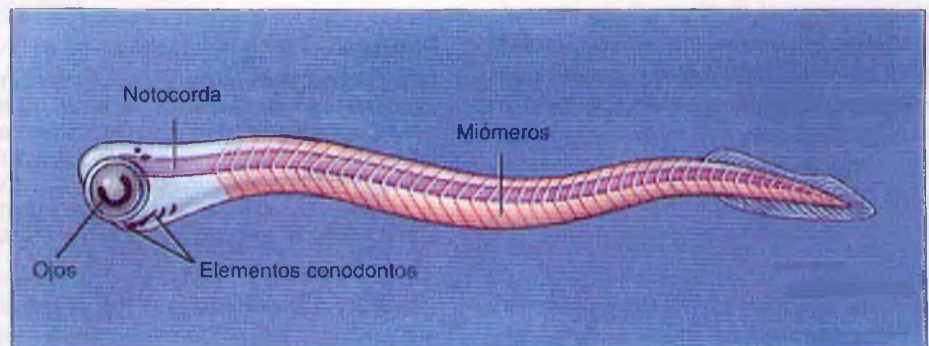


Figura 26-15

Reconstrucción de un conodonto. Superficialmente se parece a un anfibio, pero posee un grado de cefalización mucho mayor (ojos pares y probablemente cápsulas auditivas) y elementos mineralizados semejantes a huesos, todo lo cual indica que se trataba de un vertebrado. Se cree que los elementos duros eran estructuras de soporte para las branquias o parte de un aparato para la alimentación suspensiva.

Durante décadas, los geólogos han utilizado unos extraños fósiles microscópicos con forma de diente, los **conodontos** (*G. konos*, cono + *odontos*, diente), para datar sedimentos marinos del Paleozoico sin tener ni idea del tipo de criatura a la que originalmente pertenecieron. El descubrimiento, a principios de los ochenta, de fósiles completos de conodontos ha cambiado todo ello: los restos pertenecían a un pequeño vertebrado marino (Figura 26-15). Se cree firmemente que cuanto más se sepa sobre los conodontos más importante será el papel que desempeñen en la comprensión del origen de los vertebrados. Sin embargo, y por

el momento, su posición en la filogenia de los vertebrados es objeto de debate.

PRIMEROS VERTEBRADOS MANDIBULADOS

Todos los vertebrados mandibulados, ya sean extintos o vivos, se denominan conjuntamente **gnatostomados** («boca con mandíbulas»), en contraste con los vertebrados sin mandíbulas, los **agnatos** («sin mandíbulas»). Los agnatos actuales, lampreas y mixines, se llaman también ciclóstomos («boca circular»). Los gnatostomados son un grupo monofilético, ya que la presencia de mandíbulas es un carácter deri-

vado compartido por todos los peces mandibulados y los tetrápodos. Los agnatos, en cambio, se caracterizan por la ausencia de mandíbulas (un carácter primitivo) y son, por tanto, seguramente parafiléticos.

El desarrollo de mandíbulas constituyó uno de los avances más importantes en la evolución de los vertebrados. Las ventajas de poseer mandíbulas son obvias, ya que permiten la depredación sobre un alimento más grande y activo, inalcanzable para los vertebrados sin mandíbulas. Las mandíbulas aparecen mediante modificaciones de los dos primeros arcos branquiales cartilaginosos. Los comienzos de este cambio pueden observarse en algu-

nos de los ostracodermos sin mandíbulas, donde la boca llega a estar bordeada por unas duras placas dérmicas, que podrían ser manejadas de alguna manera como mandíbulas por la musculatura de los arcos branquiales. Más tarde, los arcos branquiales anteriores se articularon y se doblaron hacia adelante, adoptando la posición característica de las mandíbulas de los vertebrados. Las pruebas de esta importante transformación son triples. En primer lugar, tanto los arcos branquiales como las mandíbulas se forman a partir de barras superiores o inferiores que se doblan hacia delante y están articuladas en el centro (Figura 26-16). En segundo lugar, tanto los arcos branquiales como las mandíbulas derivan de las células de la cresta neural y no del tejido mesodérmico, como la mayor parte de los huesos. Y tercero, la musculatura de las mandíbulas es homóloga de la musculatura original de soporte de las branquias. Tan importante como esta remodelación morfológica drástica es el destino subsiguiente de los huesos mandibulares: su transformación en los osículos del oído medio de los mamíferos (ver recuadro de la p. 738).

Entre los primeros vertebrados mandibulados se encontraban los **placodermos** (*G. plax*, placa + *derma*, piel) fuertemente acorazados; su primera aparición

en el registro fósil data de principios del Devónico (Figura 26-17). Los placodermos evolucionaron en una gran variedad de formas, algunas muy grandes (hasta 10 m de longitud!) y de apariencia grotesca. Eran peces acorazados, cubiertos con escamas en forma de diamante o con grandes placas óseas. Todos ellos se extinguieron

al final del Paleozoico, sin que parezcan haber dejado descendientes. Sin embargo, los **acantodios** (Figura 26-17), uno de los primeros grupos de peces mandibulados, contemporáneos de los placodermos, pudieron haber dado lugar a la gran radiación de los peces óseos que dominan actualmente las aguas de todo el mundo.

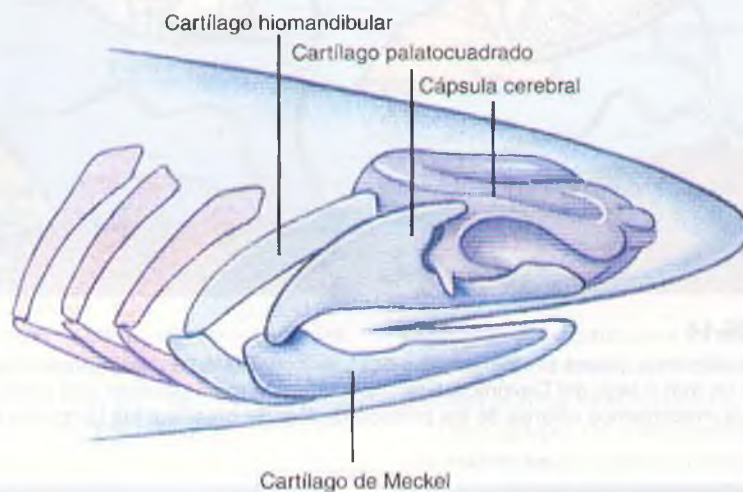


Figura 26-16

Cómo adquirieron los vertebrados las mandíbulas. La semejanza entre las mandíbulas y los soportes branquiales de los peces primitivos, como este tiburón del Carbonífero, sugiere que la mandíbula superior (el palatoc cuadrado) y la mandíbula inferior (el cartilago de Meckel) evolucionaron a partir de estructuras que originalmente funcionaron como soportes branquiales. Los soportes branquiales inmediatamente por detrás de las mandíbulas están articulados, como éstas, y sirven para unirlos a la caja craneana. Restos de esta transformación son visibles durante el desarrollo de los tiburones modernos.

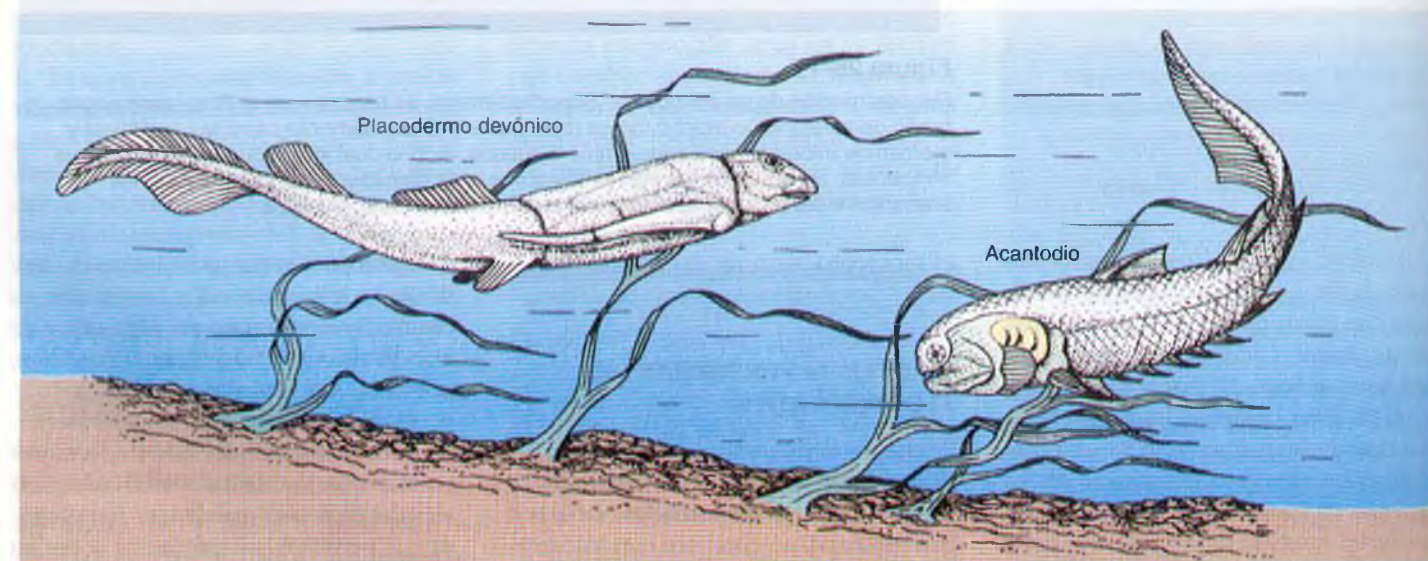


Figura 26-17

Peces mandibulados primitivos del período Devónico, hace 400 millones de años. Se muestran: un placodermo (izquierda) y un acantodio (derecha). Las mandíbulas y los soportes branquiales a partir de los cuales evolucionaron aquéllas se formaron a partir de células de la cresta neural, un carácter diagnóstico de los vertebrados. Los placodermos, los más primitivos de los peces con mandíbulas, eran probablemente nadadores torpes, a pesar de tener aletas pares, pectorales y pelvianas. Otros peces mandibulados estaban menos acorazados que los placodermos y pudieron ser depredadores más eficaces.

EVOLUCIÓN DE LOS PECES MODERNOS Y TETRÁPODOS

La reconstrucción de los orígenes del vasto y variado conjunto de los modernos vertebrados vivientes está, como hemos visto, basada fundamentalmente en las pruebas del registro fósil. Por desgracia, ese registro fósil de los vertebrados más antiguos es a menudo incompleto, y nos da menos información de la que nos gustaría tener sobre las posteriores tendencias evolutivas. Las afinidades son mucho más fáciles de establecer conforme el registro fósil es más com-

pleto. Por ejemplo, el proceso evolutivo desde los antecesores reptilianos a las aves y los mamíferos ha sido sólidamente establecido a partir del relativamente abundante registro fósil. Por el contrario, el origen de los peces modernos es todavía oscuro e incierto.

A pesar de la dificultad de establecer las líneas evolutivas de los vertebrados, éstos son claramente un grupo monofilético, diferenciado por poseer un gran número de caracteres comunes. Descienden casi seguramente de un ancestro común, aunque desconocemos aún en qué grupo de cordados se encuentra

su origen. En su evolución, los vertebrados se dividieron tempranamente en dos troncos principales, los agnatos y los gnatostomados. Estos dos grupos se diferencian en muchos aspectos fundamentales, además de la patente carencia de mandíbulas en los agnatos, y su presencia en los gnatostomados. La aparición de mandíbulas y aletas pares fueron innovaciones decisivas en la evolución de los vertebrados, quizás las razones más importantes para su gran radiación, que dio lugar a los peces modernos y a todos los tetrápodos, incluido el lector de este libro.

Resumen

El filo Cordados recibe su nombre de la notocorda en forma de varilla que forma un eje corporal rígido en alguna etapa del ciclo vital de cada cordado. Todos los cordados comparten cuatro características distintivas que los separan de cualquier otro filo: notocorda, cordón nervioso tubular dorsal, hendiduras branquiales faríngeas y cola postanal. Dos de los tres subfilos de cordados son invertebrados y carecen de cabeza bien desarrollada. Son los urocordados (tunicados), la mayoría de los cuales son sésiles cuando son adultos, pero que poseen todos un estado larvario nadador, y los cefalocordados (lancetas), animales pisciformes que incluyen al famoso anfioxo.

Se cree que los cordados descienden de antecesores semejantes a equinodermos, probablemente en el período Precámbrico, pero el verdadero origen de los cordados no es todavía, y puede que nunca lo sea, conocido con certeza. En conjunto, los cordados tienen una unidad fundamental de sistemas orgánicos y esquema corporal mayores que la que presentan muchos filos de invertebrados.

El subfilo Vertebrados está formado por los miembros con huesos del reino animal (los vertebrados sin mandíbulas actuales, mixines y lampreas, carecen en realidad de vértebras, pero se incluyen en los vertebrados por tradición, ya que comparten numerosas homologías). Se caracterizan como grupo por po-

seer una cabeza bien desarrollada, por su tamaño comparativamente grande, alto grado de movilidad y patrón corporal particular. Lo que implica varias características distintivas que han conducido al enorme éxito del grupo. Las más importantes de estas características son: el endoesqueleto vivo, que permite el crecimiento continuo y proporciona un buen armazón para el anclaje y la acción eficaces de la musculatura; una faringe perforada por hendiduras branquiales (perdidas o muy modificadas en los vertebrados superiores) con un enorme incremento de la eficacia respiratoria; un sistema nervioso avanzado con una clara separación del cerebro y la médula espinal, y extremidades pares.

Cuestionario

1. ¿Cuál es la prueba por la que los siete filos de deuteróstomos deben considerarse como un grupo natural?
2. Explique cómo la utilización de la clasificación cladista para los vertebrados produce importantes reorganizaciones de los taxones tradicionales (tómese como referencia la Figura 26-3).
3. Nombre cuatro características compartidas por todos los cordados y explique la función de cada una de ellas.
4. ¿En qué fundamentos se apoya la idea de que los cordados evolucionaron dentro del conjunto de los deuteróstomos? ¿Qué características posee el grupo de los calcicordados (equinodermos fósiles) que sugieren que poseen un gran parecido con el antecesor de los cordados? ¿Por qué no se considera ni a los anélidos ni a los artrópodos como posibles taxones hermanos de los cordados?
5. Nombre los dos subfilos invertebrados de los cordados y cite tres características distintivas de cada uno de ellos.
6. Tanto las jeringas de mar (urocordados) como las lancetas (cefalocordados) se alimentan por filtración. Describa el sistema de captación de alimento de una ascidia y explique sus semejanzas y diferencias con el anfioxo.
7. Explique por qué es necesario conocer el ciclo vital de una ascidia para comprender que los tunicados son cordados.
8. ¿Cuál es la característica distintiva del modo de alimentación de un tunicado larváceo?
9. Enumere cuatro adaptaciones que guiaron la evolución de los vertebrados y explique cómo ha contribuido cada una de ellas al éxito del grupo.
10. Discuta la hipótesis de Garstang de la evolución larvaria de los cordados.
11. Explique por qué el plan corporal del anfioxo ha sido considerado como un esquema del primitivo plan corporal de los vertebrados.
12. Distinga entre ostracodermos y placodermos. ¿Qué importantes avances evolutivos aparecen en cada uno de ellos para la evolución de los vertebrados? ¿Qué son los conodontos?

Bibliografía

- Véase también la Bibliografía general de la Parte III, p. 631.
- Allredge, A. 1976. Appendicularians. *Sci. Am.* **235**:94-102 (July). *Describe la biología de los larváceos, que construyen delicados habitáculos para atrapar alimento.*
- Bone, Q. 1979. The origin of chordates. Oxford Biology Readers, No. 18. New York, Oxford University Press. *Excelente síntesis de la hipótesis y de las discrepancias que conlleva un problema no resuelto.*
- Carroll, R. L. 1988. Vertebrate paleontology and evolution. New York, W. H. Freeman & Company. *Tratamiento muy competente del registro fósil de los vertebrados. Los primeros dos capítulos contienen excelentes discusiones de la clasificación cladista de los vertebrados, el arquetipo vertebrado y el origen de los rasgos distintivos del grupo.*
- Gans, C. 1989. Stages in the origin of vertebrates: analysis by means of scenarios. *Biol. Rev.* **64**:221-268. *Revisa los caracteres diagnósticos de los protocordados y los vertebrados primitivos y presenta un escenario para la transición protocordados-vertebrados.*
- Gould, S. J. (ed.). 1993. The book of life. New York, W. W. Norton & Company. *Un vasto y profusamente ilustrado recorrido por (casi toda) la biología de los vertebrados.*
- Jeffries, R. P. S. 1986. The ancestry of the vertebrates. Cambridge. Cambridge University Press. *Jeffries propone a los calcicordados como antecesores directos de los vertebrados, un punto de vista que no todos los zoólogos están dispuestos a aceptar. En cualquier caso, este libro es un excelente resumen de los grupos de deuterostomos y de las diversas hipótesis en litigio.*
- Long, J. A. 1995. The rise of fishes: 500 million years of evolution. Baltimore. The Johns Hopkins University Press. *Una autorizada y ampliamente ilustrada historia evolutiva de los peces.*
- Pough, F. H., J.B. Heiser, y W. N. McFarland. 1989. Vertebrate life, ed. 3. New York, Macmillan Publishing Company. *Morfología, fisiología, ecología y conducta de los vertebrados, todo ello encajado en un marco cladista.*

27

Los peces

*Filo Cordados,
Clases Mixines,
Cefalaspídomorfos,
Condriictios y Osteíctios*



¿Qué es un pez?

En el lenguaje común, y de forma especial antiguamente, el término «pez» designaba a un abigarrado conjunto de animales acuáticos, sin límites ni definición precisa. Incluso los biólogos de tiempos pasados cayeron en este error. Los naturalistas del siglo XVIII calificaron como peces a focas, ballenas, anfibios, cocodrilos, incluso hipopótamos y cierto número de invertebrados acuáticos. Más tarde los biólogos «hilaron más fino» y descartaron primero a los invertebrados y después los vertebrados superiores, estrechando así los límites de su concepción de «pez». Hoy en día reconocemos como tal a un vertebrado acuático, ectotérmico, que respira por medio de branquias y que posee aletas y una piel generalmente cubierta por escamas. Incluso este concepto moderno es controvertido al menos como unidad taxonómica,

porque los peces no son un grupo monofilético. El antecesor común de todos los peces lo es también de los vertebrados terrestres, que no entran en los límites del término «pez», a no ser que lo usemos en un sentido muy poco tradicional. Como los peces viven en un hábitat básicamente extraño para el hombre, la gente no ha apreciado en su totalidad la increíble diversidad de estos animales. A pesar de ello, y admirados o no por el hombre, los peces han disfrutado de una intensa diversificación que ha dado lugar a las cerca de 24 600 especies actuales (más que todas las restantes especies de vertebrados juntas), con adaptaciones que les han permitido adecuarse a casi cualquier entorno acuático concebible. Ningún otro animal amenaza su dominio de los mares. ■

POSICIÓN EN EL REINO ANIMAL

Los peces constituyen un vasto conjunto de vertebrados acuáticos con aletas, que respiran por branquias. Son los miembros más antiguos y más diversos del subfilo Vertebrados en el filo Cordados; constituyen cuatro de las ocho clases de vertebrados y la mitad de sus aproximadamente 48 000 especies conocidas. Aunque son un conjunto heterogéneo, muestran una continuidad filogenética dentro del grupo y con los vertebrados tetrápodos. Los peces sin mandíbulas, mixines y lampreas, son las formas actuales que más se parecen a los ostracodermos acorazados que aparecieron en el período Cámbrico de la era Paleozoica. Los actuales peces mandibulados, tanto cartilaginosos como óseos, están relacionados filogenéticamente con los acantodios, un grupo de peces mandibulados contemporáneo de los placodermos de los periodos Silúrico y Devónico de la era Paleozoica. Los vertebrados tetrápodos, los anfibios, los reptiles, las aves y los mamíferos se originaron de una línea de

peces óseos, los sarcopterigios (peces de aletas carnosas). La evolución de los peces significó la aparición de numerosos avances en la historia de los vertebrados.

APORTACIONES BIOLÓGICAS

1. El patrón corporal básico de los vertebrados quedó establecido en el antecesor común de todos ellos. Lo más importante fue la evolución del **tejido óseo celular** y el **primer endoesqueleto**. La **columna vertebral** reemplazó a la notocorda como eje de soporte en los vertebrados adultos y proporcionó anclaje para el cráneo, la musculatura y las extremidades.
2. Con el **encéfalo** y la **médula espinal** encerrados y protegidos dentro del cráneo y la columna vertebral, los primitivos peces fueron los primeros animales que aislaron el sistema nervioso central del resto del cuerpo. Se desarrollaron **órganos sensoriales especializados** para el gusto, el olfato y el oído, con un cerebro tripartito. Otras innovaciones sensoriales son un oído interno con canales

- semicirculares, complejos sistemas de línea lateral y complicadas musculaturas oculares.
3. El desarrollo de **mandíbulas con dientes** permitió la captura de grandes presas móviles. Esto dio lugar a una «carrera de armamentos» depredador-presa que constituyó uno de los principales elementos de la evolución de los vertebrados.
 4. El desarrollo de **aletas pectorales y pélvicas pares** sujetas por las cinturas respectivas proporcionó una maniobrabilidad muy mejorada, además de constituir los precursores de las extremidades de los vertebrados tetrápodos.
 5. Los peces desarrollaron las adaptaciones fisiológicas adecuadas que les permitieron invadir todos los tipos imaginables de hábitat acuáticos. El origen de los pulmones y la ingestión de aire en los primeros peces de aletas carnosas permitió una penetración limitada en hábitat semiterrestres, y preparó la posterior invasión de la tierra por los tetrápodos.

La vida de un pez es producto de la forma de su cuerpo. Su dominio de los ríos, lagos y mares es consecuencia de las muchas formas en que los peces han armonizado su diseño con las propiedades físicas de su entorno. Suspendedos en un medio que es 800 veces más denso que el aire, una trucha o un mero pueden permanecer inmóviles, controlando su flotación neutra mediante la adición o extracción de aire de su vejiga natatoria, o pueden desplazarse rápidamente hacia adelante o hacia atrás usando sus aletas como frenos y timones. Con órganos altamente especializados para el intercambio de sales y agua, los peces óseos pueden mantener y controlar de forma muy precisa la composición de sus líquidos corporales. Sus branquias son el sistema respiratorio más eficaz del Reino Animal para extraer oxígeno de un medio que lo contiene en cantidad 20 veces menor que el aire. Los peces tienen excelentes sentidos de la vista y del olfato, y un exclusivo sistema de la línea lateral, que con su exquisita sensibilidad para detectar corrientes de agua y vibraciones proporciona un «tacto a distancia» en el agua. Al sojuzgar los problemas físicos de su ele-

mento, los peces desarrollaron un arquetipo corporal y un juego de adaptaciones fisiológicas que dirigió, pero también limitó, la evolución de los demás grupos de vertebrados que descendieron de ellos.

ORIGEN Y RELACIONES DE LOS PRINCIPALES GRUPOS DE PECES

Los peces son de antiguo linaje, y descienden de un antecesor protocordado, nadador y desconocido (las hipótesis acerca del origen de cordados y vertebrados se discutieron en el Capítulo 26). Independientemente de su origen, durante el Cámbrico o quizás en el Precámbrico, los primeros vertebrados pisciformes dieron lugar a los **agnatos**, sin mandíbulas, y a los **gnatostomados**, con mandíbulas (Figura 27-1). Los vertebrados subsiguientes descendieron de uno u otro de estos dos importantes grupos.

Los agnatos, el más primitivo de los dos, incluye a los extintos ostracodermos y a los mixines y lampreas actuales, peces adaptados como carroñeros o parásitos. Los agnatos no tienen vértebras, pero se incluyen en los vertebrados por la presen-

En inglés, el término «fish» no varía en el plural, excepto cuando en un ámbito científico los zoólogos usan «fishes» para designar a más de un tipo de peces o como denominación vulgar del taxón. En nuestro idioma no existe tal diferenciación, y el uso plural de «fish» puede considerarse equivalente, en términos generales, a la palabra española «pescados».

cia de un cráneo y otras homologías. La ascendencia de mixines y lampreas no es clara; se parecen poco a los extintos ostracodermos. Aunque superficialmente los mixines y lampreas son muy semejantes, de hecho son tan diferentes que los ictiólogos les han asignado clases separadas.

Todos los peces restantes tienen extremidades pares y mandíbulas, y están incluidos, al igual que los tetrápodos (vertebrados terrestres), en el linaje monofilético de los gnatostomados. Aparecen en el registro fósil en el período Silúrico, con mandíbulas completamente formadas, sin que se conozcan formas intermedias entre los agnatos y los gnatostomados. Durante el período Devónico, la era de los peces, aparecieron cuatro gru-

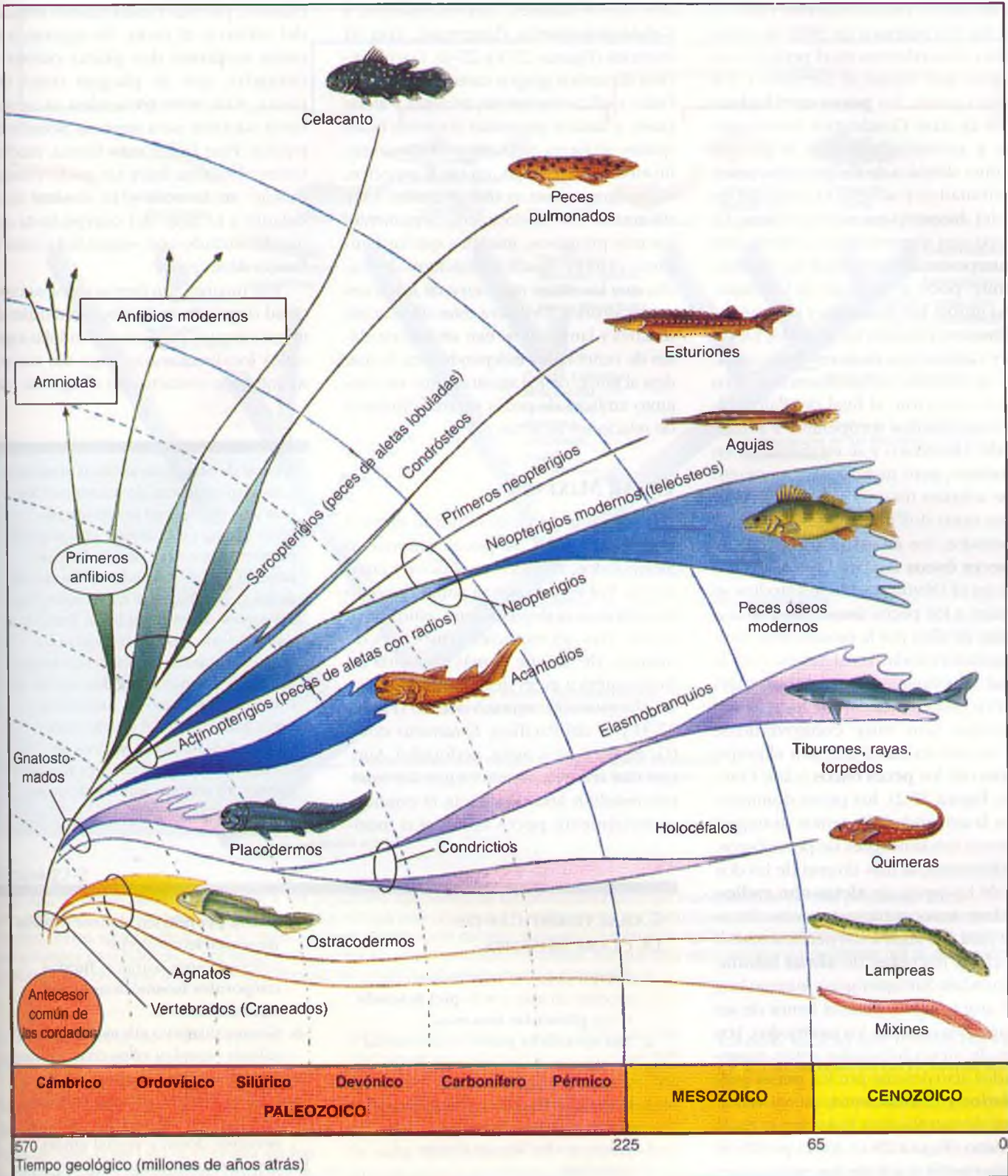


Figura 27-1

Representación gráfica del árbol evolutivo de los peces, que muestra la evolución de los grupos principales a través del tiempo geológico. Hay muchos linajes de peces extintos que no aparecen en el esquema. Las zonas ensanchadas en las líneas de descendencia indican períodos de radiación adaptativa y el número relativo de especies en cada grupo. Los peces de aletas lobuladas (Sarcoptergios), por ejemplo, florecieron en el Devónico, pero declinaron y actualmente están representados solamente por cuatro géneros supervivientes (peces pulmonados y el celacanto). Las homologías compartidas por los sarcoptergios y los tetrápodos sugieren que son grupos hermanos. Los tiburones y las rayas se diversificaron durante el período Carbonífero. Se acercaron peligrosamente a la extinción durante el Pérmico, pero se recuperaron en el Mesozoico y son actualmente un grupo consistente. Los teleósteos, tan espectacularmente diversos, son evolutivamente los más tardíos, y constituyen la mayoría de los peces actuales.

pos de peces mandibulados. Uno de ellos, los Placodermos (p. 500), se extinguió sin descendientes en el período Carbonífero que siguió al Devónico. Un segundo grupo, los **peces cartilaginosos** de la clase Condrictios (tiburones, rayas y quimeras), perdió la pesada armadura dérmica de los primeros peces mandibulados y adoptó el cartilago en vez del hueso para su esqueleto. La mayoría son depredadores activos, con un cuerpo escualiforme que ha cambiado muy poco a lo largo del tiempo. Como grupo, los tiburones y sus parientes florecieron durante los períodos Devónico y Carbonífero de la era Paleozoica, pero declinaron peligrosamente, casi hasta la extinción, al final del Paleozoico. Comenzaron a recuperarse a principios del Mesozoico y se estabilizaron en el modesto, pero muy exitoso, conjunto de los actuales tiburones (Figura 27-1).

Los otros dos grupos de peces gnathostomados, los **acantodios** (p. 678) y los **peces óseos** estaban bien representados en el Devónico. Los acantodios se parecían a los peces óseos, pero se distinguían de ellos por la presencia de fuertes espinas en todas las aletas excepto la caudal. Se extinguieron a principios del Pérmico. Aunque las afinidades de los acantodios son muy controvertidas, muchos autores creen que son el grupo hermano de los **peces óseos** (clase Osteictios, Figura 27-2), los peces dominantes en la actualidad. Podemos distinguir dos líneas fundamentales de peces óseos. Con diferencia, la más diversa de las dos es la de los peces de **aletas con radios** (subclase Actinoptergios), que se diversificó para dar lugar a los peces actuales. Otra clase, los peces de **aletas lobuladas** (subclase Sarcoptergios), aunque hoy es un grupo relictivo, tiene el honor de ser el grupo hermano de los tetrápodos. Los peces de aletas lobuladas están representados actualmente por los **peces pulmonados** y el **celacanto**, meros remanentes de grupos que florecieron en el Devónico (Figura 27-1). En la p. 529 se da una clasificación de los principales taxones de peces.

SUPERCLASE AGNATOS:
PECES SIN MANDÍBULAS

Los representantes actuales de los agnatos constituyen unas 84 especies divididas en

dos clases: Mixines, con 43 especies, y Cefalaspídomorfos (lampreas), con 41 especies (Figuras 27-3 y 27-4). Los miembros de ambos grupos carecen de mandíbulas, osificación interna, escamas y aletas pares, y ambos presentan aberturas branquiales en forma de poros y cuerpo anguiliforme. Sin embargo, en otros aspectos, ambos grupos son morfológicamente muy diferentes. Los mixines son, ciertamente, los más primitivos, mientras que las lampreas exhiben muchos caracteres derivados que las sitúan más cerca de los peces evolucionados. Debido a estas diferencias, mixines y lampreas se han situado en clases de vertebrados independientes, lo que deja al grupo de los agnatos como un conjunto artificial de peces sin mandíbulas y de relaciones inciertas.

CLASE MIXINES

Es éste un grupo enteramente marino que se alimenta de peces muertos o moribundos, anélidos, moluscos y crustáceos. Por ello no son ni parásitos como las lampreas ni depredadores, sino carroñeros. Hay 43 especies conocidas de mixines, de las que la más conocida en Norteamérica es el del Atlántico, *Myxine glutinosa* (G. *myxa*, viscoso) (Figura 27-3) y el del Pacífico, *Eptatretus stouti* (G. *hepta*, siete + *tretos*, perforado). Aunque casi completamente ciegos, los mixines resultan atraídos hacia la comida, especialmente peces muertos o mori-

bundos, por sus desarrollados sentidos del olfato y el tacto. Se agarran a su presa mediante dos placas córneas y dentadas, que se pliegan como una pinza. Entonces extienden la lengua hacia adelante para arrancar pedazos de tejidos. Para hacer más fuerza, muchas veces el mixine hace un nudo consigo mismo en la cola y lo desliza hacia delante a lo largo del cuerpo hasta que queda anclado con seguridad contra el flanco de su presa.

Los mixines son famosos por su capacidad de producir enormes cantidades de moco viscoso, mediante glándulas especiales localizadas a lo largo del cuerpo. Al entrar en contacto con el agua de mar,

A pesar de otras características anatómicas y fisiológicas únicas, de interés para los biólogos, los mixines tienen menos admiradores que cualquier otro grupo de peces. Su costumbre de morder y de penetrar por las branquias en los cuerpos de los peces atrapados en las redes, no es del agrado de los pescadores. Entrando a través del ano o de las branquias, los mixines empiezan a comer el contenido del cuerpo, abandonando un saco de piel y huesos. Pero como los métodos de pesca han pasado del uso de redes flotantes (trasmallos) y equipos de palangres a grandes y eficaces arrastres de puertas, los mixines han dejado de ser una plaga importante.

CARACTERÍSTICAS DE LA CLASE MIXINES	
1. Cuerpo delgado, anguiliforme, de sección circular, con la piel desnuda y con glándulas mucosas .	7. Riñón pronéfrico anterior y riñón mesonéfrico posterior independiente; marinos; fluidos corporales isosmóticos con el agua de mar .
2. Sin apéndices pares ni aleta dorsal (la aleta caudal se extiende hacia delante por el dorso).	8. Sistema digestivo sin estómago : sin válvula espiral ni cilios en el intestino.
3. Esqueleto fibroso y cartilaginoso . Notocorda persistente.	9. Cordón nervioso dorsal con un cerebro diferenciado; sin cerebelo , diez pares de nervios craneales; raíces nerviosas dorsal y ventral unidas.
4. Boca con dos filas de dientes eversibles.	10. Órganos sensoriales del gusto, olfato y oído; ojos degenerados ; un par de canales semicirculares .
5. Corazón con un atrio y un ventrículo; corazones accesorios en la región caudal; arcos aórticos en la región branquial.	11. Sexos separados (ovarios y testículos en el mismo individuo, pero solamente uno de ellos es funcional); fecundación externa; huevos con mucho vitelo; sin estado larvario .
6. Cinco a 16 pares de branquias con un número variable de aberturas branquiales.	

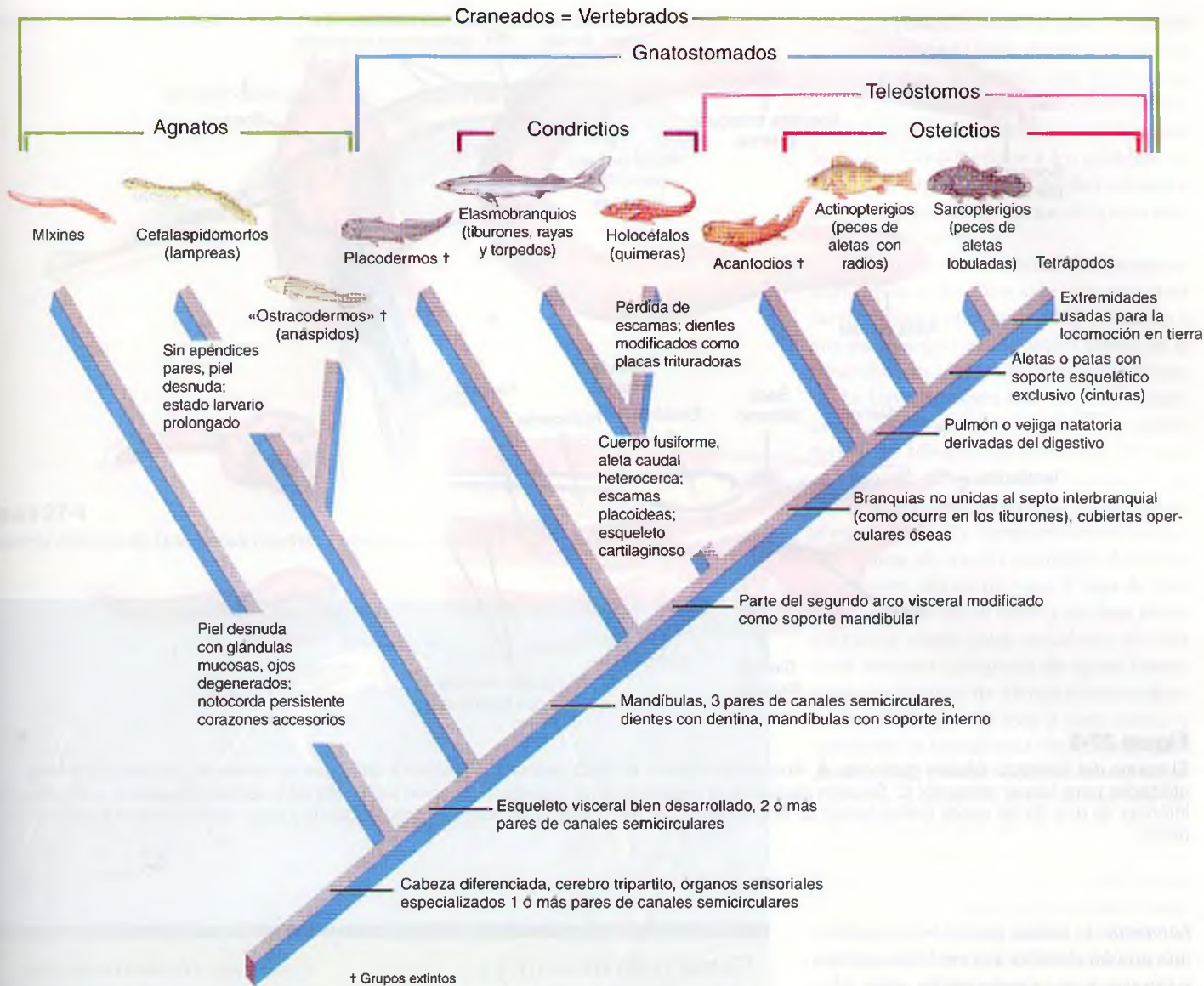


Figura 27-2

Cladograma de los peces, que muestra las probables relaciones de los principales taxones monofiléticos. Se han propuesto otros esquemas alternativos. Los grupos extintos se indican con una cruz (†). Algunos de los caracteres derivados compartidos que marcan las ramificaciones están indicados a la derecha de la ramificación correspondiente. Los grupos Agnatos y Condrictios se consideran grados estructurales parafiléticos, y por tanto rechazables en una clasificación cladista, aunque son reconocidos sin problema por la sistemática evolutiva por compartir ampliamente patrones de organización estructural y funcional.

el fluido se vuelve tan viscoso que es virtualmente imposible agarrar al animal.

A diferencia de cualquier otro vertebrado, los fluidos corporales de los mixines están en equilibrio osmótico con el agua de mar, como en la mayoría de los invertebrados. Los mixines presentan otras peculiaridades anatómicas y fisiológicas, como un sistema circulatorio a baja presión con tres corazones accesorios además del corazón principal, situado por detrás de las branquias.

La biología reproductora de los mixines es, desde siempre, un misterio, a

pesar de la recompensa, todavía sin reclamar, que ofreció hace más de 100 años la Academia de Ciencias de Copenhague por información sobre los hábitos reproductores de este animal. Se sabe que, aunque en un mismo animal se encuentran gónadas tanto masculinas como femeninas, sólo una de ellas es funcional. Las hembras producen un pequeño número de huevos sorprendentemente grandes, con mucho vitelo y hasta 3 cm de diámetro. No existen estados larvarios y el desarrollo es directo.

CLASE CEFALASPIDOMORFOS (PETROMIZONTES): LAMPREAS

Todas las lampreas del hemisferio Norte pertenecen a la familia Petromizontidos (*G. petros*, roca + *myzon*, absorber). El nombre del grupo hace referencia a la costumbre de las lampreas de agarrarse a las piedras con su boca para sujetarse en una corriente. La destructiva lamprea marina, *Petromyzon marinus*, se encuentra a ambos lados del océano Atlántico (en América y Europa) y puede alcanzar una longitud de un metro (Figura 27-4).

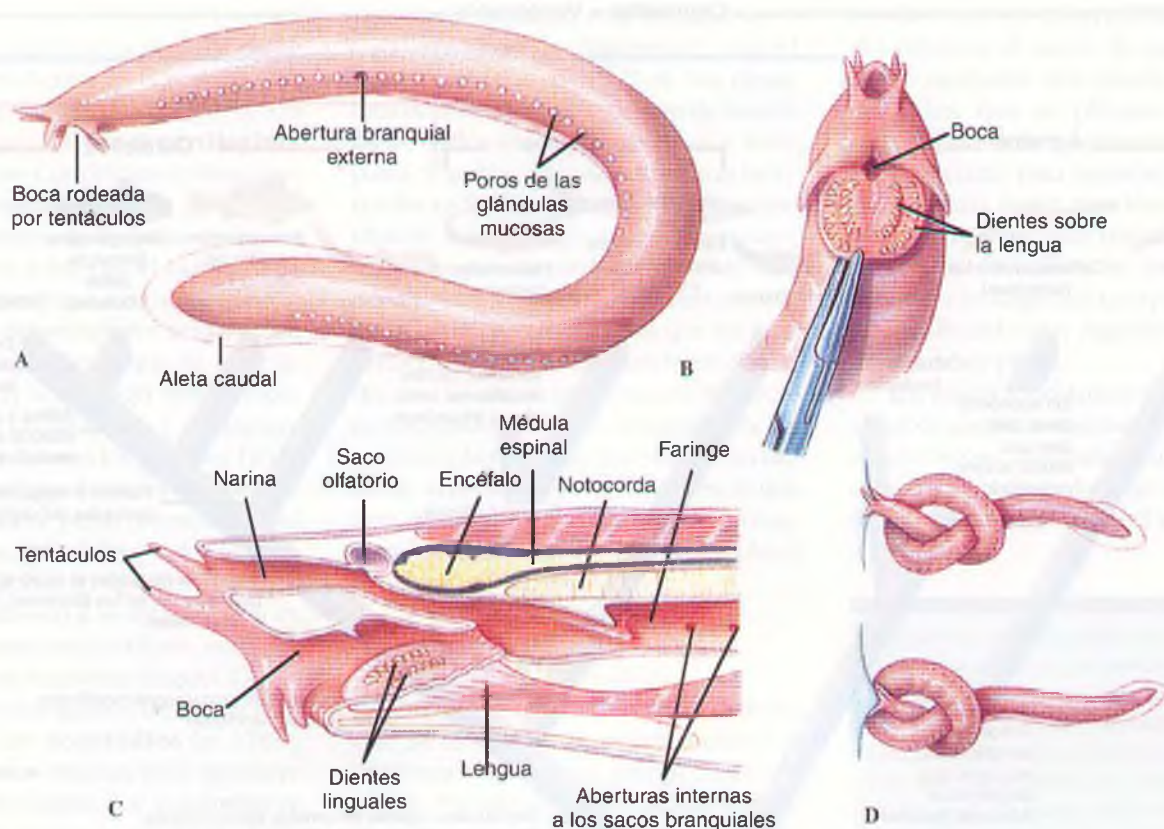


Figura 27-3

El mixine del Atlántico, *Myxine glutinosa*. **A**, Anatomía externa; **B**, Vista ventral de la cabeza en la que se muestran las placas córneas utilizadas para raspar alimento; **C**, Sección sagital de la región cefálica (nótese la posición retrasada de la lengua raspadora y las aberturas internas de una fila de sacos branquiales); **D**, Anudamiento de un mixine, que muestra cómo encuentra apoyo para sujetarse mejor a su presa.

Lampetra (L. *lambo*, lamer) tiene también una amplia distribución en Norteamérica y Eurasia y su tamaño oscila entre 15 y 60 cm de longitud.

Hay 17 especies de lampreas en Norteamérica. Cerca de la mitad de éstas pertenecen al tipo no parásito de arroyo; las otras son parásitas. El género *Ichthyomyzon* (G. *ichthyo*, pez + *myzon*, absorber), que incluye tres especies parásitas y tres no parásitas, está restringido al este de Norteamérica, en cuya costa oeste la principal forma marina es la *Lampetra tridentatus*.

Todas las lampreas ascienden por ríos o corrientes de agua dulce para reproducirse. Las formas marinas son anádromas (G. *anadromos*, correr hacia arriba); esto es, dejan el mar donde viven de

CARACTERÍSTICAS DE LA CLASE CEFALASPIDOMORFOS

1. Cuerpo delgado, anguiliforme, de sección redondeada y con la piel desnuda.
2. Una o dos **aletas impares (medianas); sin apéndices pares**.
3. **Esqueleto fibroso y cartilaginoso; notocorda persistente**.
4. Disco oral en forma de ventosa, provisto, al igual que la lengua, de dientes bien desarrollados.
5. Corazón con un atrio y un ventrículo; arcos aórticos en la región branquial.
6. Siete pares de branquias, con sus aberturas externas correspondientes.
7. **Riñón mesonéfrico; dulciacuículas**

- y anádromos; **fluidos corporales regulados osmóticamente e iónicamente**.
8. Cordón nervioso dorsal con cerebro desarrollado y un **pequeño cerebelo**; 10 pares de nervios craneales; raíces dorsal y ventral de los nervios separadas.
 9. Sistema digestivo sin estómago; intestino con **pliegues espirales y cilios**.
 10. Órganos de los sentidos del gusto, olfato y oído; **ojos bien desarrollados** en el adulto; **dos pares de canales semicirculares**.
 11. Sexos separados; gónada simple sin conducto; fecundación externa; **etapa larvaria (ammocete) muy larga**.

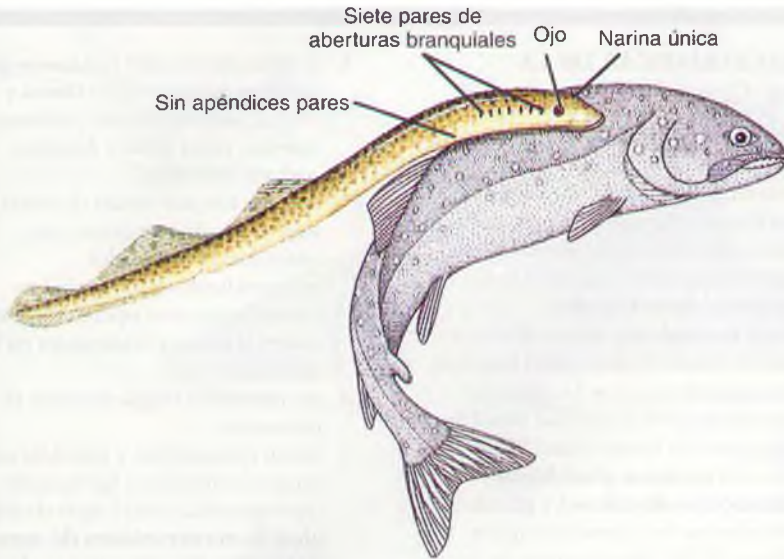


Figura 27-4

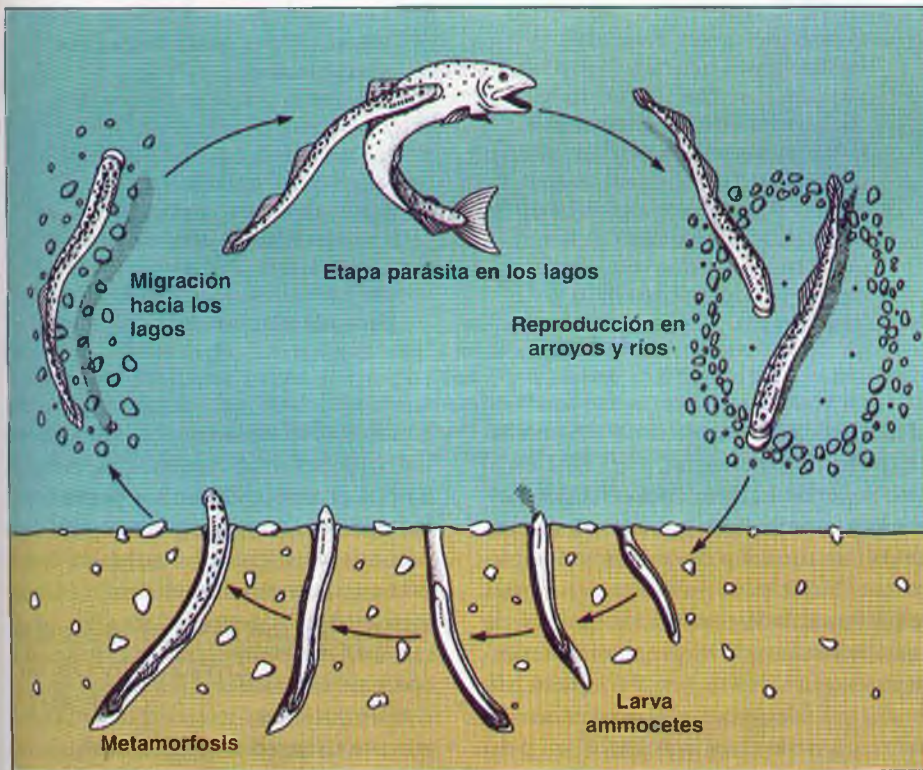
 Anatomía externa de la lamprea marina, *Petromyzon marinus*.


Figura 27-5

 Ciclo vital de la lamprea marina, *Petromyzon marinus*.

adultos para remontar los ríos y corrientes de agua dulce para desovar. En Norteamérica, todas las lampreas desovan en invierno o en primavera, pero algunas especies europeas se reproducen en otoño. Los machos comienzan la construcción del nido, y son ayudados pos-

teriormente por las hembras. Utilizando sus discos orales para transportar piedras y guijarros, así como poderosas contracciones del cuerpo para apartar desperdicios, forman una depresión oval (Figura 27-5). En el momento del desove, con la hembra sujeta a una roca para mante-

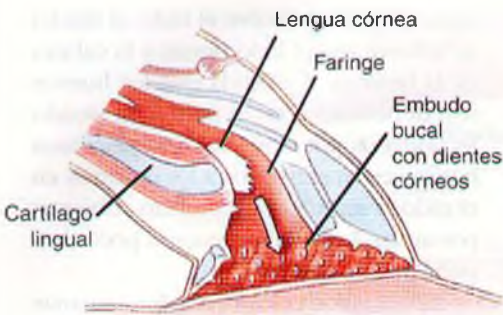
nerse en posición sobre el nido, el macho se adhiere por el lado dorsal a la cabeza de la hembra. A medida que los huevos son depositados en el nido, van siendo fecundados por el macho. Los pegajosos huevos están adheridos a los guijarros en el nido, y rápidamente quedan cubiertos por arena. Los adultos mueren poco después de la puesta.

Los huevos eclosionan dos semanas más tarde, y de ellos sale una pequeña larva (ammocete), que es tan distinta a sus padres que los biólogos antiguos la describieron como una especie diferente. La larva presenta una marcada semejanza con el anfibio, y posee las características básicas de cordados de una manera tan simplificada y fácilmente visible, que es considerada un arquetipo cordado (p. 497). Después de reabsorber los restos de vitelo nutritivo, la joven ammocete, ahora de unos 7 mm de longitud, abandona el nido y se deja llevar corriente abajo para instalarse en una zona arenosa apropiada de aguas lentas. Aquí permanece un tiempo extraordinariamente largo, de tres a siete años, y entonces se transforma rápidamente en adulto. Este cambio comprende el desarrollo de grandes ojos, la sustitución del capuchón oral por el disco con dientes, el desplazamiento de los orificios nasales al dorso de la cabeza y el desarrollo de un cuerpo cilíndrico pero más corto.

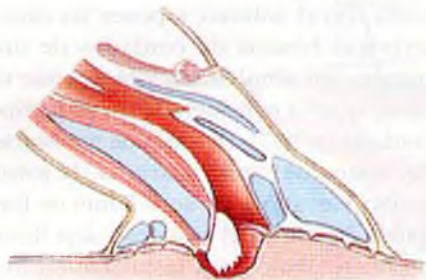
Las lampreas parásitas, ya migren al mar, si son marinas, o permanezcan en agua dulce, se adhieren a los peces por su boca a modo de ventosa, y, con sus afilados dientes córneos, rasgan la carne y chupan los fluidos corporales (Figura 27-6). Para aumentar el flujo de sangre, las lampreas inyectan un anticoagulante. Cuando la lamprea se ha saciado, suelta su presa, pero deja al pez con una gran herida que puede llegar a ser mortal. Los parásitos adultos de agua dulce viven un año o más antes del desove y después mueren; las formas anádromas viven más tiempo.

Las lampreas no parásitas no se alimentan después de convertirse en adultos: su tubo digestivo degenera como un cordón de tejido no funcional. Al cabo de pocos meses se reproducen y mueren.

La invasión de los Grandes Lagos por la lamprea marina *Petromyzon marinus* en este siglo ha tenido un efecto devastador sobre los recursos pesqueros. Hasta que en 1829 fue construido el Canal de



Fijación al pez por succión y con los dientes córneos



Lengua sobresaliendo para raer la carne

Figura 27-6

Utilización de la lengua de la lamprea en la alimentación. Tras adherirse firmemente a un pez mediante su ventosa, la lengua protrusible abre un agujero raspando en el tegumento del pez, y la lamprea ingiere fluidos corporales, piel y músculo.

Welland Ship, no habían existido lampreas en los Grandes Lagos al oeste de las Cataratas del Niágara. Incluso entonces debieron pasar unos 100 años antes de verlas por primera vez en el lago Erie. Después de aquello, la expansión fue rápida, y las lampreas marinas fueron la causa de extraordinarios daños en todos los Grandes Lagos hasta finales de los años cuarenta. Ninguna especie de pez quedó inmune al ataque, pero las lampreas marinas preferían las truchas de lago, y esta multimillonaria industria pesquera quebró a principios de los años cincuenta. Entonces las lampreas se inclinaron por la trucha arco iris, la perca y el arenque, todas ellas importantes especies comerciales. Estos grupos de peces fueron diezmados uno tras otro. Entonces las lampreas comenzaron a atacar gobios (cotos) y rémoras. Coincidiendo con el declive de las especies atacadas, la lamprea de mar comenzó a declinar después de alcanzar

CARACTERÍSTICAS DE LA CLASE CONDRICTIOS

1. **Cuerpo fusiforme** con aleta caudal **heterocerca** (difícil en las quimeras) (Figura 27-16); aletas pectorales y pelvianas pares, dos aletas dorsales; aletas pelvianas modificadas en el macho como «**órganos de la cópula**».
2. **Boca ventral**: dos sacos olfatorios que no abren en la cavidad bucal en los elasmobranquios; las narinas desembocan en la cavidad bucal en las quimeras; tienen mandíbulas.
3. Piel con **escamas placoides (denticulos dérmicos)** y glándulas mucosas en los elasmobranquios (Figura 27-18); piel desnuda en las quimeras; escamas placoides modificadas como dientes en los elasmobranquios; dientes transformados en placas trituradoras en las quimeras.
4. **Endoesqueleto enteramente cartilaginoso**: notocorda persistente; vértebras completas y separadas en elasmobranquios; sin vértebras en las quimeras; hay un esqueleto apendicular con cinturas y un esqueleto visceral.
5. Sistema digestivo con estómago en forma de J (sin estómago en las quimeras) e intestino con válvula espiral; hígado, vesícula biliar y páncreas.

6. Sistema circulatorio con varios pares de arcos aórticos: aorta dorsal y ventral; sistema capilar y venoso, sistemas porta renal y hepático, corazón bicameral.
7. Respiración por medio de cinco a siete pares de branquias, con hendiduras branquiales independientes y expuestas en elasmobranquios; opérculo cubriendo cuatro aberturas branquiales en las quimeras.
8. No presentan vejiga natatoria ni pulmones.
9. Riñón mesonéfrico y glándula rectal; sangre isosmótica o ligeramente hiperosmótica con el agua de mar; **altas concentraciones de urea y óxido de trimetilamina en la sangre**.
10. Cerebro con dos lóbulos olfativos, dos hemisferios cerebrales; dos lóbulos ópticos, un cerebelo y una médula oblonga; 10 pares de nervios craneales; **tres pares de canales semicirculares**.
11. Sentidos del olfato, recepción de vibraciones (sistema de la línea lateral) y electrorrecepción, bien desarrollados; visión moderadamente eficaz.
12. Sexos separados; gónadas pares; los conductos de las gónadas abren en la cloaca; ovíparos, ovovivíparos o vivíparos; desarrollo directo; **fecundación interna**.

el máximo de abundancia en 1951 en los lagos Hurón y Michigan, y en 1961 en el lago Superior. La disminución ha sido atribuida a la escasez de comida y a la efectividad de medidas de control (principalmente larvicidas químicos en áreas seleccionadas de puesta). Las truchas de lago, ayudadas por un programa de recuperación que comenzó en 1967, están hoy en día restablecidas. Las proporciones del daño son bajas en el lago Michigan, pero todavía altas en el Hurón. Las organizaciones pesqueras están experimentando con la introducción de machos de lamprea estériles en los arroyos de cría; estos machos copulan con las hembras fértiles pero los huevos no se desarrollan.

CLASE CONDRICTIOS: PECES CARTILAGINOSOS

Hay unas 850 especies vivientes en esta clase, que es un grupo antiguo, homo-

géneo y muy desarrollado. Aunque son un conjunto mucho menos numeroso y menos diversificado en los peces óseos, la impresionante combinación de unos órganos sensoriales bien desarrollados, potentes mandíbulas, musculatura natatoria y hábitos depredadores, les aseguran una posición ecológica firme en la comunidad acuática. Una de sus características distintivas es su esqueleto cartilaginoso. Excepto algunas calcificaciones aquí y allá, el hueso falta por completo en toda la clase: un curioso hecho evolutivo, ya que los condrictios derivan de unos antecesores que presentaban esqueleto óseo bien desarrollado. Casi todos los peces cartilaginosos son marinos: solo unas 25 especies viven en aguas dulces.

Con la excepción de las ballenas, los tiburones son los mayores vertebrados vivientes. El tiburón más grande puede llegar a alcanzar los 15 m de longitud. El tiburón lija, tan ampliamente estudiado

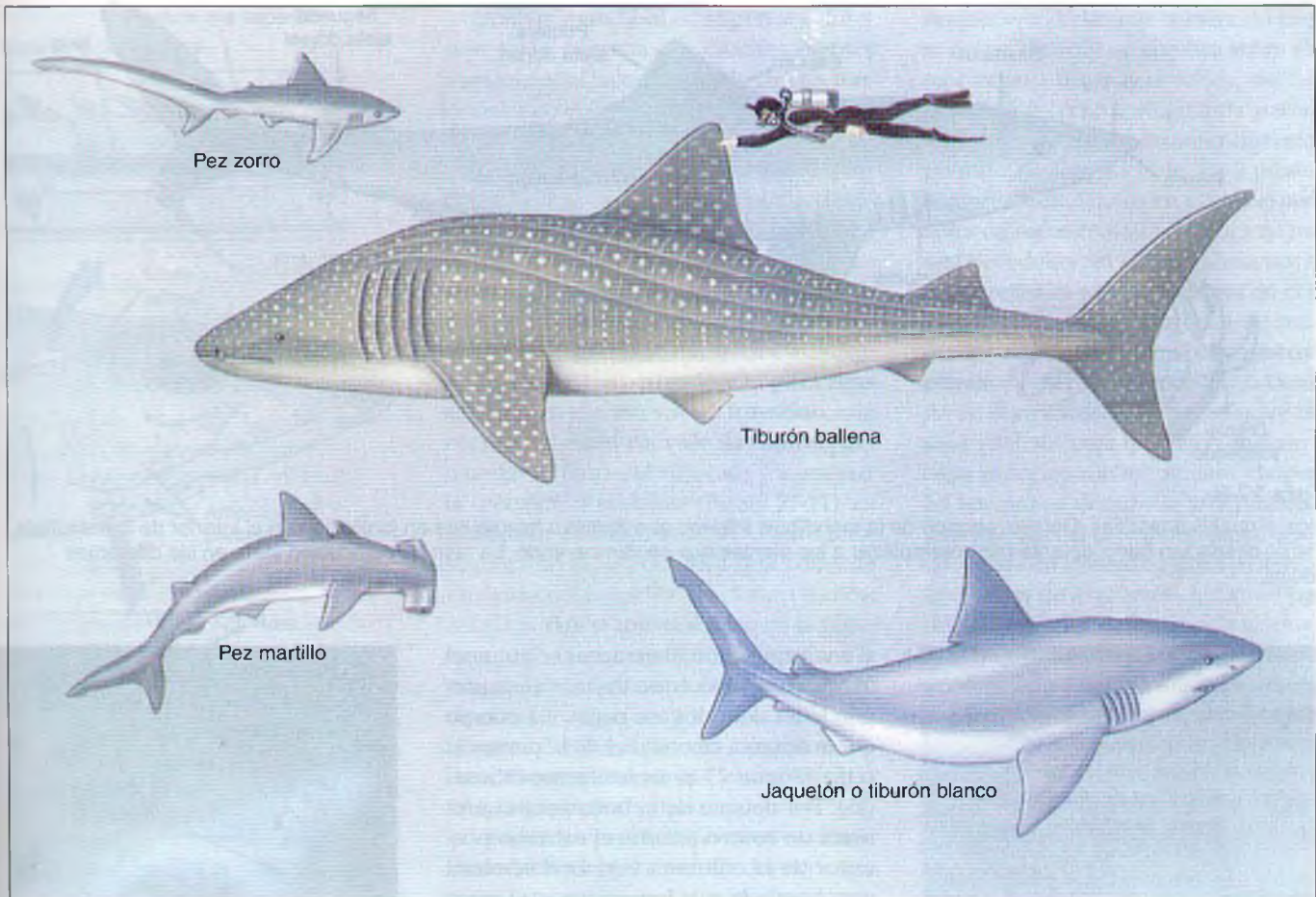


Figura 27-7

Diversidad en los tiburones de la familia Elasmobranquios. El pez zorro, *Alopias vulpinus*, con su aleta caudal de lóbulo superior excepcionalmente largo, puede llegar a los 4 m de longitud. El gran tiburón blanco, *Carcharodon carcharias*, el mayor y más notable de los tiburones peligrosos, es un pez de cuerpo pesado y fusiforme, que puede llegar a los 6 m de longitud. Las nueve especies de peces martillo (género *Sphyrna*) se distinguen del resto de los tiburones por su cabeza aplastada con lóbulos laterales, que llevan en sus extremos los ojos y las narinas. El tiburón ballena *Rhincodon typus* es el mayor pez del mundo, con una longitud de hasta 12 m. Es un animal filtrador, que se alimenta del plancton que recoge mediante una especie de filtro situado en las branquias.

en laboratorios zoológicos, raramente supera al metro.

SUBCLASE ELASMOBRANQUIOS: TIBURONES, RAYAS Y TORPEDOS

Los elasmobranquios son carnívoros que localizan a su presa mediante su sistema de la línea lateral y grandes órganos olfativos. Su vista no está bien desarrollada.

La fecundación es interna (una curiosa característica «moderna» en un grupo antiguo), y muchos tiburones han desarrollado modos de reproducción complejos; algunos son vivíparos con períodos de gestación de hasta dos años, el más largo entre los vertebrados.

Hay cinco órdenes vivos de elasmobranquios, con unas 815 especies. Los

tiburones más conocidos pertenecen al orden Lamniformes, que incluye las tintoreras y jaquetones (*Carcharinidae*, en inglés «requiem sharks»), el tiburón gata (*Ginglymostoma cirratum*, «sand shark»), del Atlántico tropical, el tiburón nodriza (llamado en inglés «nurse shark») y también los tiburones martillo (familia *Sphyrnidae*), el tiburón ballena (*Rhynchodon typus*) y el *Cetorhinus maximus* o peregrino* (Figura 27-7). El orden Escualiformes comprende, entre otros, al tiburón lija, conocido de varias generaciones de estudiantes de anatomía comparada.

* N. del T. En este y en otros pasajes del libro, los autores utilizan nombres vulgares, que en general son variables regionalmente y, por ello, siempre que se ha podido y el tema ofrecía interés común, se han adaptado a nuestra lengua o se han dado las equivalencias inglesas y, para mayor precisión, los nombres científicos de familias, géneros y especies.

Los torpedos, el pez sierra y varios grupos de rayas (rayas eléctricas, pastinaca, águilas marinas, mantas y raya diablo), pertenecen al orden Rayiformes.

Se ha escrito mucho acerca de lo propensos que son los tiburones a atacar al hombre, tanto por los que exageran su ferocidad natural como por los que les califican de inofensivos. Es cierto que los tiburones son tímidos y cautos, como señalan los últimos. Pero también es un hecho que algunos son peligrosos para el hombre. Hay numerosos ataques comprobados por *Carcharodon* (G. *karcharos*, afilado + *odous*, dientes), el gran tiburón blanco (comúnmente alcanza los 6 m y a menudo es más largo); el marrajo («mako shark»), del género *Isurus* (G. *is*, igual + *ouros*, cola); el tiburón tigre *Galeocerdo* (G. *galeos*, tiburón + *kerdo*, zorro);

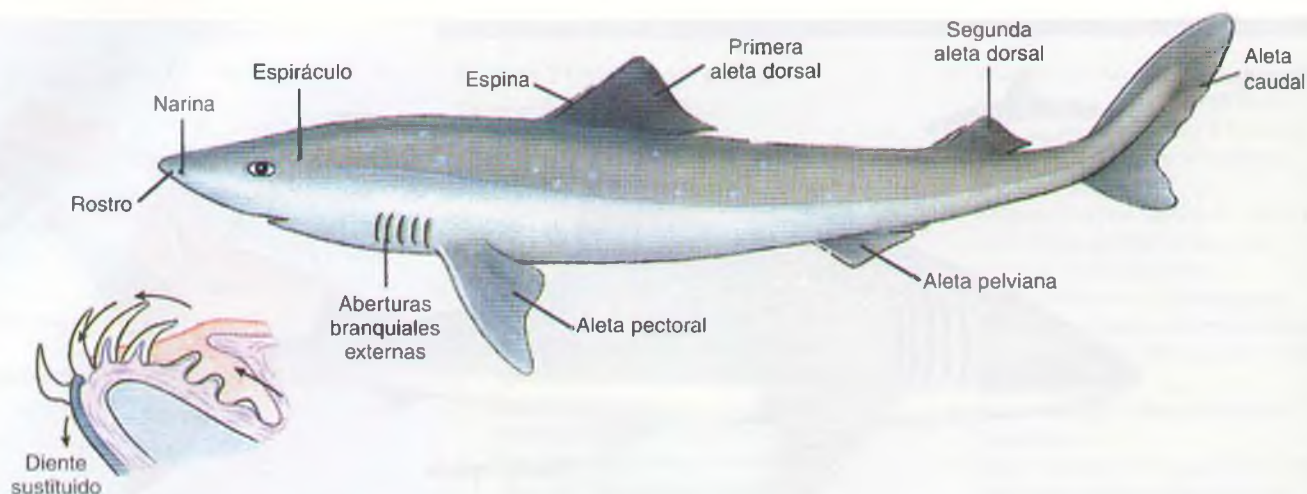


Figura 27-8

Mielga, *Squalus acanthias*. Detalle: sección de la mandíbula inferior, que muestra los dientes en formación en el interior de la mandíbula. Estos se desplazan hacia delante para reemplazar a los dientes que se van cayendo. La tasa de sustitución varía en las diferentes especies.

Las pesquerías mundiales de tiburones están experimentando una presión sin precedentes, principalmente por la demanda de aletas para cocinar la famosa sopa de aleta de tiburón, una esquisitez oriental (a razón de 50 dólares el plato). Las poblaciones de tiburones costeros han disminuido tan rápidamente que el comercio de aletas va a prohibirse en los Estados Unidos; además, otros países están estableciendo cuotas para proteger las poblaciones de tiburones. Incluso en la Reserva de Recursos Marinos de las islas Galápagos, uno de los lugares más salvajes del mundo, se han matado ilegalmente decenas de miles de tiburones con destino al mercado asiático, y tal pesca ilegal continúa en la actualidad. A la amenaza de colapso de la industria tiburonera mundial contribuye el largo tiempo que la mayoría de los tiburones tardan en alcanzar la madurez sexual: algunas especies, hasta 15 años.

y el tiburón martillo *Sphyrna* (G. *sphyrna*, martillo). La mayoría de los accidentes con tiburones han ocurrido en las aguas cálidas y tropicales de la región australiana. En la II Guerra Mundial hubo varios casos de ataques de tiburones sobre víctimas de barcos hundidos en aguas tropicales.

Forma y función

Aunque para la mayoría de las gentes los tiburones tienen una apariencia siniestra

y una reputación espantosa, se cuentan al mismo tiempo entre los más elegantes y gráciles de todos los peces. El cuerpo de un tiburón, tal como el de la pintarroja o lija (Figura 27-8) es fusiforme (ahusado). Por delante de la boca ventral presenta un **rostro** afilado; el extremo posterior de la columna vertebral se eleva para formar la cola **heterocerca**. El juego de aletas consta de dos pares, **pectorales y pelvianas**, sostenidas por los esqueletos apendiculares; dos aletas impares **dorsales** (cada una con una espina en *Squalus* [L. una clase de pez marino]), y una aleta **caudal** impar. La musola (*Mustelus* [L. *mustela*, comadreja]), presenta una aleta **anal impar**. En el macho, la parte central de las aletas pelvianas está modificada para formar un órgano de la cópula, usado en el apareamiento. Los **orificios nasales** (bolsas ciegas) son pares, ventrales y anteriores respecto a la boca (Figura 27-9). Los ojos, laterales, carecen de párpados, y detrás de cada ojo hay un espiráculo (resto de la primera hendidura branquial). Por delante de cada aleta pectoral presentan cinco hendiduras branquiales. El duro y correoso tegumento está cubierto por **escamas pla-coideas** dispuestas para reducir la turbulencia del flujo de agua sobre la superficie corporal durante la natación.

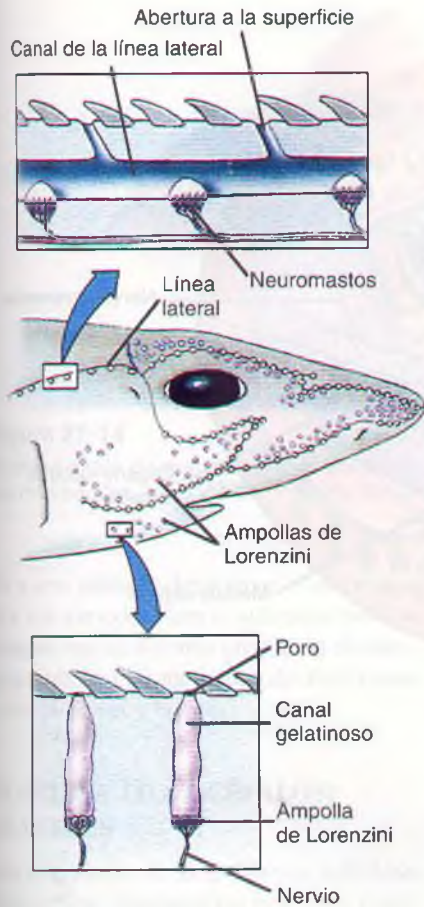
Los tiburones están bien preparados para su vida depredadora. Su vista es menos aguda que la de la mayor parte de los peces óseos, pero esto está más que compensado por un afinado sentido



Figura 27-9

Cabeza de tiburón tigre *Carcharias* sp. Obsérvese la serie de dientes sucesivos. También pueden verse las ampollas de Lorenzini, en una fila bajo el ojo.

del olfato, que utilizan para guiarse hacia el alimento. El **sistema de la línea lateral**, bien desarrollado, les sirve como un «detector a distancia» en el agua para la localización de objetos y animales en movimiento (depredadores, presas y congéneres). Está compuesto por un sistema canalicular que se extiende a lo largo del cuerpo y sobre la cabeza (Figura 27-10). En su interior se encuentran órganos receptores especiales (**neuromastos**) que son extremadamente sensibles a las vibraciones y corrientes de agua. Los tiburones pueden detectar y dirigir su ataque a presas localizadas en la arena, mediante la recepción de los campos eléctricos que hay en torno de todos los animales. Los receptores, las **ampollas de Lorenzini**, están localizados en la cabeza del tiburón.


Figura 27-10

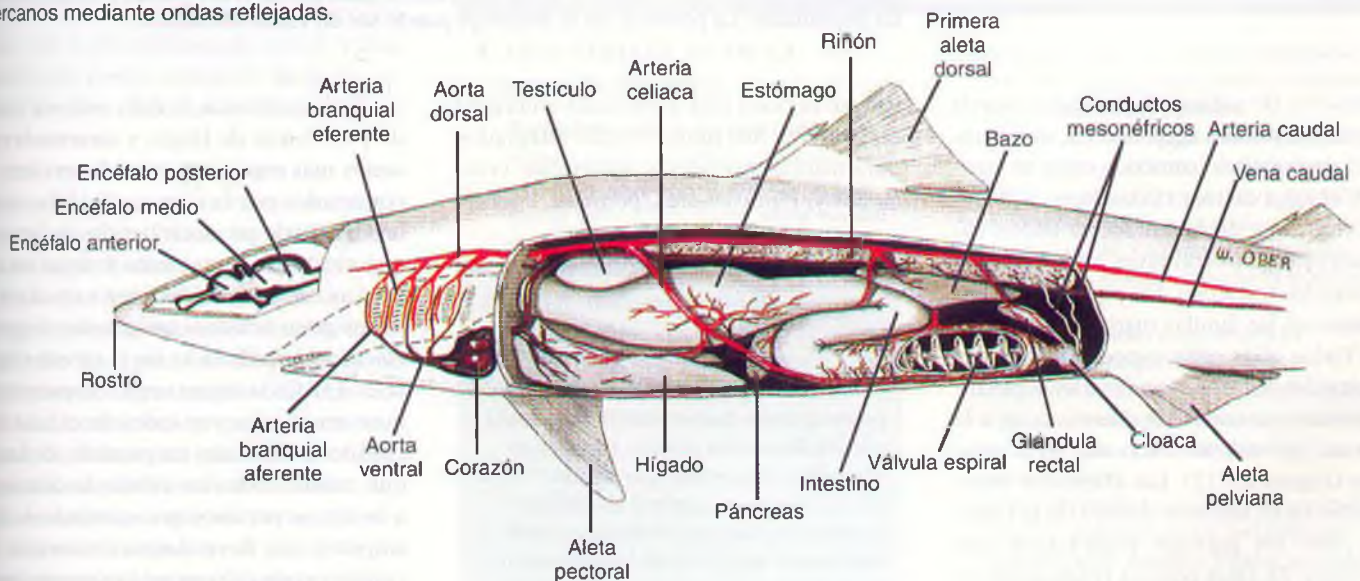
Canales y receptores sensoriales de un tiburón. Las ampollas de Lorenzini responden a campos eléctricos débiles, y posiblemente a temperatura, presión hidráulica y salinidad. Los sensores de la línea lateral, llamados neuromastos, son sensibles a las alteraciones del agua, capacitando al tiburón para detectar objetos cercanos mediante ondas reflejadas.

Ambas mandíbulas, superior e inferior, están provistas de muchos dientes triangulares afilados. La fila de dientes funcionales en el borde de la mandíbula tiene detrás otras hileras de dientes en crecimiento, que reemplazan a los que se pierden a lo largo de la vida del tiburón (Figuras 27-8 y 27-9). La cavidad bucal se abre en una amplia **faringe** que contiene las aberturas independientes de las hendiduras branquiales y espiráculos. Un corto y ancho esófago corre hacia un estómago en forma de J. El **hígado** y el **páncreas** se abren en el corto y recto **intestino**, que contiene la exclusiva **válvula espiral** para retardar el paso del alimento y aumentar la superficie absorbente (Figura 27-11). La **glándula rectal**, unida al corto recto, segrega un fluido incoloro que contiene una alta concentración de cloruro sódico. Ayuda al **riñón mesonéfrico** en la regulación de la concentración de sal en la sangre. Las cámaras del **corazón** están dispuestas una a continuación de la otra (Figura 27-11) y el sistema circulatorio es básicamente el mismo que el de otros vertebrados con branquias.

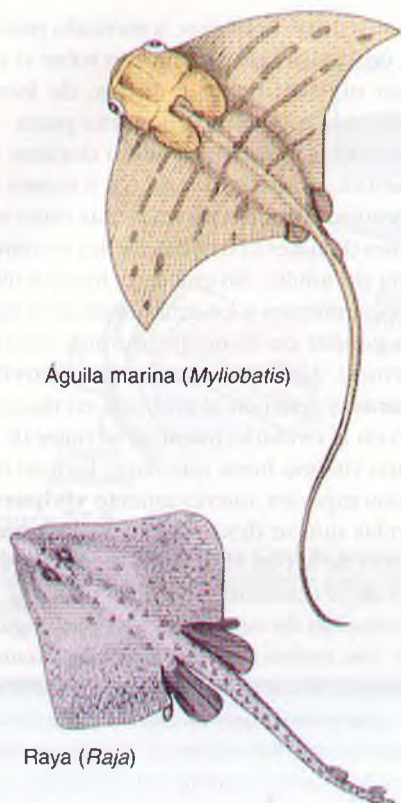
Todos los peces cartilaginosos tienen fecundación interna, pero la dependencia que el embrión tiene de la madre es muy variable. Muchos elasmobranquios ponen grandes huevos, cargados de vitelo, inmediatamente después de la fecundación: son los **ovíparos**. Algunos tiburones y rayas ovíparos depositan sus huevos en una cápsula córnea, llamada vulgarmente

«monedero de sirena», a menudo provista de zarcillos que se enrollan sobre el primer objeto firme que tocan, de forma parecida a como lo hace una parra. El embrión se nutre del vitelo durante un período prolongado (de 6 a 9 meses en algunos, hasta 2 años en ciertas especies) antes de nacer como una réplica en miniatura del adulto. Sin embargo, muchos tiburones retienen a los embriones en el tracto genital de la madre durante mucho tiempo. Algunas especies son **ovovivíparas**, y retienen al embrión en desarrollo en el oviducto mientras se nutre de su saco vitelino hasta que nace. Incluso hay otras especies auténticamente **vivíparas**, en las que se desarrolla una **placenta** a través de la cual el embrión recibe nutrientes de la corriente sanguínea materna. La evolución de esta retención prolongada de los embriones en muchos elasmobranquios fue una innovación importante que contribuyó al éxito evolutivo de estos peces. Sin embargo, e independientemente de la relación con la madre, una vez que se ha puesto el huevo o ha nacido la cría, termina todo cuidado parental.

Los elasmobranquios han desarrollado una solución interesante al problema fisiológico de vivir en un medio salino hiperosmótico. Para evitar la pérdida de agua por ósmosis, los elasmobranquios retienen los metabolitos nitrogenados, especialmente urea y óxido de trimetilamina en la sangre. Estos metabolitos, combinados con las sales del plasma, permiten que la con-


Figura 27-11

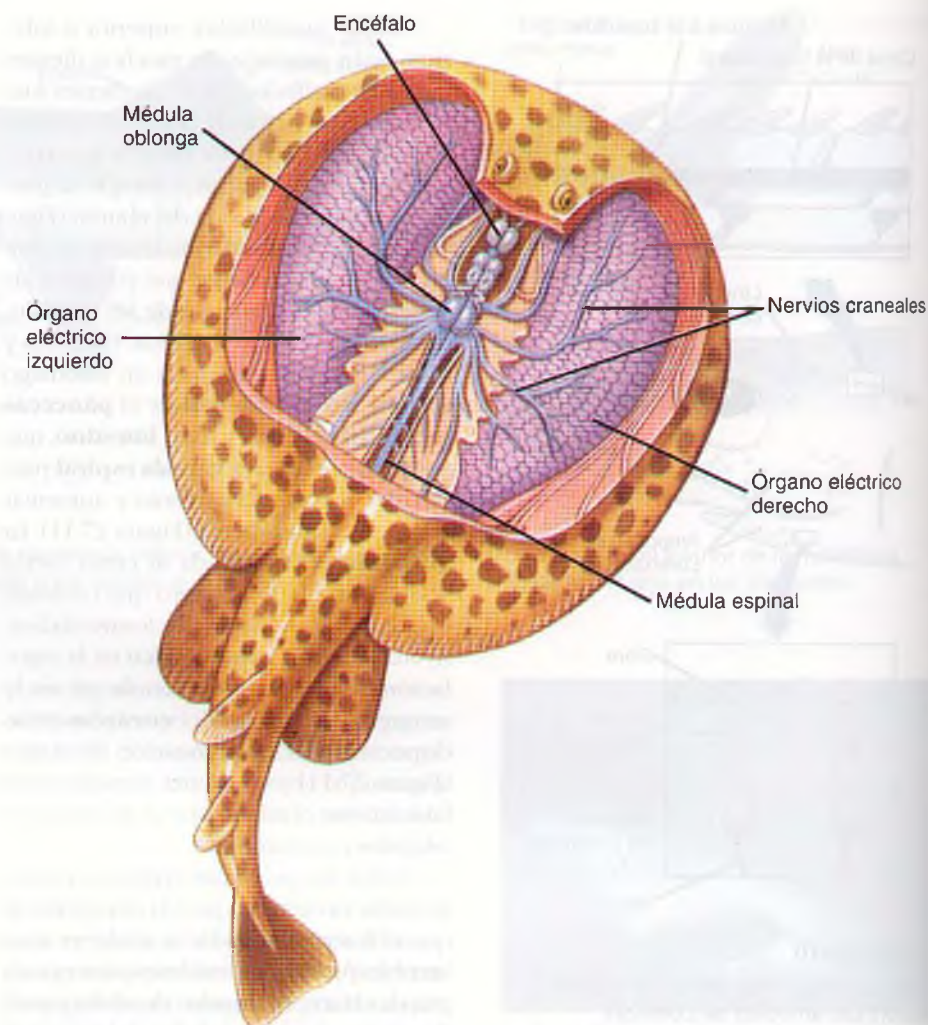
Anatomía interna de la mielga, *Squalus acanthias*.

**Figura 27-12**

Las rayas están especializadas para vivir en el fondo marino. Están aplanadas dorsoventralmente y se mueven mediante ondulaciones de las aletas pectorales, muy ensanchadas y con aspecto de alas.

centración de solutos de la sangre exceda ligeramente la del agua marina, eliminando el desequilibrio osmótico entre su cuerpo y el agua de mar circundante.

Algo más de la mitad de todos los elasmobranquios son rayas, un grupo que incluye los torpedos, los peces sierra, las pastinacas, las águilas marinas y las mantas. Todos ellos están especializados para habitar los fondos, con las aletas pectorales muy ensanchadas y fusionadas a la cabeza, que utilizan como alas en la natación (Figura 27-12). Las aberturas branquiales están situadas debajo de la cabeza, pero los grandes espiráculos son dorsales. El agua para la respiración es tomada a través de los espiráculos para impedir la obstrucción de las branquias,

**Figura 27-13**

La raya eléctrica *Torpedo* con los órganos eléctricos al descubierto vistos desde arriba. Los órganos están constituidos por células multinucleadas en forma de disco, denominadas electrocitos. Cuando todas las células se descargan a la vez se produce una corriente de alto amperaje que se propaga al agua circundante para aturdir a las presas o desanimar a un depredador. La potencia de la descarga puede ser de varios kilovatios.

ya que la boca está a menudo enterrada en la arena. Sus dientes están adaptados para triturar sus presas: moluscos, crustáceos y, en ocasiones, pequeños peces.

En el orden Rayiformes, solamente la familia Rayidae contiene a las familiares rayas. Éstas son los únicos miembros del orden que no paren crías vivas, sino que ponen grandes huevos con mucho vitelo encerrados en una cápsula coriácea, el «monedero de sirena», que resulta muchas veces arrastrado a las playas. Aunque delgada, la cola de las rayas es más musculosa que la de la pastinaca y el águila marina; generalmente tienen dos aletas dorsales y a veces una aleta caudal.

En la pastinaca, la cola está adelgazada y en forma de látigo, y va armada con una o más espinas terminadas en sierra y conectadas por la base a glándulas venenosas. Puede producir heridas peligrosas, que cicatrizan lentamente y dejan secuelas. Las rayas eléctricas (pez torpedo) son peces poco activos con grandes órganos eléctricos a cada lado de la cabeza (Figura 27-13). Cada órgano está compuesto por numerosas pilas verticales de células discoidales conectadas en paralelo, de forma que cuando todas las células se descargan a la vez, se produce una corriente de alto amperaje que fluye al agua circundante. El voltaje producido es relativamente bajo, pero la potencia de salida puede ser de varios kilovatios, suficiente como para atur-

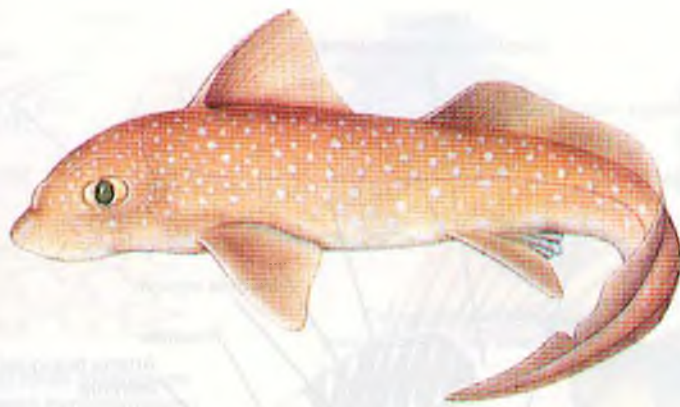


Figura 27-14

Quimera o rata de mar de la costa occidental de EE.UU. Esta especie es una de las quimeras más bonitas, pero los holocéfalos tienen aspectos extraños y casi repulsivos.

dir a una presa o desanimar a un predador. Los torpedos fueron utilizados por los antiguos egipcios como una forma de electroterapia en el tratamiento de afecciones como la artritis y la gota.

SUBCLASE HOLOCÉFALOS: QUIMERAS

Los miembros de la pequeña subclase Holocéfalos, distinguidos por unos nombres sugestivos como pez rata, pez conejo, pez fantasma y pez espectro, son restos de una estirpe aberrante que se separó de los elasmobranquios hace al menos 350 millones de años (período Devónico de la era Paleozoica). Los fósiles de quimeras aparecen por primera vez en el Jurásico, alcanzando su cenit en el Cretácico y Terciario temprano (hace 120 a 50 millones de años), y han disminuido desde entonces. En la actualidad existen sólo unas 30 especies supervivientes.

Anatómicamente presentan una extraña mezcla de caracteres, tanto de escualo como de peces óseos. En vez de dientes, sus mandíbulas llevan placas anchas y lisas. La mandíbula superior está completamente fusionada al cráneo, un desarrollo muy poco usual en peces. Se alimentan de algas, moluscos, equinodermos, crustáceos y peces, una sorprendente dieta mixta para una dentición especializada en triturar el alimento. Las quimeras no son especies comerciales y se capturan raramente. A pesar de su forma grotesca, presentan unas coloraciones muy llamativas, con brillo iridiscente.

CLASE OSTEÍCTIOS: PECES ÓSEOS

ORIGEN, EVOLUCIÓN Y DIVERSIDAD

Los peces óseos, el taxón mayor y más diverso de todos los vertebrados, se originó a finales del Silúrico, hace aproximadamente 410 millones de años. Detalles estructurales de la cabeza de los primeros fósiles completos de peces óseos indican que probablemente descendieron de un antecesor compartido con los acantodios (p. 500). Hacia la mitad del período Devónico, los peces óseos se habían diversificado extensamente, con adaptaciones que los ade-

cuaron para todos los hábitat acuáticos, excepto para los más inhóspitos.

Los primeros peces óseos tenían un **opérculo** sobre las hendiduras branquiales, formado por placas óseas unidas al primer arco branquial. Esta estructura mejoró la eficacia de la respiración, porque la rotación hacia afuera del opérculo creaba una presión negativa de forma que el agua era arrastrada a través de las branquias, además de ser impulsada por la bomba bucal. Estos primeros peces óseos también tenían un par de pulmones, que servían como estructuras respiratorias accesorias. El patrón de las aletas de los peces óseos se estableció en esta época, con dos juegos de aletas pares situadas ventralmente: **aletas pectorales** anteriores y **aletas pelvianas** posteriores y más pequeñas. Estaban sujetas a cinturas pectorales y pelvianas, embutidas en la musculatura corporal. También presentaban una o dos aletas dorsales medianas y una aleta anal ventral. Este esquema persiste en los peces óseos actuales (Figura 27-15).

Ciertas adaptaciones clave de los peces óseos contribuyeron a su radiación. Una manifestación obvia de su adaptabilidad es la gran diversidad de formas corporales que aparecen en los peces actuales. La progresiva especialización de la estructura de las mandíbulas y de los mecanismos de alimentación es otro carácter clave en su evolución. Los peces óseos tienen altos niveles de actividad, mantenidos por un diseño branquial muy

CARACTERÍSTICAS DE LA CLASE OSTEÍCTIOS

1. **Esqueleto más o menos óseo**, que representa el esqueleto primitivo; vértebras numerosas; notocorda que puede persistir en parte; **aleta caudal generalmente homocerca**. (Figura 27-16).
2. Tegumento con glándulas mucosas y con escamas dérmicas incluídas (Figura 27-17), de tres tipos: **ganoideas**, **cicloideas**, y **ctenoideas**; algunos sin escamas; no presentan escamas placoideas (Figura 27-18).
3. Aletas pares e impares con **radios de cartílago o hueso**.
4. **Boca terminal** con muchos dientes (algunos sin dientes); con mandíbulas; sacos olfativos pares que pueden abrirse o no en la boca.
5. Respiración por branquias soportadas por arcos branquiales óseos y cubiertas por un **opérculo común**.
6. A menudo con **vejiga natatoria** con o sin conducto conectado a la faringe.
7. Circulación que consta de un corazón bicameral, sistemas arterial y venoso y, generalmente, cuatro pares de arcos aórticos; la sangre contiene eritrocitos nucleados.
8. Sistema nervioso cuyo **encéfalo** comprende pequeños lóbulos olfatorios y cerebro; grandes lóbulos ópticos y cerebelo; 10 pares de nervios craneales; tres pares de canales semicirculares.
9. Sexos separados (en algunos, inversión sexual), gónadas pares; fecundación generalmente externa; formas larvianas que pueden diferir mucho de los adultos.

Figura 27-15
Anatomía interna de la perca amarilla
Perca flavescens (superorden Teleosteos),
un teleosteo de agua dulce.

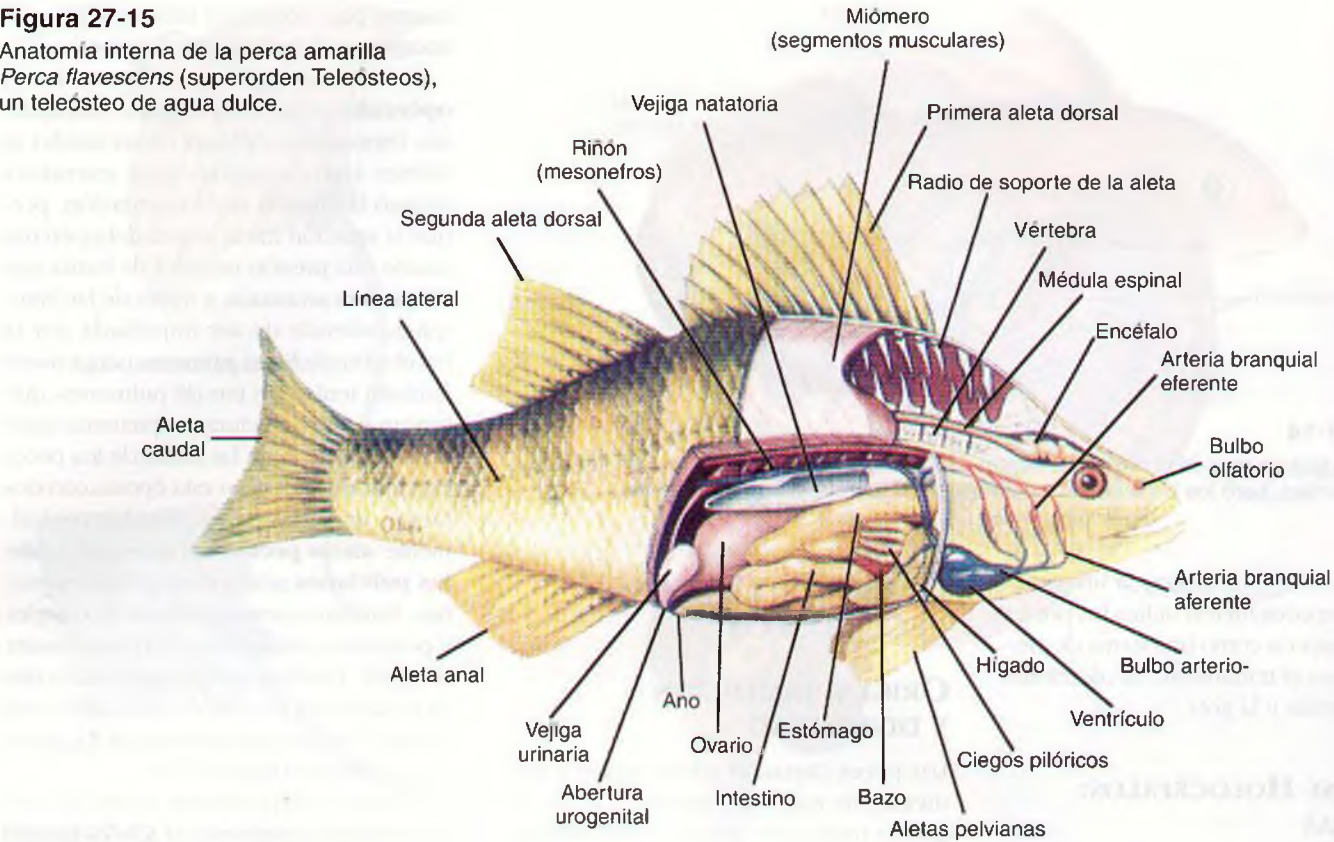


Figura 27-16
Tipos de aletas caudales.

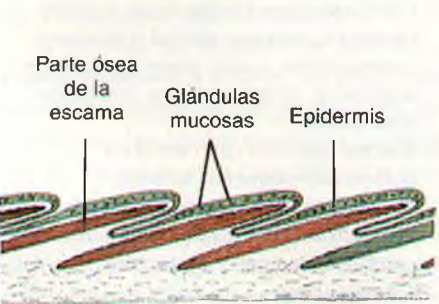
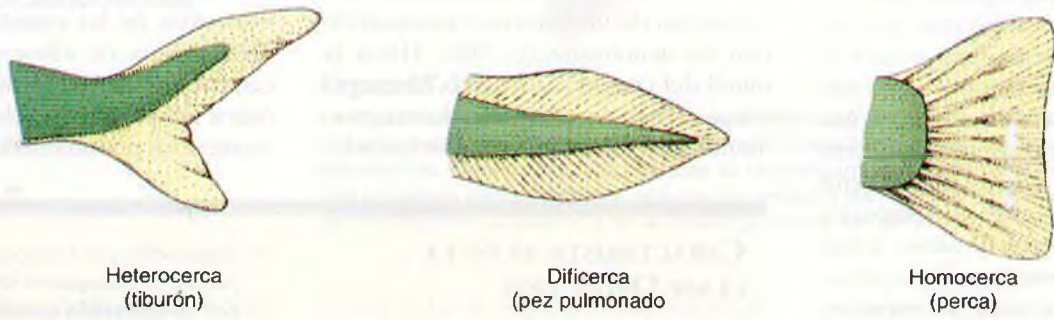


Figura 27-17
Sección de la piel de un pez óseo, que muestra las escamas solapadas (en rojo). Éstas se encuentran en la dermis y están cubiertas por la epidermis.

eficaz para el intercambio gaseoso, la rápida oxidación metabólica del alimento y una forma muy eficaz de locomoción ondulatoria que persiste en muchos tetrápodos (por ejemplo, en las salamandras, las serpientes y muchos lagartos).
Hacia la mitad del Devónico, los osteíctios se habían dividido en dos ramas diferentes. Una de ellas, los **peces de aletas con radios** (actinoptergios), incluye a los peces óseos modernos, la mayor radiación de todos los vertebrados. La otra rama, los **peces de aletas lobuladas** (sarcopterigios), ha permanecido como un grupo relictivo, representado hoy en día por

los **peces pulmonados** y el **celacanto** (Figuras 27-21 y 27-22). Su historia evolutiva es de gran interés, porque son el grupo hermano de todos los vertebrados terrestres (tetrápodos). Aunque el nombre «osteíctios» significa «peces óseos», la presencia de hueso no es un carácter exclusivo del grupo. Muchos peces del Paleozoico que precedieron a los osteíctios poseían hueso, mientras que algunos peces óseos actuales (los esturiones, por ejemplo) tienen mucho más cartilago que hueso en sus esqueletos. Sin embargo, todos los peces óseos evolucionados tienen esqueletos exclusivamente óseos.

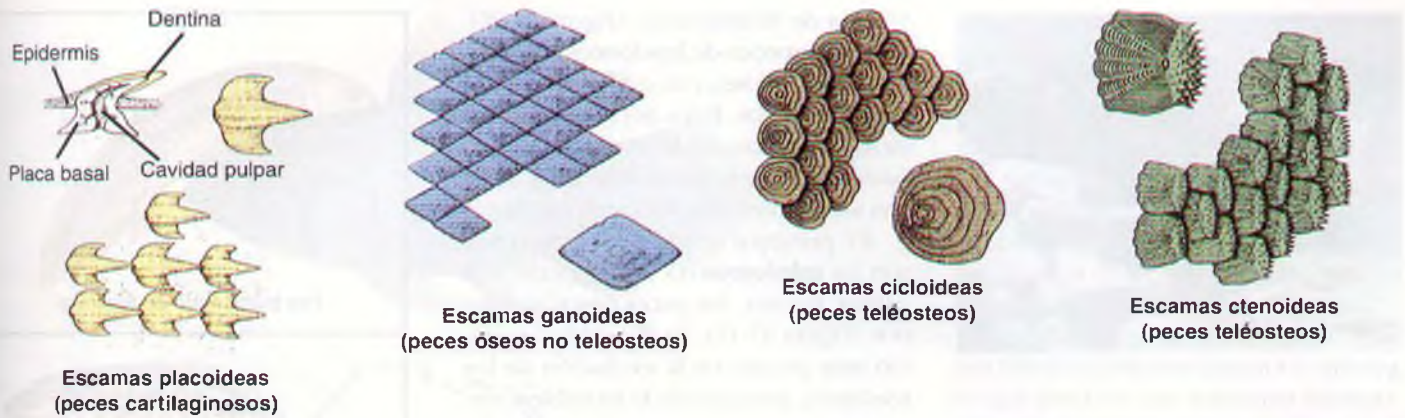


Figura 27-18

Tipos de escamas en los peces. Las escamas placóideas son pequeñas estructuras cónicas, semejantes a dientes, características de los condricthios. Las escamas ganoideas, en forma de rombo, se presentan en peces óseos primitivos, como el esturión, y están compuestas por capas de un esmalte plateado (ganoína) en la superficie superior y hueso en la inferior. Los peces óseos avanzados tienen escamas cicloideas o ctenoideas, finas, flexibles y dispuestas en filas imbricadas.

CLASIFICACIÓN DE LA CLASE OSTEÍCTIOS

Clase Osteíctios: peces óseos. Dos subclases, 45 órdenes actuales.

Subclase Actinopterygios: peces de aletas con radios. Dos superórdenes y 42 órdenes actuales.

Superorden Condrosteos (*G. chondros*, cartilago + *osteon*, hueso): **primitivos peces de aletas con radios.** Diez órdenes extinguidos; dos órdenes vivos que incluyen el bichir (*Polypterus*), los esturiones y el «pez espátula».

Superorden Neopterigios (*G. neos*, nuevo + *pteryx*, ala, aleta): **modernos peces óseos.** Los neopterigios primitivos comprenden cinco órdenes extintos y dos actuales, estos últimos representados por los lepidosteos (*Lepisosteus*) y las amias (*Amia*). Los neopterigios actuales se sitúan en la división Teleosteos, con 38 órdenes vivos. Cuerpo cubierto de finas escamas sin capa ósea (cicloideas o ctenoideas) o sin escamas; las partes dérmicas y cartilaginosas del cráneo íntimamente unidas; aleta caudal mayoritariamente homocerca; boca terminal; notocorda como mero vestigio; vejiga natatoria principalmente como órgano hidroestático y, generalmente, no comunicada con el esófago; endoesqueleto mayoritariamente óseo. Los 40 órdenes vivos comprenden 428 familias y aproximadamente 23 640 especies, lo que representa un 96% de todos los peces actuales.

Subclase Sarcopterigios: peces de aletas lobuladas. Diez órdenes extinguidos, tres órdenes vivos que incluyen el celacanto, *Latimeria chalumnae*, y tres géneros pulmonados: *Neoceratodus*, *Lepidosiren* y *Protopterus*.



Figura 27-19

Peces condrosteos, primitivos peces de aletas con radios de la subclase Actinopterygios. **A.** Esturión atlántico, *Acipenser oxyrinchus* (actualmente raro) de la desembocadura de los ríos atlánticos. **B.** El bichir, *Polypterus bichir* del África occidental ecuatorial. Es un depredador nocturno. **C.** Pez espátula, *Polyodon spathula*, del Mississippi; llega a alcanzar una longitud de 2 metros y un peso de 90 kg.

PECES DE ALETAS CON RADIOS: SUBCLASE ACTINOPTERYGIOS

Los peces de aletas con radios son un inmenso grupo que incluye la gran mayoría de los peces óseos más conocidos (más de 24 000 especies). El grupo tiene sus comienzos en el Devónico, en lagos y cursos de agua dulce. Eran pequeños peces de ojos grandes, bocas amplias y aletas caudales **heterocercas** (Figura 27-16). Estos primeros peces con aletas radiadas, conocidos en el registro fósil como paleoniscidos, estaban encerrados en una armadura ósea de fuertes **escamas ganoi-**

deas (Figura 27-18), tenían aletas con numerosos radios esqueléticos movidos unitariamente por músculos de la pared del cuerpo, y presentaban pulmones y branquias funcionales. Eran completamente diferentes de sus contemporáneos de agua dulce, los crossopterigios y peces pulmonados, con los que compartían los ríos y pantanos del Devónico.

De estos primeros actinopterygios surgieron dos grupos principales. El grupo más primitivo son los Condrosteos (*G. chondros*, cartilago + *osteon*, hueso), representados hoy por los esturiones de agua dulce y anádromos, los peces espátula y

el bichir (*Polypterus*) (*G. poly*, muchos + *pteros*, alas) de los ríos africanos (Figura 27-19). *Polypterus* es un relicto interesante, con una vejiga natatoria que funciona como un pulmón y con muchas otras características primitivas; recuerda a un



A



B

Figura 27-20

Peces neopterigios. A, *Amia calva*. B, El lepidosteio, *Lepisosteus osseus*. El primero vive en la región de los Grandes Lagos y en la cuenca del Mississippi. Los lepidosteos son comunes tanto en América del Norte como del Sur. Frecuentan corrientes tranquilas, donde pueden permanecer casi inmóviles acechando el paso de otros peces.

paleoniscido primitivo más que cualquier descendiente vivo. No hay una explicación satisfactoria para la supervivencia de ciertos peces como éste y el celacanto *Latimeria*, cuando todos sus parientes perecieron hace millones de años.

Un segundo gran grupo de peces de aletas con radios que surgieron de los paleoniscidos fueron los **neopterigios** (G. *neos*, nuevo + *pteryx*, ala, aleta). Los neopterigios aparecieron al final del Pérmico y se extendieron profusamente durante el Mesozoico (Figura 27-1). A lo largo del Mesozoico, una línea dio lugar a una radiación secundaria que condujo a los modernos peces óseos, los teleosteos. Hay sólo dos géneros vivos, el *Amia* (G. nombre de pez semejante al atún), de aguas poco profundas y con abundantes algas de los Grandes Lagos y del Valle del Mississippi, y *Lepisosteus* (G. *lepidos*, escama + *osteon*, óseo) del este

y el sur de Norteamérica (Figura 27-20). Las siete especies de lepidosteos son grandes depredadores, con cuerpos y mandíbulas alargados. Estos peces abandonan su aspecto letárgico lanzándose repentinamente contra su presa, a la que atrapan con sus dientes afilados como agujas.

El principal grupo de neopterigios son los **teleosteos** (G. *teleos*, perfecto + *osteon*, hueso), los peces óseos modernos (Figura 27-15). La diversidad apareció muy pronto en la evolución de los teleosteos, presagiando la increíble variedad de formas corporales que tienen los teleosteos de hoy. Las pesadas escamas en forma de armadura de los peces más primitivos fueron reemplazadas por escamas **cicloideas** y **ctenoideas**, flexibles, delgadas y ligeras. Ambas se parecen mucho (Figura 27-18), excepto en que las ctenoideas tienen relieves pectinados en su borde libre, que pueden constituir una adaptación para reducir la fricción al nadar. Algunos teleosteos, como el pez gato, carecen por completo de escamas. Casi todos los teleosteos tienen una cola **homocerca**, con los lóbulos superior e inferior de igual tamaño (Figura 27-16). Algunos cambios en la suspensión mandibular y los huesos de los lados de la cabeza proporcionaron a los teleosteos una cavidad bucal expansible y muy móvil, lo que permitió la evolución de una gran variedad de mecanismos alimentarios. Los pulmones de las formas primitivas se han transformado en los teleosteos en una **vejiga natatoria** con funciones de flotación. Los teleosteos tienen aletas muy maniobreras para el control del movimiento. En los pequeños teleosteos las aletas están provistas de agudas espinas, lo que les hace muy desagradables en la boca de posibles depredadores. Con estas adaptaciones (y muchas otras), los teleosteos se han convertido en los peces de mayor éxito.

PECES DE ALETAS LOBULADAS: SUBCLASE SARCOPTERIGIOS

Los peces de aletas lobuladas están representados en la actualidad solamente por siete especies: seis especies (en tres géneros) de peces pulmonados y una especie aislada, el celacanto, todos ellos supervivientes de un grupo que fue abundante durante el período Devónico del Paleozoico (Figuras 27-21 y 27-22). Las rela-

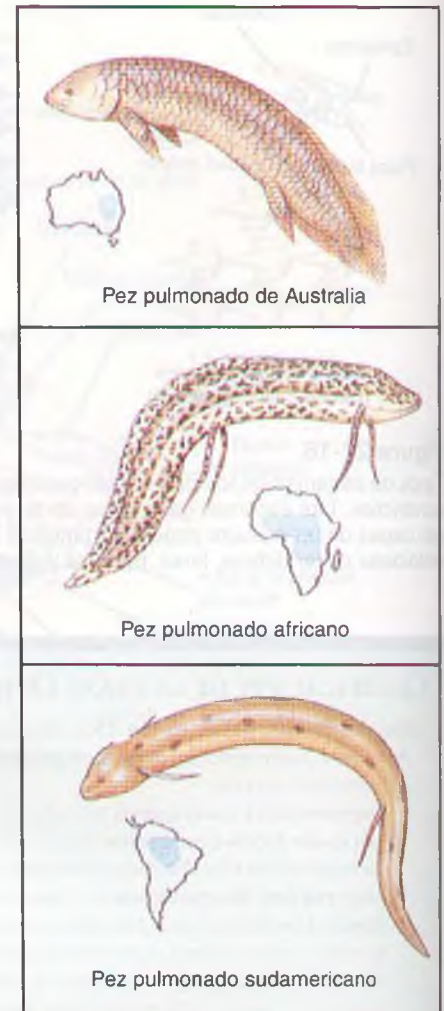


Figura 27-21

Los peces pulmonados son peces con aletas lobuladas, de la clase Sarcopterigios. El dipnoo australiano *Neoceratodus forsteri* es el menos especializado de los tres géneros de dipnoos. El género africano *Protopterus* es el mejor adaptado de los tres, ya que permanece quiescente en capullos rodeados de moco y respirando aire durante los prolongados períodos de sequía.

ciones entre los sarcopterigios son problemáticas, y algunos autores dividen a los pulmonados y a los peces de aletas lobuladas en subclases independientes dentro de los peces óseos, pero la distancia entre los dos grupos no parece ser tan grande como se pensaba.

Todos los antiguos sarcopterigios tenían tanto pulmones como branquias y una cola de tipo **heterocerca**. Sin embargo, durante el Paleozoico, la orientación de la columna vertebral cambió de forma que la cola se hizo simétrica y las aletas impares dorsal y ventral se desplazaron hacia atrás, lo que conformó una aleta



Figura 27-22

El celacanto *Latimeria chalumnae* es un fósil viviente, relicto de un grupo de peces que florecieron hace unos 350 millones de años.

continua y flexible alrededor de la cola. Este tipo de cola se llama **dificerca** (Figura 27-16). Las fuertes y carnosas aletas lobuladas pares (pectorales y pelvianas) de los sarcopterigios pudieron muy bien utilizarse como cuatro patas para trasladarse sobre el fondo. Tenían mandíbulas poderosas, y su piel estaba cubierta por fuertes escamas, formadas por un material semejante a la dentina, llamado **cosmina**, recubierto por una delgada capa de esmalte.

De los tres géneros supervivientes, el menos especializado es *Neoceratodus* (G. *neos*, nuevo + *keratos*, córneo + *odes*, forma), pez pulmonado australiano actual que puede alcanzar una longitud de 1,5 m (Figura 27-21). Este pez pulmonado es capaz de sobrevivir en aguas estancadas poco oxigenadas, subiendo a la superficie para introducir aire en su único pulmón, pero no puede sobrevivir fuera del agua. El pez pulmonado sudamericano *Lepidosiren* (L. *lepidus*, bonito + *siren*, sirenas míticas) y el africano *Protopterus* (G. *protos*, primero + *pteron*, ala) son ramas evolutivas de los dipnoos y pueden vivir fuera del agua durante largos períodos de tiempo. *Protopterus* vive en África en corrientes y ríos que se agostan durante la estación seca, con un lecho fangoso endurecido por el caluroso sol tropical. El pez excava y se hunde en el fango al aproximarse el período de sequía, y segrega una

baba copiosa que se mezcla con el fango para formar un duro capullo en el que estiva hasta la llegada de las lluvias. Sorprendentemente, se sabe muy poco sobre la ecología del pulmonado sudamericano *Lepidosiren*.

Los peces de aletas lobuladas (llamados crossopterigios en algunas clasificaciones) están divididos en dos grandes grupos. Los **ripidistios** florecieron a finales de la era Paleozoica y después se extinguieron. Los ripidistios son de especial importancia porque incluyen a los antecesores de los tetrápodos (y en términos cladistas constituyen por tanto un grupo parafilético). El segundo grupo son los **celacantos**. Éstos aparecieron también en el Devónico, sufrieron una pequeña radiación y alcanzaron su cima evolutiva en el Mesozoico. Al final de esta era estuvieron a punto de desaparecer, pero dejaron una especie superviviente muy interesante, *Latimeria chalumnae* (denominada así en honor de M. Courtenay-Latimer, directora del Museo de África del Sur) (Figura 27-22). Como se creía que los últimos celacantos se habían extinguido hace 70 millones de años, es imaginable el asombro del mundo científico cuando fueron encontrados los restos de un celacanto en un dragado en la costa de Sudafrica en 1938. Comenzó una investigación intensiva en las Islas Comores, cerca de Madagascar, donde lo capturaron ocasionalmente pes-

cadores nativos con anzuelos, a mano, a grandes profundidades. Han sido capturados numerosos ejemplares, muchos en excelentes condiciones, aunque ninguno ha logrado sobrevivir más que algunas horas a su captura.

El celacanto marino «moderno» es un descendiente de un tronco de celacantos de agua dulce del Devónico. La aleta caudal es del tipo **dificerca** (Figura 27-16), pero posee un pequeño lóbulo entre los lóbulos caudales superior e inferior, lo que produce una estructura trilobulada (Figura 27-22). Los celacantos también presentan algunas características degenerativas tales como más zonas cartilaginosas y una vejiga natatoria que está calcificada o persiste como un mero vestigio. También carecen de coanas, tan características en los crossopterigios, pero esto probablemente sea una pérdida secundaria, como consecuencia de la adopción de una vida batipelágica; obviamente, ni los orificios nasales ni los pulmones funcionales tienen relevancia alguna a tales profundidades.

ADAPTACIONES ESTRUCTURALES Y FUNCIONALES DE LOS PECES

LOCOMOCIÓN EN EL AGUA

Para el ojo humano, algunos peces son capaces de nadar a velocidades extremadamente altas. Pero nuestro juicio está involuntariamente influido por la propia experiencia de que el agua es un medio que ofrece mucha resistencia cuando nos desplazamos en él. La mayoría de los peces, tales como la trucha o un foxino, pueden nadar a un máximo de 10 cuerpos por segundo, obviamente una hazaña impresionante para las medidas humanas. Cuando estas velocidades las transformamos en km/h, significa que una trucha de unos 30 cm alcanza cerca de 10,4 km/h. Como regla general, cuanto más grande es el pez, más rápido puede nadar.

El mecanismo de propulsión de un pez es la musculatura de su tronco y su cola. La musculatura locomotriz axial está compuesta de bandas musculares en zigzag llamadas **miómeros**. Las fibras musculares de cada miómero son relativamente cortas, y se anclan en los septos de tejido conjuntivo que separan cada

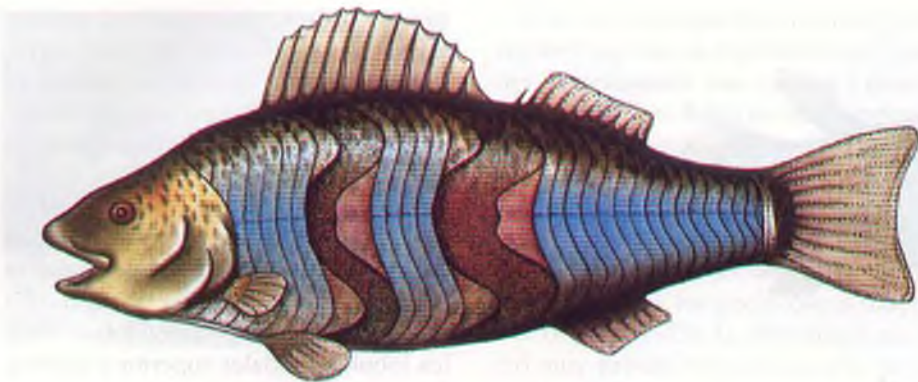


Figura 27-23

Musculatura del tronco de un pez teleosteo, parcialmente disecada para mostrar la disposición interna de los paquetes (miómeros). Los miómeros están complicadamente plegados, de forma que favorecen una natación más potente y mejor controlada.

Para medir la «velocidad de crucero» de un pez se utiliza un «rueda para peces»: se trata de un canal en forma de anillo lleno de agua, que se hace girar a igual velocidad, pero en dirección opuesta a como nada el pez. Mucho más difíciles de medir son los repentinos acelerones que pueden realizar la mayoría de los peces para capturar una presa o para evitar ser a su vez capturados. Un atún fue cronometrado a 66 km/h; se cree que el pez espada y el marlin son capaces de explosiones de velocidad que llegan o incluso sobrepasan los 110 km/h. Tales velocidades no pueden mantenerse por más de 1 a 5 segundos.

miómero de los adyacentes. En la superficie del cuerpo los miómeros toman forma de una W a cada lado (Figura 27-23), pero internamente las bandas musculares están plegadas de forma compleja y encajadas unas en otras, de manera que el empuje de cada miómero afecta a varias vértebras. Esta disposición proporciona un control más preciso y poderoso, ya que para flexionar una determinada parte del cuerpo resultan implicados muchos miómeros.

La comprensión de cómo nadan los peces puede abordarse estudiando cómo nada un pez tan flexible como la anguila (Figura 27-24). El movimiento es un serpenteo, no muy diferente al de una culebra, con ondas de contracción que se desplazan hacia atrás a lo largo del cuerpo por contracciones alternativas de los miotomos de cada lado. El extremo anterior del animal se curva menos que

el posterior, por lo que cada ondulación aumenta en amplitud a medida que recorre el cuerpo. Mientras que las ondulaciones se desplazan hacia atrás, la curvatura del cuerpo presiona lateralmente contra el agua, provocando oblicuamente una **fuerza de reacción** dirigida hacia adelante. Esta fuerza consta de dos componentes: la fuerza de **empuje**, utilizada para vencer la resistencia al avance y propulsar al pez hacia adelante, y una **fuerza lateral**, que tiende a desviar la cabeza del pez en la misma dirección que la cola. Este movimiento de la cabeza de un lado a otro es muy patente en una anguila o un tiburón cuando nadan, pero muchos peces tienen una cabeza rígida y grande con bastante superficie de resistencia para hacer mínimo ese cabeceo.

El movimiento de una anguila es relativamente eficaz a bajas velocidades, pero la forma de su cuerpo genera mucha resistencia de rozamiento en una natación rápida. Los peces que nadan rápidamente, como la trucha, son menos flexibles y limitan las ondulaciones del cuerpo fundamentalmente a la región caudal (Figura 27-24). La fuerza muscular generada en la gran masa muscular anterior es transferida a través de los tendones al pedúnculo caudal, relativamente poco musculoso, donde se genera el empuje. Esta forma de natación alcanza su máximo desarrollo en los atunes, cuyos cuerpos no se flexionan. Virtualmente, todo el empuje deriva de los potentes golpes de la aleta caudal (Figura 27-25). Muchos peces marinos veloces, como el pez vela (*Histiophorus*), el pez espada o emperador (*Xiphias*), la

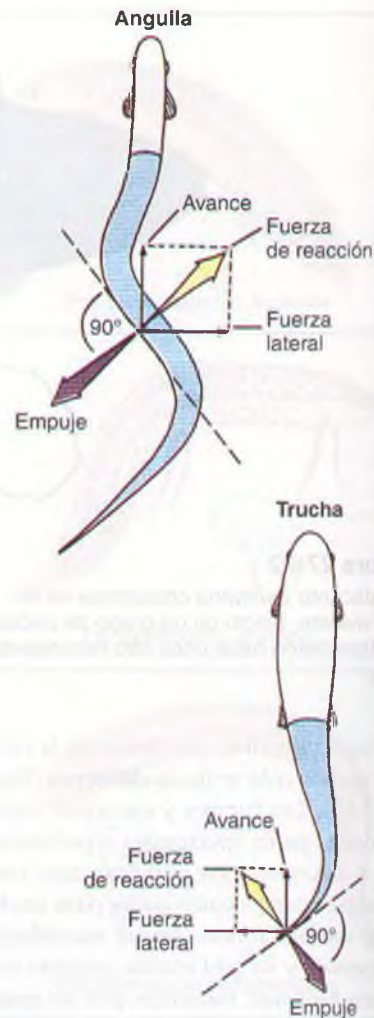


Figura 27-24

Movimientos natatorios de los peces, que muestran las fuerzas desarrolladas por un pez anguiliforme y por uno fusiforme.

seriola (*Seriola zonata*) y el quaparucu (*Acanthecibiam solanderi*)*, de gran envergadura, tienen aletas caudales con amplio barrido, de forma muy semejante a la de una hoz. Estas aletas son la contrapartida acuática de la relación anchura/longitud de ala de las aves más veloces (p. 589).

La natación es el sistema de locomoción animal más económico, principalmente porque los animales acuáticos están perfectamente sostenidos por su medio y necesitan gastar poca energía para vencer la fuerza de gravedad. Si com-

* N. del. T. Lo mismo que en el caso de los elasmobranchios (véase nota, p. 511) se han adoptado los nombres españoles más comunes y se han añadido las denominaciones científicas. Los cuatro peces citados son grandes escómbridos, afines a las caballas, pero de gran porte, y apreciados en la pesca deportiva.

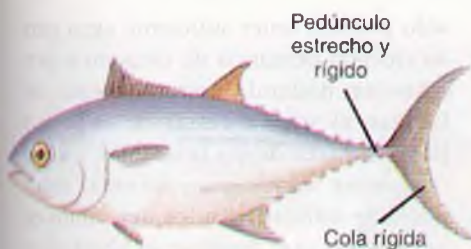


Figura 27-25

Adaptaciones del atún para la natación rápida. Los poderosos músculos del tronco tiran de la fina base de la cola. Como el cuerpo no se dobla, todo el impulso proviene del batido de la cola, rígida y con forma de guadaña.

paramos el coste energético por kilogramo de peso de un desplazamiento de 1 km en diferentes formas de locomoción, encontramos que es de 0,39 kcal para un salmón (nadando), 1,45 para una gaviota (volando) y 5,43 para una ardilla (corriendo). Sin embargo, un problema biológico sin resolver es comprender cómo los peces y los mamíferos acuáticos son capaces de moverse en el agua sin crear casi ninguna turbulencia. El secreto reside en la forma en que los animales acuáticos cimbrean sus cuerpos y aletas para nadar y en las propiedades de la superficie corporal, que reducen la fricción.

FLOTACIÓN NEUTRA Y LA VEJIGA NATATORIA

Todos los peces son ligeramente más pesados que el agua porque sus esqueletos y otros tejidos contienen elementos pesados que existen en el agua sólo en muy pequeñas cantidades. Para evitar hundirse, los tiburones deben estar siempre en movimiento. La cola asimétrica (heterocerca) de un tiburón proporciona la sustentación caudal necesaria durante la natación, y la amplia superficie de la cabeza y las aplanadas aletas pectorales (Figura 27-8) actúan a modo de alerones para mantener elevada la cabeza. A la flotación de los tiburones contribuye también el que sus hígados contengan un hidrocarburo especial llamado **escualeno**, que tiene una densidad de sólo 0,86. El hígado, por tanto, actúa como un gran saco oleoso de flotación que ayuda a compensar el pesado cuerpo del tiburón.

Con mucho, el mecanismo de flotación más eficaz es un espacio repleto de gas. La **vejiga natatoria** sirve para este

propósito en los peces óseos (Figura 27-26). Se originó a partir de los pulmones pares de los peces óseos primitivos del Devónico. Los pulmones eran probablemente una característica omnipresente en todos los peces óseos de agua dulce en el Devónico cuando, como hemos visto, la alternancia de climas secos y húmedos habría hecho que esta estructura respiratoria accesoria fuera esencial para la vida. Las vejigas natatorias existen en la mayoría de los peces pelágicos, pero faltan en los atunes, en la mayoría de los peces abisales y en las formas bentónicas, como los lenguados y las platijas.

Mediante el ajuste del volumen de gas en la vejiga natatoria, un pez puede conservar una flotación neutra y mantenerse suspendido indefinidamente a cualquier profundidad sin esfuerzo muscular. Sin

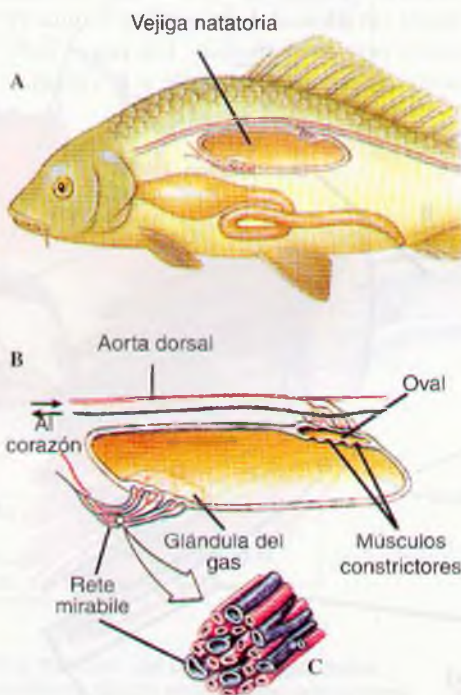


Figura 27-26

A. Vejiga natatoria de un pez teleosteo. La vejiga natatoria se encuentra en el celoma, justo bajo la columna vertebral. **B.** La glándula gaseosa segrega gas en la vejiga natatoria. Desde la sangre, el gas es transportado hasta la glándula gaseosa por la rete mirabile, un complicado conjunto de capilares enmarañados que actúan como un multiplicador contracorriente para aumentar la concentración de oxígeno. La disposición de los capilares arteriales y venosos en la rete mirabile se muestra en **C.** Para liberar gas durante la ascensión se abre una válvula muscular, lo que permite al gas penetrar en el oval, de donde es extraído por la circulación.

embargo, este mecanismo presenta graves problemas técnicos. Si el pez desciende a grandes profundidades, la vejiga natatoria sufre tal compresión que el pez llega a pesar más y tiende a hundirse. Debe añadirse gas a la vejiga para restablecer de nuevo el equilibrio de flotación. Si el pez sube, el gas de la vejiga se expande, haciendo al pez más ligero. A no ser que el gas sea expulsado, el pez subirá cada vez con más velocidad, a medida que la vejiga natatoria continúe expandiéndose.

Los peces ajustan el gas de las vejigas natatorias de dos maneras. Los peces menos especializados (la trucha, por ejemplo) tienen un **conducto neumático** que conecta la vejiga natatoria con el esófago; estas formas deben subir a la superficie y tragar aire para cargar la vejiga y, obviamente, están restringidas a aguas relativamente poco profundas. Los teleosteos más especializados han perdido el conducto neumático. En estos peces, el gas debe originarse en la sangre e introducirse en la vejiga natatoria. El intercambio se realiza en dos zonas altamente especializadas: una **glándula del gas** que segrega gas en la vejiga y un **área de reabsorción**, u «oval», que puede sacar gas de la vejiga. La glándula del gas contiene una importante red de capilares sanguíneos, llamados **rete mirabile** («red maravillosa»), que transfiere gases, especialmente oxígeno, desde la sangre a la vejiga natatoria mediante un mecanismo de contracorriente (Figura 27-26).

La increíble eficacia de este mecanismo está ejemplificada por los peces que viven a profundidades de 2400 m. Para mantener la vejiga inflada a esta profundidad, el gas interno (principalmente oxígeno, pero también cantidades variables de nitrógeno, monóxido de carbono y argón) debe tener una presión superior a 240 atmósferas, mucho mayor que la presión en una bombona de acero de gas industrial. No obstante, la presión de oxígeno en la sangre del pez no puede sobrepasar las 0,2 atmósferas: igual a la presión del oxígeno en la superficie.

Los fisiólogos, que al principio estaban desconcertados con el mecanismo de secreción de gas, comprenden ahora cómo opera. En resumen, la glándula del gas segrega ácido láctico, que penetra en la sangre causando una alta acidez localizada en la rete mirabilis, lo que fuerza a la hemoglobina a deshacerse de su

carga de oxígeno. Los capilares de la red están dispuestos de forma que el oxígeno liberado es acumulado en la red, alcanzando momentáneamente una presión tan alta que el oxígeno se difunde al interior de la vejiga natatoria. La presión de gas alcanzada en la vejiga natatoria depende de la longitud de los capilares de la red; éstos son relativamente cortos en peces que viven cerca de la superficie, pero extremadamente largos en peces de las profundidades.

RESPIRACIÓN

Las branquias de los peces están compuestas de finos filamentos cubiertos por una delgada membrana epidérmica que está plegada repetidamente en **lamelas** aplanadas (Figura 27-27) y ricamente provista de vasos sanguíneos. Las branquias están localizadas en el interior de la cavidad faríngea y cubiertas por una placa ósea móvil, el **opérculo**. Esta estructura

proporciona una excelente protección a los delicados filamentos branquiales, hace hidrodinámico el cuerpo y posibilita un sistema de bombeo para mover el agua a través de la boca y las branquias hacia el exterior por el opérculo. En vez de placas operculares como en los peces óseos, los elasmobranquios tienen una serie de **hendiduras branquiales** a través de las cuales el agua fluye hacia fuera. Tanto en los elasmobranquios como en los peces óseos, el mecanismo branquial está dispuesto para bombear suave y continuamente agua sobre las branquias, aunque para el observador parezca que la respiración de los peces es pulsátil. La corriente de agua es opuesta a la del flujo sanguíneo (flujo contracorriente), el más eficaz dispositivo para extraer la mayor cantidad posible de oxígeno del agua. Algunos peces óseos pueden extraer hasta un 85 % del oxígeno del agua al pasar por las branquias. Los peces más activos, como el arenque y la caballa,

sólo pueden tener suficiente agua para su elevada demanda de oxígeno si permanecen nadando continuamente; así fuerzan al agua a entrar en su boca y pasar a través de las branquias. Esto se denomina ventilación forzada. Estos peces se asfixiarían si los dejásemos en un acuario que limitase su libertad de movimientos, incluso aunque el agua estuviese saturada de oxígeno.

Un sorprendente número de peces puede vivir fuera del agua por diferentes períodos de tiempo respirando aire atmosférico. Peces diferentes utilizan dispositivos distintos para ello. Hemos descrito los pulmones de los peces pulmonados, *Polypterus*, y de los extintos crossopterygios. Las anguilas de agua dulce a menudo hacen excursiones tierra adentro durante períodos lluviosos, usando el tegumento como principal superficie respiratoria. El «bowfin», *Amia*, tiene branquias y una vejiga natatoria semejante a un pulmón. A bajas temperaturas utiliza solamente sus branquias, pero a medida que la temperatura y la actividad del pez aumentan, su respiración es fundamentalmente aérea a través de su vejiga natatoria. La anguila eléctrica presenta las branquias degeneradas y debe complementar la respiración branquial inspirando aire a través de su cavidad bucal vascularizada. Uno de los peces adaptados al intercambio gaseoso atmosférico es la perca trepadora de la India, que pasa la mayoría de su tiempo en tierra, cerca de la orilla del agua, respirando aire a través de unas cámaras aéreas especiales situadas por encima de las branquias, que son muy reducidas.

REGULACIÓN OSMÓTICA

El agua dulce es un medio extremadamente diluido, con una concentración de sal (0,001 a 0,005 moles gramo por litro [M]) muy inferior a la de la sangre de los peces que viven en ella (0,2 a 0,3 M). De esta manera, el agua tiende a entrar osmóticamente en sus cuerpos, y las sales se pierden por difusión hacia el exterior. Aunque la superficie escamosa y mucosa del cuerpo es casi totalmente impermeable al agua, la ganancia de agua y la pérdida de sales se producen a través de las delgadas membranas de las branquias. Los peces de agua dulce son **reguladores hiperosmóticos** que tienen varias defensas contra estos problemas (Figura 27-28).

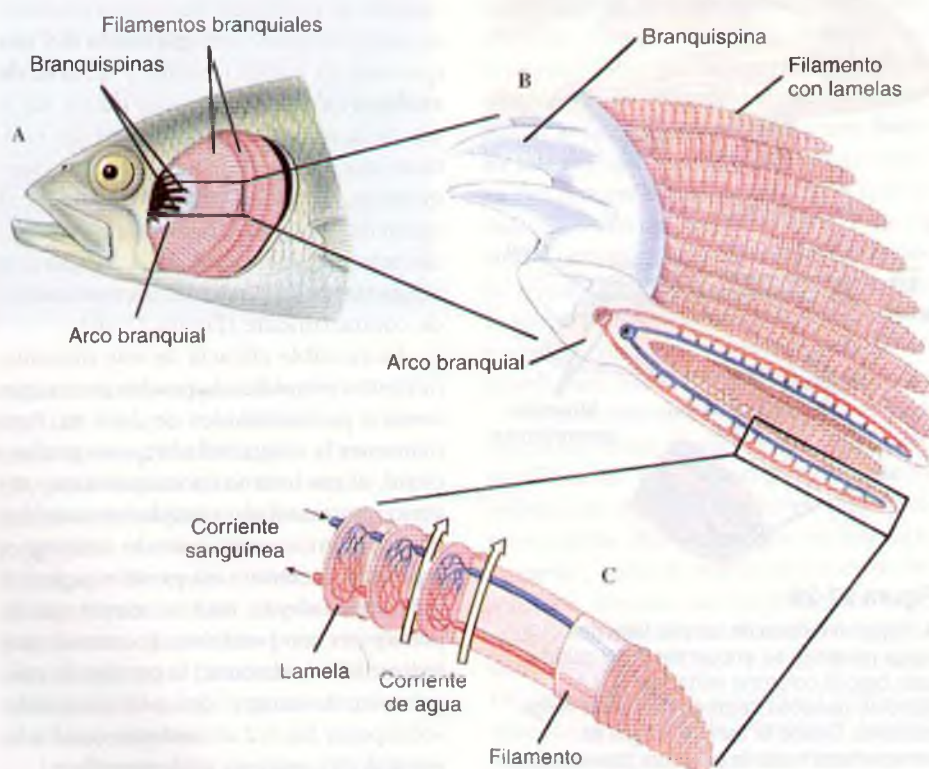


Figura 27-27

Branquias de los peces. Se ha extirpado la lámina ósea protectora (opérculo) que cubre las branquias (A), para poner al descubierto la cámara branquial. Hay cuatro arcos branquiales en cada lado, cada uno de ellos con numerosos filamentos. Una parte de un arco branquial (B) muestra las branquispinas que sobresalen hacia adelante para filtrar el alimento y los desechos, y los filamentos branquiales dirigidos hacia atrás. Se ha disecado un único filamento branquial (C) para mostrar los capilares sanguíneos en el interior de las lamelas planas. La dirección de la corriente de agua (flechas grandes) es opuesta a la dirección de la corriente sanguínea (flechas pequeñas).

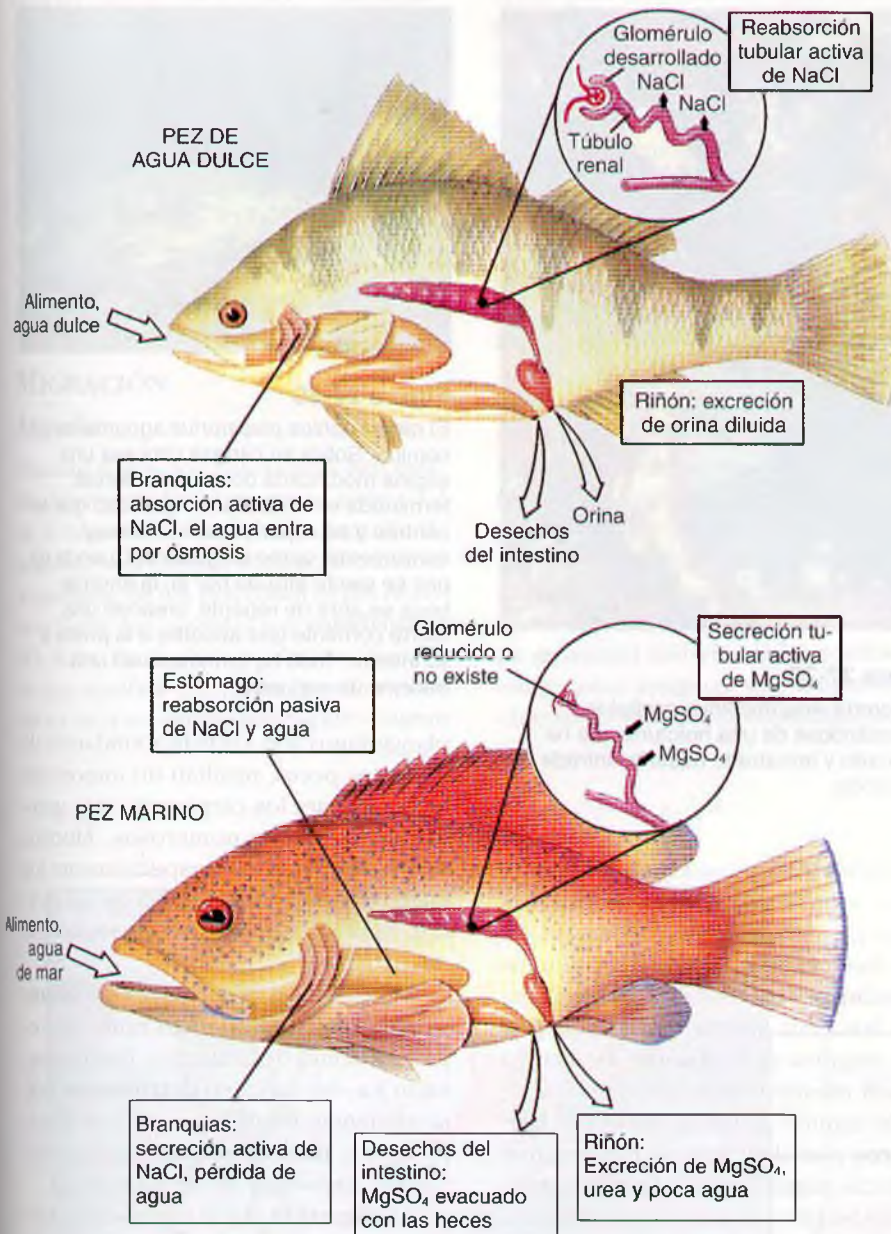


Figura 27-28

Regulación osmótica en los peces de agua dulce y marinos. Los peces de agua dulce mantienen el equilibrio osmótico e iónico en su ambiente diluido absorbiendo activamente cloruro sódico a través de las branquias (algunas sales entran con la comida). Para expulsar el exceso de agua que entra constantemente en el cuerpo, el riñón glomerular produce una orina diluida por la reabsorción de cloruro sódico. Los peces marinos beben agua de mar para reemplazar la pérdida de agua por ósmosis hacia el medio externo hipersalino. El cloruro sódico y el agua son absorbidos desde el estómago. El exceso del cloruro sódico es excretado hacia el exterior por las branquias. Las sales marinas bivalentes, mayoritariamente sulfato de magnesio, son eliminadas con las heces y excretadas por los túbulos de las nefronas.

Primero, el exceso de agua es bombeado al exterior por medio del riñón **mesonéfrico** (p. 661), que es capaz de formar una orina muy diluida. Segundo, **células absorbentes de sales** especiales, localizadas en el epitelio de las branquias, transportan activamente iones, principalmente sodio y cloruro, desde el

agua a la sangre. Esto, junto con la sal presente en la comida de los peces, reemplaza las sales perdidas por difusión. Estos mecanismos son tan eficaces que un pez de agua dulce invierte sólo una pequeña parte de su gasto energético total para mantener su equilibrio osmótico.

Aproximadamente el 90 % de los peces óseos están restringidos a hábitat de aguas dulces o marinas, ya que no son capaces de regularse osmóticamente en un hábitat no habitual. La mayoría de los peces dulciacuícolas mueren rápidamente si se les coloca en agua de mar, como igualmente ocurrirá con los peces marinos dejados en agua dulce. Sin embargo, cerca del 10 % de los teleósteos pueden ir y venir entre los dos hábitat. Estos peces *eurihalinos* (*G. euryx*, amplio + *hals*, sal) son de dos tipos: los que viven en estuarios o en ciertas áreas intermareales, donde la salinidad fluctúa a lo largo del día, y aquellos, como el salmón y la anguila, que pasan parte de su ciclo vital en el mar y parte en aguas dulces.

Los peces óseos marinos son **reguladores hipoosmóticos** que se encuentran con un conjunto de problemas completamente diferentes. Al tener una concentración salina mucho más baja (0,3 a 0,4 M) que el agua marina circundante (alrededor de 1 M), tienden a perder agua y ganar sales. Los peces teleósteos marinos, casi literalmente, corren el riesgo de deshidratarse, como un mamífero sin agua en un desierto. Los peces óseos marinos, como sus parientes de agua dulce, han desarrollado un conjunto apropiado de defensas (Figura 27-28). Para compensar la pérdida de agua, los teleósteos beben agua de mar. Aunque este comportamiento obviamente les proporciona el agua necesaria, está acompañado desgraciadamente de una gran cantidad de sal innecesaria. Esta sal se elimina de dos maneras: (1) los iones principales (sodio, cloruro y potasio) son transportados por la sangre hasta las branquias, donde son segregados al exterior por **células especiales secretoras de sales**; y (2) los iones restantes, mayoritariamente iones bivalentes (magnesio, sulfato y calcio), quedan en el intestino y son expulsados con las heces. De cualquier manera, una pequeña pero significativa fracción de estas sales bivalentes residuales, de un 10 a un 40 % del total, traspasa la mucosa intestinal y entra en la corriente sanguínea. Estos iones son excretados por el riñón. A diferencia del riñón de los peces de agua dulce, que forman su orina por la secuencia normal de

filtración-reabsorción típica de la mayoría de los riñones de los vertebrados (pp. 661 a 667), los riñones de los peces marinos excretan iones bivalentes por secreción tubular. Puesto que el filtrado, si lo hay, es muy pequeño, el glomérulo ha perdido su importancia y desaparece en algunos teleosteos marinos. Los peces-aguja y los rapés (Figura 27-30) son ejemplos de peces marinos «aglomerulares».

COMPORTAMIENTO TRÓFICO

Para cualquier pez, la alimentación es una de las principales actividades de la vida diaria. Aunque muchos pescadores faltos de suerte jurarían lo contrario, el hecho es que un pez invierte más tiempo y energía en comer o buscar comida que en ninguna otra actividad. A lo largo de la evolución de los peces ha habido una implacable presión selectiva hacia aquellas adaptaciones que permitan a un pez situarse en el lado más favorable del lema «comer o ser comido». Ciertamente el hecho más relevante fue la evolución de las mandíbulas. Los que las poseían se liberaron de una existencia parásita o de alimentarse, como detritívoros, del fango, y pudieron adoptar un modo de vida depredador. Lograr medios para capturar presas más grandes requiere músculos más fuertes, movimientos más ágiles, mayor equilibrio y adquisición de sentidos especiales. El comportamiento trófico conforma al pez más que cualquier otro aspecto de su género de vida.

La mayoría de los peces son **carnívoros** que atacan a todo tipo de animales, desde zooplacton y larvas de insectos hasta grandes vertebrados. Algunos peces marinos de las profundidades son capaces de comerse víctimas de casi dos veces su tamaño (una adaptación para la supervivencia en un mundo donde las presas son escasas). Los actinopterigios más evolucionados no pueden masticar su comida como nosotros, ya que, haciéndolo, bloquearían la corriente de agua a través de las branquias. De cualquier forma, algunos como la morena (Figura 27-29) tienen dientes molariformes en las mandíbulas para triturar sus presas, que pueden ser crustáceos de cuerpos duros. Otros utilizan fuertes dientes faríngeos para triturar el alimento. La mayoría de los carnívoros casi invariablemente tragan a sus víctimas enteras,



Figura 27-29 La morena *Anarrhichthys ocellatus* alimentándose de una holoturia que ha capturado y arrastrado hasta la entrada de su guarida.

utilizando dientes agudos en las mandíbulas y sobre las paredes de la boca para atrapar la presa. La incompresibilidad del agua hace la tarea más fácil a algunos depredadores con bocas grandes. Cuando la boca está abierta, se crea una presión negativa que absorbe la víctima hacia el interior (Figura 27-30).

Un segundo grupo de peces son **herbívoros** y se alimentan de fanerógamas acuáticas, algas y otros vegetales. Aunque los herbívoros son poco numerosos, son intermediarios fundamentales en la cadena trófica, especialmente en corrientes de aguas dulces, lagos y charcas que contienen muy poco plancton.

Los **suspensívoros**, que engullen los abundantes microorganismos marinos, forman un tercer grupo que comprende desde las larvas de peces hasta los tiburones ballena. De cualquier forma, los más característicos de los comedores de plancton son los peces del grupo de los arenques (arenque, anchoa, capelán, sardina y otros), que son en su mayor parte **pelágicos** (habitantes de mar abierto) y viajan en grandes bancos. Tanto el fitoplancton como el más pequeño zooplancton son separados del agua con un mecanismo semejante a un tamiz, las branquiaspinas (Figura 27-27). Como los



Figura 27-30 El rapé *Lophius piscatorius* aguarda su comida. Sobre su cabeza cimbreaba una espina modificada de su aleta dorsal, terminada en un tentáculo carnoso que se contrae y se expande de forma muy convincente, como un gusano. Cuando un pez se siente atraído por él, la enorme boca se abre de repente, creando una fuerte corriente que absorbe a la presa a su interior. Todo ha terminado en una fracción de segundo.

planctófagos son los más abundantes de todos los peces, resultan un importante alimento para los carnívoros, más grandes pero menos numerosos. Muchos peces de agua dulce, especialmente los miembros de la gran familia de los cíclidos, también dependen en su nutrición del plancton.

Un cuarto grupo de peces son **omnívoros**, que se alimentan tanto de vegetales como de animales. Finalmente, están los «basureros» o **detritívoros**, que se alimentan de restos orgánicos (detritos), y los **parásitos**, que absorben sustancias corporales de otros peces.

La **digestión** sigue el plan típico vertebrado en la mayoría de los peces. Excepto en varios que carecen de estómago, la comida pasa de éste al intestino tubular, que tiende a ser corto en los carnívoros y extremadamente largo y enrollado en formas herbívoras. En la carpa, por ejemplo, el intestino puede medir nueve veces la longitud del cuerpo, una adaptación para la lenta digestión requerida por los hidratos de carbono vegetales. En los carnívoros, la digestión de algunas proteínas puede iniciarse en el medio ácido del estómago, pero la principal función de éste es almacenar las a menudo grandes, pero espaciadas, tomas de alimento en espera de su paso al intestino.

La digestión y la absorción se producen simultáneamente en el intestino. Un

carácter curioso de los peces actinopterygios, especialmente los teleosteos, es la presencia de numerosos **ciegos pilóricos** (Figura 27-15) que no se encuentran en ningún otro grupo de vertebrados. Su función primaria parece ser la absorción de grasas, aunque segregan toda clase de enzimas (proteasas, carbohidrasas y lipasas). Su número va desde dos o tres hasta varios cientos en algunas especies de teleosteos evolucionados.

MIGRACIÓN

Anguila

Durante siglos, los naturalistas han estado desorientados respecto al ciclo vital de la anguila de agua dulce *Anguilla* (L. anguilla), una especie comercial común e importante de los ríos costeros del Atlántico Norte. Las anguilas son **catádromos** (G. kata, hacia abajo + dromos, correr), lo que significa que pasan la mayor parte de su vida en aguas dulces pero migran

al mar para reproducirse. Cada otoño, un gran número de anguilas son vistas nadando río abajo, pero nunca vuelven adultos. Y cada primavera un incontable número de anguilas jóvenes, llamadas «anguilas» (Figura 27-31), cada una del tamaño de una cerilla de madera, aparecen en los ríos costeros y comienzan a nadar río arriba. Se suponía que las anguilas debían desovar en algún lugar en el mar, pero la localización de sus áreas de cría era totalmente ignorada.

La primera pista fue dada por dos científicos italianos, Grassi y Calandruccio, quienes en 1896 publicaron que las anguilas no eran larvas de anguilas, sino estados juveniles relativamente avanzados. Asimismo descubrieron que las verdaderas larvas eran diminutas criaturas, con forma de hoja y completamente transparentes, que no presentan ninguna semejanza con los estados adultos. Los naturalistas antiguos, que nunca sospecharon su verdadera identidad, las lla-

maron **leptocéfalos** (G. leptos, delgado + kephale, cabeza). En 1905, Johann Schmidt, subvencionado por el Gobierno danés, comenzó un estudio sistemático de la biología de la anguila, que continuó hasta su muerte, en 1933. Con la cooperación de capitanes de barcos mercantes que cruzaban el Atlántico regularmente, fueron capturados miles de leptocéfalos de diferentes áreas del Atlántico con redes de plancton que Schmidt les suministraba. Anotando en qué lugar del océano eran capturados los distintos estados de desarrollo, Schmidt y sus colegas reconstruyeron la migración hasta las áreas de puesta.

Cuando las anguilas adultas abandonan los ríos costeros de Europa y Norteamérica, nadan continuamente a gran profundidad durante uno a dos meses hasta que alcanzan el mar de los Sargazos, una vasta extensión de océano tropical al sudoeste de las Bermudas (Figura 27-31). Allí, a profundidades de

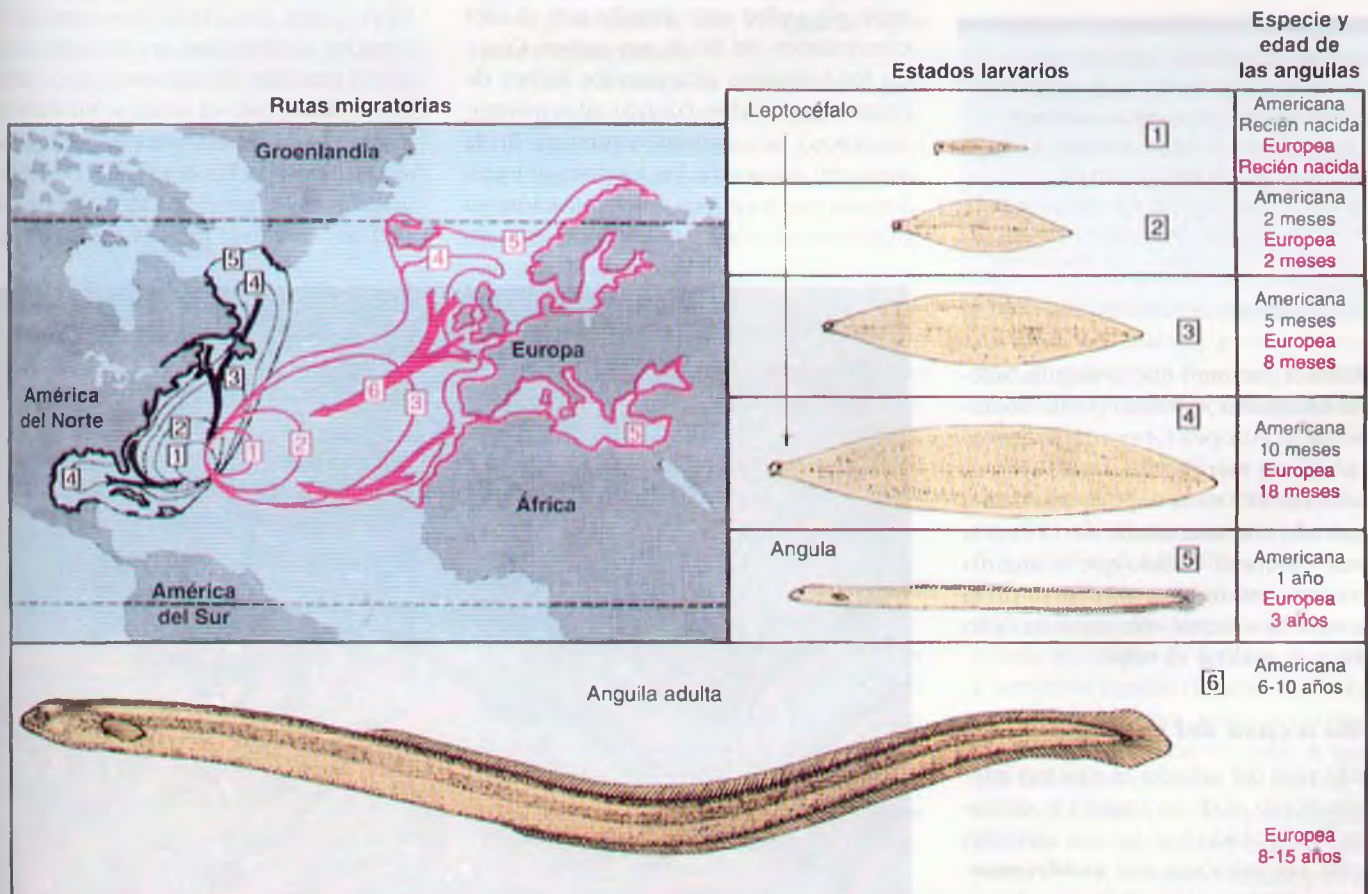


Figura 27-31

Ciclos vitales de la anguila europea (*Anguilla anguilla*) y de la anguila americana (*A. rostrata*). En rosa, patrones de migración de la especie europea. En negro, patrones de migración de la especie americana. Los números encuadrados se refieren a los estados de desarrollo. La anguila americana completa su metamorfosis y migración en un año. La anguila europea necesita cerca de tres años para llevar a cabo su largo viaje.

300 metros o más, las anguilas desovan y mueren. La diminuta larva comienza entonces un increíble viaje de regreso a las costas de Europa. Guiándose por la corriente del Golfo y siendo constantemente presa de numerosos depredadores, alcanzan la mitad del Atlántico después de dos años. Al final del tercer año llegan a la costa de Europa, donde el leptocefalo se transforma en angula, con un inconfundible aspecto anguiliforme (Figura 27-31). Aquí los machos y las hembras se separan; los machos permanecen en las aguas salobres de las desembocaduras de los ríos y estuarios, mientras que las hembras continúan remontando el río, a menudo viajando cientos de kilómetros río arriba. Después de ocho a 15 años de crecimiento, las hembras, ahora de 1 metro o más largas, vuelven al mar para reunirse con los machos más pequeños; ambos vuelven a las áreas de apareamiento primitivas, a miles de kilómetros, para completar el ciclo vital.

Recientes análisis con electroforesis enzimáticas de las larvas de anguila han confirmado no solamente la existencia de dos especies distintas, europea y americana, sino la presunción de Schmidt de que las anguilas europeas y americanas realizan la puesta en áreas parcialmente solapadas en el Mar de los Sargazos.

Schmidt encontró que la anguila americana (*Anguilla rostrata*) podía distinguirse de la europea (*Anguilla vulgaris*) porque tiene menos vértebras (aproximadamente 107 en la anguila americana comparado con una media de 114 en la especie europea). Puesto que la anguila americana está mucho más cerca de la costa norteamericana, sólo necesita ocho meses para realizar el viaje.

Vuelta a casa del salmón

El ciclo vital del salmón es casi tan interesante como el de la anguila y, ciertamente, ha recibido mucha más atención popular. Los salmones son **anádromos**; esto es, pasan su vida adulta en el mar, pero vuelven al agua dulce para desovar. El salmón del Atlántico (*Salmo salar*) y el salmón del Pacífico (seis especies del género *Oncorhynchus*) realizan esta

migración, pero hay importantes diferencias entre las siete especies. El salmón del Atlántico (así como su pariente cercano la trucha arcoiris) realiza un viaje río arriba para la puesta año tras año. Las seis especies del salmón del Pacífico (*king*, *sockeye*, *silver*, *humpback*, *chum* y *japanese masu*) hacen cada una un único viaje para la puesta (Figura 27-32), después del cual mueren.

El instinto de orientación virtualmente infalible de las especies del Pacífico es proverbial: después de la migración río abajo en estado de murgón, un salmón sockeye recorre muchos cientos de millas a través del Pacífico durante cuatro años, aumentando de peso de 2 a 5 kg; entonces vuelve irremisiblemente a desovar en las cabeceras de los ríos de sus padres. Suelen ocurrir algunos extravíos, lo que es un importante medio de aumentar el flujo genético y la colonización de nuevos ríos.

Experimentos de A. D. Hasler y otros han demostrado que el regreso del salmón río arriba está guiado por el olor característico del río de sus padres. Cuando los salmones alcanzan los lechos de freza de sus padres (donde ellos mismos nacieron), se aparean y mueren. En la siguiente primavera, los alevines se transforman en murgones antes o durante su migración río abajo. Es entonces cuando

adquieren la impronta (p. 771) del olor distintivo de la corriente, que parece ser un mosaico de compuestos liberados por la vegetación característica y el suelo del lecho del río parental. También parece que adquieren la impronta de olor de las distintas corrientes que atraviesan al migrar río abajo, y que utilizan estos olores en secuencia inversa, como un mapa, durante el viaje río arriba cuando son adultos.

¿Cómo encuentra el salmón su camino hasta la boca del río desde el mar abierto? El salmón se aparta cientos de kilómetros de la costa, demasiado lejos como para ser capaces de detectar el olor del río familiar. Experimentos recientes sugieren que algunos peces migradores, como algunas aves, se guían por la posición del Sol. Sin embargo, se han observado salmones en migración trasladándose en días nublados o por la noche, lo que indica que la orientación solar, si es que se utiliza, no es el único recurso de los salmones. Los peces (de nuevo también como las aves) son capaces de detectar y orientarse en el campo magnético terrestre. Finalmente, otros biólogos opinan que el salmón no necesita especiales aptitudes para la navegación, sino que utiliza las corrientes oceánicas, gradientes de temperatura y disponibilidad de alimento para alcanzar el área



Figura 27-32
Salmón del Pacífico en migración.

costera donde se encuentra «su» río. A partir de aquí se orientaría por el mapa de olor adquirido por impronta, realizando los giros adecuados en cada bifurcación fluvial hasta alcanzar su arroyo natal.

Los viajes del salmón en el Pacífico Noroeste se han visto muy afectados por una combinación letal de degradación de las zonas de desove por la industria maderera, la contaminación y muy especialmente por las más de 50 presas hidroeléctricas que obstruyen la migración río arriba del salmón y matan a los que van río abajo al pasar por las turbinas de los generadores. Además, la cadena de embalses de las presas, que han convertido los cursos de los ríos Columbia y Snake en una serie de lagos, aumenta la mortalidad de los jóvenes salmones que van río abajo, al ralentizar su paso hacia el mar. El resultado es que la cantidad de salmones actuales es solamente alrededor del 3 % de los 10 a 16 millones de peces que subían por los ríos hace 150 años. Mientras los planes de recuperación se ven retrasados por las industrias de la energía, los grupos conservacionistas argumentan que, a la larga, la pérdida del salmón puede resultar más dañina para la economía regional que invertir hoy en los cambios necesarios que permitan recuperarse a las poblaciones de salmones.

REPRODUCCIÓN Y CRECIMIENTO

En un grupo tan diverso como el de los peces no es una sorpresa encontrar unas variaciones extraordinarias en la reproducción sexual. La mayoría de los peces han seleccionado lo más simple: la gran mayoría son **dioicos**, con **fecundación externa** y **desarrollo externo** de los huevos y del embrión. Este modo de reproducción se denomina **ovíparo** (que significa «productor de huevos»). Sin embargo, como saben todos los aficionados a los peces tropicales, los populares «guppies» y «molles» de los acuarios domésticos llevan, tras el desarrollo embrionario, a sus jóvenes vivos en la cavidad ovárica de la madre (Figura 27-33). Se dice que estas formas son **ovovivíparas**. Como ya se ha dicho anteriormente en este capítulo (p. 513), existen incluso algunos tiburones que desarrollan un cier-



Figura 27-33

La perca *Hypsarys caryi* pariendo. Todo este grupo de percas de la costa oeste (la familia Embiotócidos) son vivíparas.

to tipo de unión placentaria, a través de la cual los jóvenes se nutren durante la gestación. Estas formas, como los mamíferos placentarios, son **vivíparas** («que paren crías vivas»).

Pero volvamos al sistema de reproducción ovíparo, mucho más común. Muchos peces marinos son productores de huevos extraordinariamente prolíficos. Machos y hembras van juntos en grandes bancos y, sin previo apareamiento, liberan una inmensa cantidad de gametos en el agua que son transportados por la corriente. La gran hembra del bacalao podría liberar de cuatro a seis millones de huevos en una única puesta. Menos de uno entre un millón sobrevivirá a los numerosos peligros del océano hasta alcanzar la madurez reproductora.

A diferencia de los pequeños, flotantes y transparentes huevos de los teleósteos marinos pelágicos, los huevos de los teleósteos litorales o costeros son más grandes, con mucho vitelo nutritivo, no flotan y son adhesivos. En general, los peces que viven en aguas costeras donde prevalece la acción del oleaje y corrientes a lo largo de la costa disponen sus huevos de una forma más económica. Algunos los entierran, muchos los sujetan a la vegetación, algunos los depositan en nidos, y otros, incluso los incuban en sus bocas (Figura 27-34). Muchas especies costeras vigilan sus huevos. Los intrusos, que buscan en los huevos una fácil presa, se encuentran con una estre-



Figura 27-34

Opistognathus macrognathus macho con la puesta en la boca. El macho retiene la freza de la hembra e incuba los huevos hasta la eclosión. Durante breves períodos, y mientras se alimenta, el macho deja los huevos en el nido.

cha vigilancia, a menudo belicosa, desarrollada por el guardián, que es casi siempre el macho.

Los peces de agua dulce producen casi invariablemente huevos no flotantes. Los que no desarrollan cuidados parentales, como la perca, simplemente dispersan sus miríadas de huevos entre las algas y por el fondo. Los peces de agua dulce que presentan algún tipo de cuidado de los huevos producen huevos más grandes y en menos cantidad, que gozan de mejores oportunidades para sobrevivir.

Por regla general, los peces de agua dulce desarrollan elaborados preliminares previos al apareamiento. La hembra del salmón del Pacífico, por ejemplo, lleva a cabo una «danza» junto con su pareja, llegando después al lugar de la puesta en un río de fondos de guijarros y corrientes rápidas (Figura 27-35). Entonces la hembra gira sobre su costado y excava un nido con su cola. A medida que la hembra deposita los huevos, éstos son fecundados por el macho (Figura 27-35). Una vez que la hembra los cubre con grava, el pez, exhausto, muere y es arrastrado río abajo.

Poco después de que los huevos de las especies ovíparas sean fecundados y depositados, absorben agua y se endurecen. Sigue la segmentación y se forma el blastodermo, disponiéndose a caballo

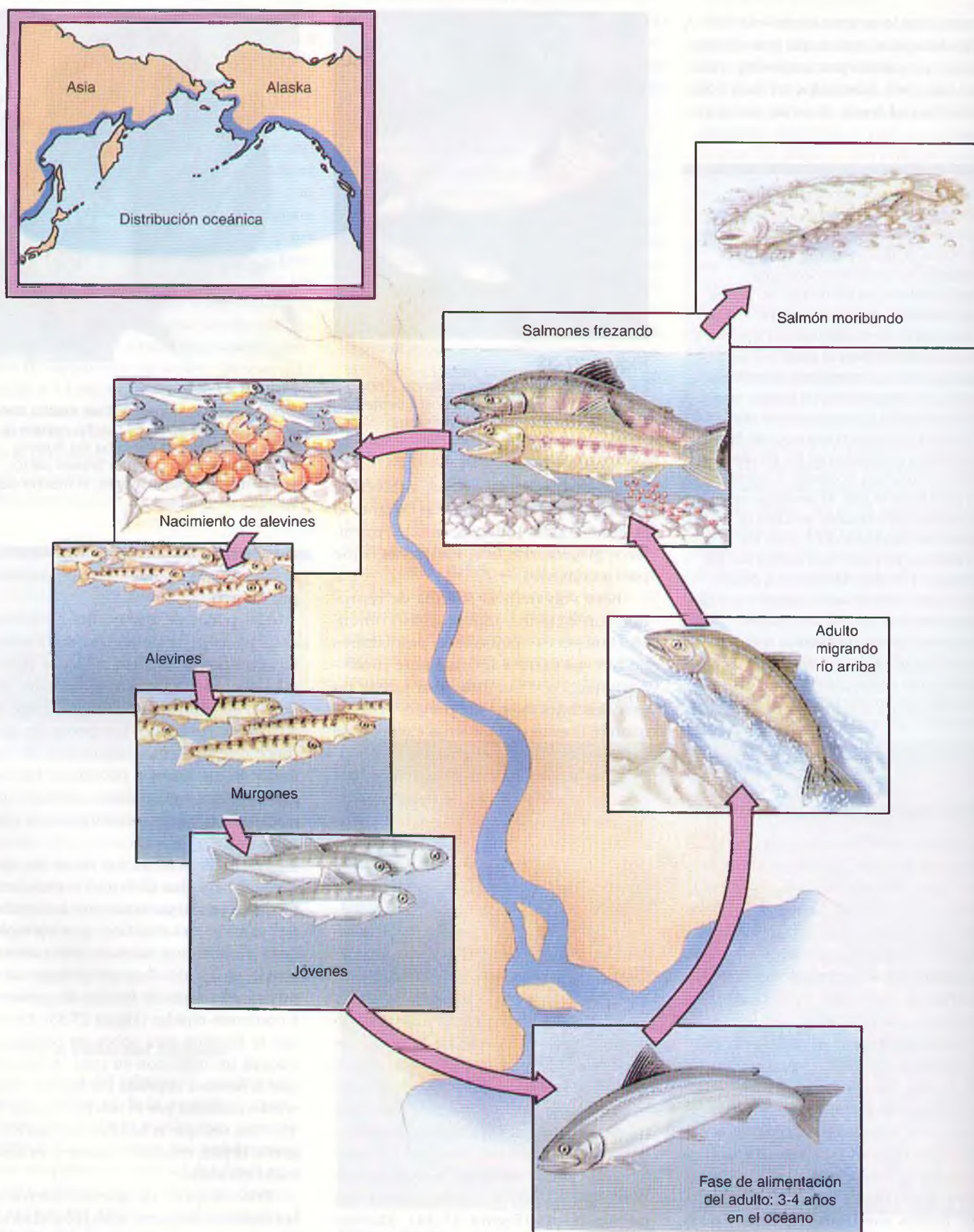


Figura 27-35
Cortejo de cópula del salmón del Pacífico y desarrollo del huevo y el alevín.

de una masa relativamente grande de vitelo nutritivo. Pronto esta masa de vitelo queda incluida dentro del blastodermo en desarrollo, que entonces empieza a adquirir un aspecto pisciforme. El pez sale como una larva que puede ser muy diferente en apariencia del adulto. Los ojos y la musculatura segmentada (miotomos) están bien formados, pero lo más conspicuo es la masa de vitelo globular, semitransparente, tan grande que el movimiento de la larva es casi imposible (Figura 27-35). Hasta que el vitelo es totalmente reabsorbido y la boca y el tracto digestivo están formados, la larva no empieza a buscar sus propios alimentos. Después de un período de crecimiento, la larva sufre una metamorfosis, especialmente llamativa en muchas especies marinas como la anguila de agua dulce descrita anteriormente (Figura 27-31). La forma del cuerpo se recompone, las aletas y la coloración cambian, y el animal alcanza el estado juvenil con la incon-

fundible estructura corporal de su especie.

El crecimiento depende de la temperatura. Consecuentemente, un pez que viva en regiones templadas crece rápidamente en verano cuando la temperatura es alta y la comida abundante, pero casi detiene su crecimiento en invierno. El crecimiento estacional queda reflejado en los anillos anuales de las escamas (Figura 27-36), un carácter distintivo importante para los biólogos marinos que deseen determinar la edad de un pez. A diferencia de aves y mamíferos, que alcanzan un tamaño de adulto definitivo, la mayoría de los peces continúan creciendo durante toda su vida después de alcanzar la madurez reproductora. Esto es posible porque su medio es tan denso que compensa el empuje de la gravedad. Es también probablemente una ventaja selectiva para las especies, ya que cuanto más grande es el pez, más gametos producirá y más grande será su contribución a las generaciones futuras.

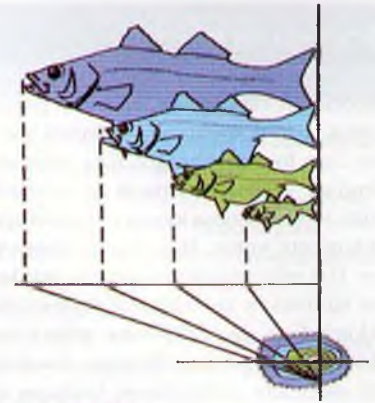


Figura 27-36

Crecimiento de una escama. Las escamas de los peces revelan cambios estacionales en el crecimiento. El crecimiento se interrumpe durante el invierno, produciendo marcas anuales (anillos). Cada incremento anual en el crecimiento de la escama está en relación con un aumento anual del tamaño del animal. Los otolitos (concreciones calcáreas que hay en el órgano estatoacústico) y ciertos huesos pueden utilizarse en algunas especies para determinar la edad y la proporción del crecimiento.

CLASIFICACIÓN DE LOS PECES ACTUALES

Esta clasificación linneana sigue en su mayor parte la de Nelson (1994). Las probables relaciones de estos grupos tradicionales, junto con los tres principales grupos extintos, se muestran en forma de cladograma en la Figura 27-2. Se han propuesto otros esquemas de clasificación. La increíble dificultad para establecer relación entre el gran número de especies vivientes y un vasto número de fósiles de diferentes épocas es razón suficiente para que la clasificación de los peces haya estado, y siga estando, sometida a continuos cambios.

Filo Cordados

Subfilo Vertebrados

Superclase Agnatos (G. *a*, sin + *gnathos*, mandíbulas) (**Ciclostomos**). Sin mandíbulas; esqueleto cartilaginoso; faltan las aletas ventrales; uno o dos canales semicirculares; notocorda persistente.

Clase Mixines (G. *myxa*, viscosidad): **mixines**. Boca terminal con cuatro pares de tentáculos; falta el embudo bucal; saco nasal con conducto a la faringe; de cinco a 15 pares de bolsas branquiales; algunas especies, hermafroditas. Ejemplos: *Myxine*, *Bdellostoma*.

Clase Cefalaspídomorfos (G. *kephale*, cabeza + *aspidos*, escudo + *morphe*, forma) (**Petromizontes**): **lampreas**. Boca succionadora con dientes córneos; saco nasal no conectado con la boca; siete pares de bolsas branquiales. Ejemplos: *Petromyzon*, *Lampetra*.

Superclase Gnathostomados (G. *gnathos*, mandíbula + *stoma*, boca). Con mandíbulas patentes; generalmente aletas pares; tres pares de canales semicirculares; notocorda persistente o reemplazada por centros vertebrales.

Clase Condriktios (G. *chondros*, cartilago + *ichthys*, pez): **peces cartilaginosos**. Esqueleto cartilaginoso; dientes no fusionados a las mandíbulas; sin vejiga natatoria; intestino con válvula espiral.

Subclase Elasmobranquios (G. *elasmos*, placa de metal + *branchia*, branquias): **tiburones, rayas y torpedos**. Escamas placoides (denticulos dérmicos) o sin escamas, de cinco a siete pares de arcos branquiales y branquias con hendiduras separadas a lo largo de la faringe. Ejemplos: *Squalus*, *Raja*.

Subclase Holocéfalos (G. *holos*, entero + *kephale*, cabeza): **quimeras**. Hendiduras branquiales cubiertas con un opérculo; mandíbulas con placas dentales; abertura nasal simple; sin escamas; órganos accesorios para la cópula en los machos; línea lateral en surco abierto. Ejemplos: *Chimaera*, *Hydrolagus*.

Clase Osteiktios (G. *osteon*, hueso + *ichthys*, pez) (**Teleostomos**): **peces óseos**. Cuerpo primitivamente fusiforme, pero modificado de forma variada; esqueleto mayoritariamente osificado; aberturas branquiales simples en cada lado, cubiertas con un opérculo; generalmente vejiga natatoria o pulmones.

Subclase Actinopterygios (G. *aktis*, radio + *pteryx*, aleta, ala): **peces de aletas con radios**. Aletas pares soportadas por espinas dérmicas y sin porciones basales lobuladas; sacos nasales sólo abiertos al exterior. Ejemplos: *Salmo*, *Perca*.

Subclase Sarcopterygios (G. *sarkos*, carne + *pteryx*, aleta, ala): **peces de aletas lobuladas**. Cuerpos pesados; aletas pares con esqueleto y musculatura de tipo tetrápodo; lóbulos musculares en la base de la aleta anal y la segunda dorsal; cola difícera; intestino con válvula espiral. Ejemplos: *Latimeria* (celacanto); *Neoceratodus*, *Protopterus*, *Leptidosiren* (peces pulmonados).

Resumen

Los peces son vertebrados acuáticos poiquilotermos, con respiración branquial y con aletas. Son los vertebrados más antiguos, habiéndose originado a partir de un cordado antecesor desconocido en el Cámbrico o posiblemente antes. Hay cuatro clases de peces. Los más primitivos son los mixines (clase Mixines) y las lampreas (clase Cephalaspidomorfos), sin mandíbulas, grupos vestigiales con cuerpo anguiliforme, sin aletas pares; esqueleto cartilaginoso (aunque sus ancestros, los ostracodermos, tenían esqueletos óseos), una notocorda que persiste a lo largo de la vida y una boca en forma de disco adaptada para chupar o morder. El resto de los vertebrados tienen mandíbulas, un paso decisivo en la evolución de los vertebrados. Los miembros de la clase Condriictios (tiburones, rayas, tiburidos y quimeras) son un grupo con gran éxito evolutivo, que tienen esqueleto cartilaginoso (característica regresiva), aletas pares, excelente equipamiento sensorial y característicos hábitos depredadores. La cuarta clase de peces son los peces óseos (clase Osteictios), que pueden subdividirse en dos troncos filogenéticos. Uno de ellos es un grupo relicto, los

peces de aletas lobuladas (subclase Sarcopterigios), representado por el celacanto y los peces pulmonados. La segunda son los peces de aletas con radios espinosos (subclase Actinopterygios), un inmenso grupo moderno que comprende casi todas las especies de peces marinos y de agua dulce más conocidos.

Los peces óseos modernos (peces teleósteos) se han diversificado en cerca de 24 600 especies, que presentan una enorme cantidad de adaptaciones en la forma del cuerpo, el comportamiento y las preferencias ecológicas. Los peces nadan por contracciones ondulatorias de la musculatura, que generan un empuje (fuerza propulsora) y una fuerza lateral de sustentación. Los peces flexibles ondulan la totalidad del cuerpo, pero, en los nadadores más rápidos, las ondulaciones están limitadas a la región caudal, o solamente a la aleta caudal.

La mayoría de los peces óseos pelágicos consiguen una flotación neutra para mantenerse en el agua utilizando una vejiga natatoria rellena de gas, el mecanismo más eficaz de secreción de gas conocido en el Reino Animal. Las branquias de los peces tienen un flujo con-

tracorriente eficaz entre el agua y la sangre, que les facilita unos elevados niveles de intercambio de oxígeno. Todos los peces, a excepción de los mixines, tienen una regulación osmótica e iónica bien desarrollada, conseguida principalmente por los riñones y las branquias.

Con la excepción de los agnatos, sin mandíbulas, todos los peces tienen mandíbulas que están diversamente modificadas según los distintos hábitos de alimentación carnívora, herbívora, planctófaga y omnívora.

La mayoría de los peces son, hasta un cierto punto, migradores y, algunos, como las anguilas de agua dulce y el salmón anádromo, hacen migraciones notables de gran amplitud y precisión. Los peces muestran una variedad extraordinaria de estrategias para la reproducción sexual. La mayoría son ovíparos, aunque los ovovivíparos y vivíparos tampoco son raros. La estrategia reproductora puede ser, o bien producir gran número de gametos (y huevos) con baja supervivencia (muchos peces marinos), o poner pocos huevos con muchos cuidados por parte de los padres para una mayor supervivencia (peces de agua dulce).

Cuestionario

1. Describa brevemente los peces, citando caracteres que los distingan del resto de los animales.
2. ¿Qué rasgos distinguen a los mixines y las lampreas (superclase Agnatos) del resto de los peces?
3. Describa el comportamiento alimentario de mixines y lampreas. ¿En qué se diferencian?
4. Describa el ciclo vital de la lamprea marina, *Petromyzon marinus*, y la historia de su invasión de los Grandes Lagos.
5. ¿En qué sentido están los tiburones bien equipados para un modo de vida depredador?
6. Describa la estructura del sistema de línea lateral de los tiburones, explicando su funcionamiento.
7. Explique las diferencias entre los peces óseos y los tiburones y rayas con respecto a los siguientes sistemas o características: esqueleto, forma de la cola, escamas, flotación, respiración, posición de la boca, reproducción.
8. Describa el descubrimiento de un pez de aletas lobuladas actual, el celacanto.
9. ¿Cuál es el significado evolutivo de este grupo?
10. Asigne a cada uno de los peces de aletas con radios de la columna derecha uno de los grupos de la columna izquierda:

– Condriosteos	a. Perca
– Neopterigios	b. Esturión
– no teleósteos	c. Aguja
– Teleósteos	d. Salmón
	e. Pez espátula
	f. Bowfin
11. Cite tres características de los modernos teleósteos que los distingan de los condriosteos y neopterigios no teleósteos.
12. Localice geográficamente los tres géneros actuales de peces pulmonados y explique sus diferencias en la capacidad para resistir fuera del agua. ¿Cuál es el menos especializado?
13. Compare los movimientos natatorios de la anguila con los de la trucha, y explique por qué en esta última son más eficaces para una locomoción veloz.
14. Explique la finalidad y la función de la vejiga natatoria en los peces teleósteos.
15. ¿Cómo se ajusta el volumen de gas en la vejiga?
16. ¿Qué se conoce por «flujo contracorriente» aplicado a las branquias de los peces?
17. Compare el problema osmótico y los mecanismos de regulación osmótica en peces óseos marinos y dulciacuícolas.
18. Los carnívoros y los filtradores son, en lo que respecta al comportamiento trófico, dos principales grupos de peces. ¿Cómo se han adaptado estos dos grupos para desarrollar sus costumbres alimentarias?
19. Describa el ciclo vital de la anguila europea. ¿En qué se diferencia del ciclo vital de la anguila americana?
20. ¿Cómo encuentra el salmón del Pacífico adulto su camino de vuelta al río de sus padres para reproducirse?
21. Describa cada uno de los siguientes modos de reproducción en los peces: oviparismo, viviparismo, ovoviviparismo.
22. La reproducción en los peces marinos pelágicos y en los peces dulciacuícolas es marcadamente distinta. ¿En qué y por qué se diferencian?

Bibliografía

- Véase también la Bibliografía general de la Parte III, p. 631.
- Bone, Q., and N. B. Marshall. 1982. *Biology of fishes*. New York: Chapman & Hall. *Tratado conciso, bien escrito y bien ilustrado, sobre los procesos funcionales de los peces.*
- Conniff, R. 1991. The most disgusting fish in the sea. *Audubon* **93**(2):100-108 (March). *Descubrimientos recientes arrojan luz sobre la biología del pez más odiado por los pescadores, el mixine.*
- Horn, M.H., and R.N. Gibson. 1988. Intertidal fishes. *Sci. Am.* **258**:64-70 (Jan.). *Describe las especiales adaptaciones de los peces intermareales, que viven en un ambiente muy exigente.*
- Long, J. A. 1995. *The rise of fishes: 500 million years of evolution*. Baltimore, The Johns Hopkins University Press. *Abundante ilustración de la historia de la evolución de los peces.*
- Moyle, P.B. 1993. *Fish: an enthusiast's guide*. Berkeley, University of California Press. *Versión abreviada del texto de ictiología de Moyle y Cech.*
- Moyle, P. B., and J. J. Cech, Jr. 1982. *Fishes: an introduction to ichthyology*. Englewood Cliffs, N.J., Prentice-Hall, Inc. *Manual escrito de forma amena, que hace hincapié sobre aspectos funcionales y ecológicos más que en la morfología; buen tratamiento de los grupos de peces.*
- Nelson, J. S. 1994. *Fishes of the world*, ed. 3. New York, John Wiley & Sons, Inc.
- Una clasificación moderna de todos los grandes grupos de peces.*
- Stevens, J. D. (editor) 1987. *Sharks*. New York, Facts on File Publications. *Evolución, biología y conducta de los tiburones, primorosamente ilustrado.*
- Thomson, K. S. 1991. *Living fossil. The story of the coelacanth*. New York, W.W Norton.
- Webb, P. W. 1984. Form and function in fish swimming. *Sci. Am.* **251**:72-82 (July). *Especializaciones de los peces para la natación y análisis de la generación del deslizamiento.*

28

Los primeros tetrápodos y los anfibios modernos

*Filo Cordados
Clase Anfibios*



Del agua a la tierra en la ontogenia y en la filogenia

El coro de ranas en las orillas de un estanque en una noche primaveral señala uno de los más espectaculares acontecimientos de la naturaleza. Masas de huevos de ranas pronto eclosionarán, convirtiéndose en larvas, renacuajos carentes de patas, con branquias y de aspecto pisciforme. Calentadas por el sol de la primavera avanzada, se alimentan y crecen. Luego, casi imperceptiblemente, ocurre una curiosa transformación. Aparecen las patas posteriores y se alargan gradualmente. La cola se acorta; los dientes larvarios se pierden; las branquias son reemplazadas por pulmones; se desarrollan los párpados. Las patas anteriores aparecen. En cuestión de semanas, el renacuajo acuático ha completado su metamorfosis convirtiéndose en una rana adulta.

La transición evolutiva desde el agua a tierra firme no se produjo en semanas, sino en millones de años. Una larga serie de alteraciones acumuladas adaptó el diseño orgánico de los vertebrados para la vida en tierra. El origen de los vertebrados terrestres no deja por ello de ser un hecho menos importante; este hecho, dicho sea de paso, hubiese

tenido pocas posibilidades de éxito en la actualidad, debido a la existencia de competidores firmemente establecidos que hubiesen impedido a una forma de transición mediocremata adaptada para la vida fuera del agua llegar a acceder a la tierra firme.

Los anfibios son los únicos vertebrados actuales que pasan del ambiente acuático al terrestre tanto en su ontogenia como en su filogenia. Incluso ahora, después de unos 350 millones de años de evolución, los anfibios no están completamente adaptados para la vida en la tierra; son casi terrestres, pero regularmente pasan de unos ambientes acuáticos a los de tierra firme. Esta doble vida queda expresada en su nombre. Estructuralmente se encuentran a mitad de camino entre los peces y los reptiles, y aunque adaptados a una existencia terrestre, pocos pueden permanecer lejos de los ambientes húmedos. Muchos, sin embargo, han desarrollado mecanismos para mantener sus huevos fuera del agua, donde las larvas podrían quedar expuestas a enemigos. ■

POSICIÓN EN EL REINO ANIMAL

Los anfibios son vertebrados ectotérmicos y primariamente cuadrúpedos, con la piel glandular y dependientes del agua para la reproducción. Son uno de los dos grandes grupos de descendientes actuales de los primeros tetrápodos del Devónico, los primeros vertebrados en desarrollar adaptaciones para la respiración, auto soporte, movimiento y captación de sonidos y olores en tierra, a la vez que minimizaron las pérdidas de agua. El otro grupo son los amniotas, reptiles, aves y mamíferos, que completaron la migración hacia la tierra mediante el desarrollo de adaptaciones que les liberaron de la dependencia del agua para la reproducción.

APORTACIONES BIOLÓGICAS

1. **Estructura esquelética resistente** para soportar el peso del cuerpo en tierra, y **extremidades de tipo tetrápodo** con sus correspondientes cinturas para desplazarse en tierra.

2. Sistema respiratorio con **pulmones** (algunos anfibios modernos tienen branquias y otros carecen tanto de éstas como de pulmones) y **narinas internas** pares (coanas) que les permiten respirar por la nariz.
3. **Circulación doble**, circuitos pulmonar y sistémico independientes y un **corazón tricameral**. **Arterias y venas pulmonares** irrigan los pulmones y devuelven la sangre oxigenada al corazón.
4. Los ancestrales receptores sensoriales acuáticos se modificaron para la vida en tierra. El oído, con una **membrana timpánica** y un **estribo** para transmitir vibraciones al oído interno, está diseñado para la recepción de sonidos a través del aire. Para la visión aérea, la córnea, y no el cristalino, pasa a ser la principal superficie de refracción para desviar la luz; aparecen **párpados** y **glándulas lacrimales** para proteger y limpiar el ojo. Se desarrolla un extenso **epitelio olfativo** que tapiza la cavidad nasal para captar los olores transmitidos por el aire.

La adaptación para la vida en el medio terrestre es un aspecto fundamental de la vida del resto de los grupos de vertebrados. Estos animales constituyen una unidad monofilética denominada **tetrápodos**. Los anfibios y los amniotas (reptiles, aves y mamíferos) representan las dos grandes ramas actuales de la filogenia de los tetrápodos. En este capítulo revisaremos lo que se conoce sobre los orígenes de los vertebrados terrestres y discutiremos el linaje de los anfibios con detalle. Los grandes grupos de amniotas se tratarán en los capítulos 29 a 31.

LA INVASIÓN DEL MEDIO TERRESTRE

El avance desde el agua hasta la tierra es quizás el acontecimiento más llamativo de la evolución animal, ya que supone la invasión de un medio que, desde muchos puntos de vista, es muy peligroso para la supervivencia. La vida se originó en las aguas, los animales están compuestos principalmente de agua y todas las actividades celulares se desarrollan en este medio. Sin embargo, los organismos en un determinado momento invadieron la tierra, llevando con ellos su composición

acuosa. Los insectos y las plantas hicieron la transición mucho antes, y los caracoles pulmonados estaban tanteando la tierra como lugar apropiado donde prosperar al mismo tiempo que evolucionaban los primeros vertebrados terrestres. Aunque la invasión del medio terrestre requirió la modificación de casi todos los sistemas corporales de los vertebrados, tanto los terrestres como los acuáticos mantienen muchas semejanzas básicas, estructurales y funcionales. La transición entre los arquetipos corporales de los vertebrados acuáticos y terrestres se aprecia actualmente de forma clara en los muchos anfibios que llevan a cabo esta transición a lo largo de sus ciclos vitales.

Aparte de la diferencia obvia en el contenido de agua entre los medios acuáticos y terrestres, existen varias diferencias claras entre los dos ambientes, que resultan de peculiar importancia para los animales que intentan salir del agua e invadir la tierra durante su ontogenia o su filogenia: (1) contenido de oxígeno, (2) densidad, (3) regulación de temperatura y (4) diversidad de hábitat. El aire contiene, por lo menos, 20 veces más oxígeno que el agua, y el oxígeno se difunde con mucha mayor rapidez en el primero que

en la segunda, por lo que los animales terrestres deben realizar un esfuerzo mucho menor para obtener oxígeno, una vez que poseen la adaptación correspondiente, es decir, pulmones. Sin embargo, el aire es aproximadamente 1000 veces menos denso que el agua y 50 veces menos viscoso, por lo que proporciona un escaso soporte contra la gravedad. Uno de los principales problemas encontrados por los animales terrestres fue la necesidad de desarrollar extremidades fuertes y remodelar el esqueleto para conseguir un soporte estructural adecuado.

En el aire se producen fluctuaciones de temperatura mucho más fácilmente que en el agua, con bruscos e impredecibles ciclos de congelación, deshielo, sequías e inundaciones. Los animales terrestres deben desarrollar pautas fisiológicas y de conducta para protegerse de los extremos térmicos. La estrategia más ingeniosa, la homeotermia (temperatura del cuerpo constante), sólo aparece con las aves y los mamíferos.

A pesar de sus riesgos, las variadas ofertas de los nuevos hábitat terrestres incluyen bosques de coníferas, bosques templados y selvas tropicales, praderas, desiertos, montañas, islas oceánicas y regiones polares. La consecución de un refugio seguro para la protección de los vulnerables huevos, así como de las crías, es mucho más fácil de lograr en la tierra firme que en el agua.

EVOLUCIÓN DE LOS PRIMEROS VERTEBRADOS TERRESTRES

ORIGEN DE LOS TETRÁPODOS EN EL DEVÓNICO

El periodo Devónico, que comenzó hace unos 400 millones de años, fue una época de temperaturas suaves, con épocas alternas de inundaciones y sequías. Durante este periodo, algunos vertebrados, primeramente acuáticos, desarrollaron dos caracteres que resultarían vitales para permitir la subsiguiente evolución de la vida terrestre: pulmones y patas.

El ambiente dulciacuático del Devónico era muy inestable. Durante los periodos de sequía, pequeñas charcas y riachuelos iban secándose y la tierra se convertía en barro al tiempo que el oxígeno disuelto desaparecía. Sólo los peces

capaces de utilizar la abundancia del oxígeno atmosférico pudieron sobrevivir en tales condiciones. Las branquias eran inadecuadas porque en el aire los filamentos se pegaban unos a otros y rápidamente se secaban. Prácticamente todos los peces de agua dulce que sobreviven en este período, incluyendo a los de aletas lobuladas y a los pulmonados, tenían algún tipo de pulmón, desarrollado como una evaginación de la faringe. Era relativamente simple mejorar la eficacia de esta cavidad neumática, aumentando su vascularización con una rica red capilar y proveyéndola de sangre arterial procedente del último (sexto) par de arcos aórticos. La sangre oxigenada volvía directamente al corazón a través de una vena pulmonar para formar un circuito pulmonar completo. Así se originó la **circulación doble**, característica de todos los tetrápodos: una circulación sistémica (o circulación mayor) que irrigaba el cuerpo y una circulación pulmonar (circulación menor) que servía a los pulmones.

La evolución de las extremidades se produjo también durante el período Devónico. Aunque a primera vista las aletas de los peces parecen muy distintas de las extremidades articuladas de los tetrápodos, un examen detenido de los elementos óseos de las aletas pares de los peces de aletas lobuladas muestra que a grandes rasgos recuerdan a las extremidades equivalentes de los anfibios. En *Eusthenopteron*, un ripidistio del Devónico, podemos reconocer un húmero en la parte superior del brazo y dos huesos en la parte inferior (radio y ulna) así como otros elementos que pueden homologarse con los huesos de la muñeca de los tetrápodos (Figura 28-1). *Eusthenopteron* podía andar, o más bien arrastrarse, por el fondo fangoso de los estanques, ya que el movimiento adelante y atrás de sus aletas estaba limitado a unos 20 ó 25 grados. *Acanthostega*, uno de los primeros anfibios conocidos del Devónico, tenía patas de tetrápodo bien formadas, con dedos completos tanto en las extremidades traseras como en las delanteras, pero los miembros estaban tan débilmente constituidos que no permitían al animal levantar su cuerpo de la superficie para caminar auténticamente en tierra. Sin embargo, *Ichthyostega*, con su cintura pectoral completamente formada, sus huesos rotundos, sus músculos bien desarrollados y

otras adaptaciones para la vida terrestre, podría haber sido capaz de impulsarse hasta la tierra, aunque es dudoso que pudiera andar muy bien.

Hasta muy recientemente se creía que los primeros tetrápodos tuvieron cinco dedos en sus manos y pies, el esquema pentadáctilo básico de casi todos los tetrápodos actuales. Sin embargo, fósiles de tetrápodos del Devónico recientemente descubiertos tenían todos ellos más de cinco dedos, es decir, eran «polidáctilos». Sólo más tarde el modelo pentadáctilo se estabilizó en los distintos linajes de los tetrápodos.

La invasión del medio terrestre fue claramente una revolución en la historia de los vertebrados. ¿Cómo se consiguió? Una interpretación, aceptada durante mucho tiempo y desarrollada por el paleontólogo de Harvard, Alfred Romer, sugirió que al secarse las charcas del Devónico durante los períodos de sequía, los vertebrados acuáticos se veían forzados a moverse a otras charcas que todavía contenían agua. Las aletas lobuladas de los sarcopterigios (el actual celacanto, los extintos Ripidistios y los peces pulmonados, pp. 518 a 519) podían ser adaptadas como remos que propulsasen el cuerpo en tierra, mientras se buscaba un nuevo charco. Los que tenían las aletas más fuertes sobrevivieron para reproducirse. De acuerdo con esta hipótesis, la colonización de la tierra y el desarrollo gradual de extremidades pares se originaron como una adaptación para la supervivencia en el agua. El punto de vista ha cambiado con el reciente descubrimiento de fósiles más completos de los primeros tetrápodos conocidos. Aunque *Acanthostega* tenía extremidades de tetrápodo (Figura 28-1), en el resto de los aspectos era un animal completamente acuático. Se está alcanzando actualmente un consenso sobre que los tetrápodos desarrollaron sus patas bajo el agua, y solamente entonces, por razones desconocidas, comenzaron a dirigirse hacia la tierra.

Como ya se ha dicho antes, las pruebas apuntan hacia los peces de aletas lobuladas (ripidistios) como antecesores de los vertebrados terrestres: en términos cladistas, contienen al grupo hermano de los tetrápodos (Figuras 28-2 y 28-3). Los ripidistios y los primeros tetrápodos como *Acanthostega* e *Ichthyostega* comparten varias características del cráneo, los dientes y la cintura pectoral. *Ichthyostega* (G.

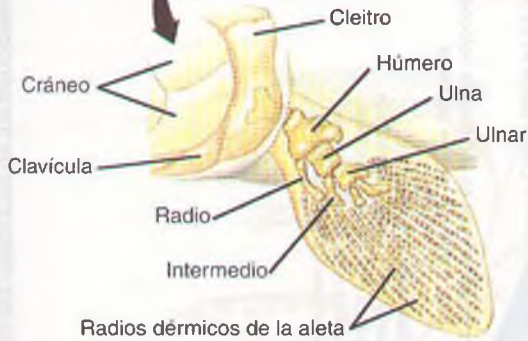
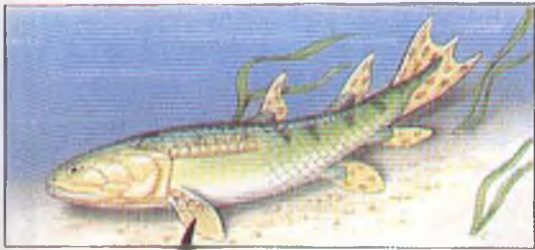
ichthys, pez + *stega*, techo o cubierta, en referencia al techo del cráneo, que tiene la forma del de un pez) representa una rama temprana de la filogenia de los vertebrados, que poseía varias adaptaciones nuevas, además de extremidades articuladas, que lo equipaban para la vida sobre la tierra. Tenía una columna vertebral más fuerte y una musculatura más potente para sustentar el cuerpo en el aire, nuevos músculos para levantar la cabeza, cinturas pectoral y pelviana reforzadas, una caja torácica protectora, una estructura más evolucionada en la región del oído para detectar sonidos aéreos, un relativo acortamiento del cráneo y un alargamiento del hocico que preludiaba una capacidad olfativa superior para detectar olores aéreos muy diluidos. Sin embargo, *Ichthyostega* era aún pisciforme, pues todavía contaba con una cola de pez completa, con radios espinosos, y también presentaba huesos operculares.

Los huesos de *Ichthyostega*, el más exhaustivamente estudiado de todos los tetrápodos primitivos, fueron descubiertos en la faldá de una montaña al este de Groelandia en 1897, por científicos suecos que buscaban a tres exploradores perdidos dos años antes, durante un malogrado intento de alcanzar el Polo Norte en globo. Expediciones posteriores de Gunnar Sæve-Söderberg descubrieron cráneos de *Ichthyostega*, pero Sæve-Söderberg murió, a los 38 años, antes de haber podido realizar un completo estudio de los mismos. Los paleontólogos suecos volvieron al lugar de Groelandia donde habían aparecido los restos del esqueleto de *Ichthyostega*, y Erik Jarvik, uno de los asistentes de Sæve-Söderberg, asumió la tarea de examinar el esqueleto con detalle. Esto se convirtió en la obra de su vida, y culminó con una descripción de *Ichthyostega* que es la más detallada de las realizadas a un tetrápodo primitivo. Jarvik sufrió un ataque de parálisis en 1994, a los 88 años, pero por entonces ya había completado una extensa monografía sobre *Ichthyostega*, que se publicó en 1995.

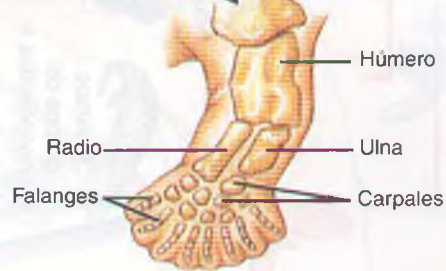
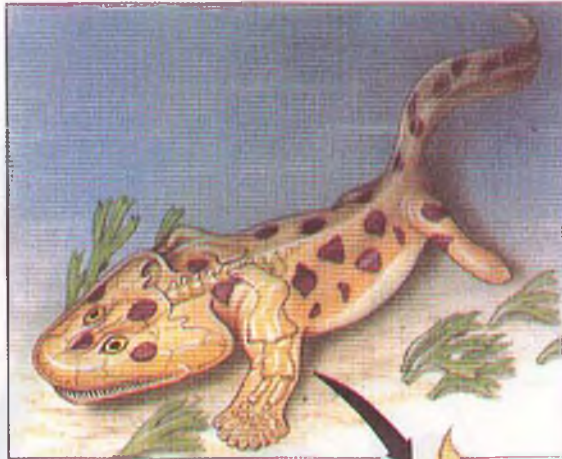
RADIACIÓN DE LOS TETRÁPODOS EN EL CARBONÍFERO

Al caprichoso período Devónico le siguió el Carbonífero, caracterizado por un clima

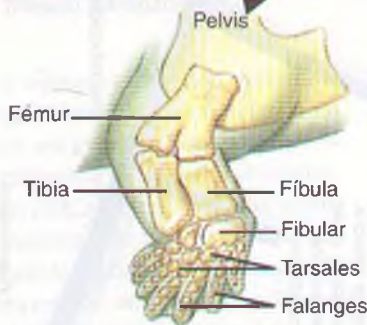
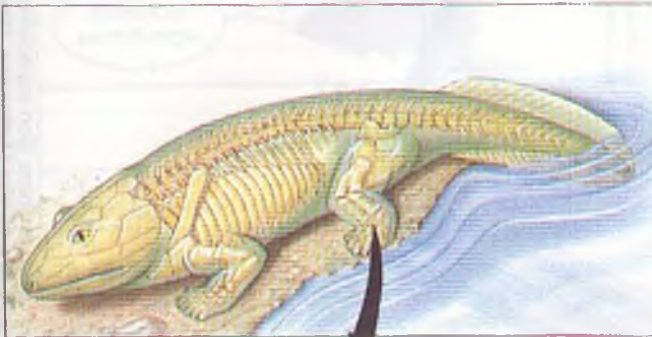
Eusthenopteron



Acanthostega



Ichthyostega



Limnoscelis

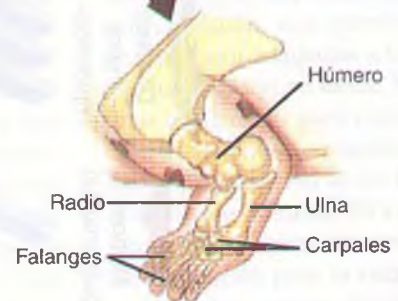


Figura 28-1

Evolución de la extremidad de los tetrápodos. Las patas de los tetrápodos se desarrollaron a partir de las aletas de peces del Paleozoico. *Eusthenopteron*, un pez de aletas lobuladas de finales del Devónico (un ripidistio) tenía aletas pares musculosas, soportadas por elementos óseos que ya anticipaban los huesos de la extremidad tetrápoda. La aleta anterior tenía un hueso correspondiente al húmero, dos equivalentes al radio y la ulna, y otros pequeños componentes homólogos de los huesos de la muñeca de los tetrápodos. Como ocurre típicamente en los peces, la cintura pectoral, consistente en el cleitro, la clavícula y otros huesos, estaba firmemente sujeta al cráneo. En *Acanthostega*, uno de los primeros tetrápodos devónicos conocidos (apareció hace unos 360 millones de años), los radios dérmicos de la aleta anterior fueron sustituidos por ocho dedos completamente formados. *Acanthostega* fue con toda probabilidad exclusivamente acuático, porque sus extremidades eran demasiado débiles para trasladarse en tierra. *Ichthyostega*, un contemporáneo de *Acanthostega*, tenía extremidades de tipo tetrápodo completamente formadas, y debió haber sido capaz de andar en tierra. Las patas traseras tenían siete dedos (se desconoce el número de dedos de las delanteras.) *Limnoscelis*, un anfibio antracosaurio del Carbonífero (hace unos 300 millones de años) tenía cinco dedos en ambas extremidades, según el modelo pentadáctilo estándar para los tetrápodos.

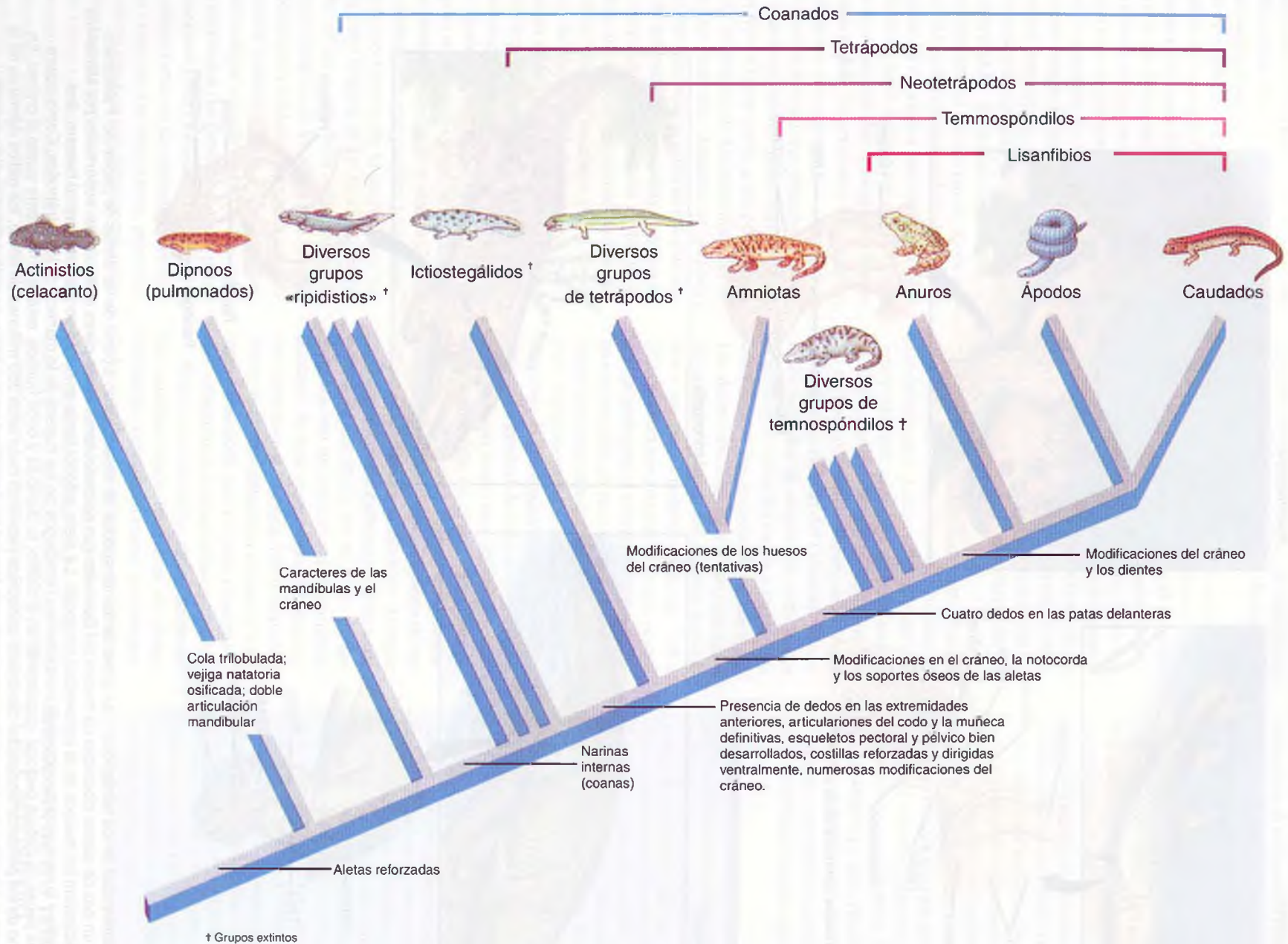


Figura 28-2

Cladograma aproximado de los Tetrápodos, con énfasis en el origen de los anfibios. Son especialmente controvertidas las relaciones de los principales grupos de Tetrápodos (Amniotas, Antracosaurios, Lepospóndilos, Temnospondilios) y los grupos externos (Actinistios, Dipnoos, Ripidistios). Todos los aspectos de este cladograma son discutibles, incluida la monofilia de los lisanfibios. Las relaciones de los tres grupos de lisanfibios están basadas en evidencias moleculares recientes.

Fuente: Modificado de Gaffney, E. W., 1979. *Bull. Carnegie Museum Nat. Hist.* 13:92-105.

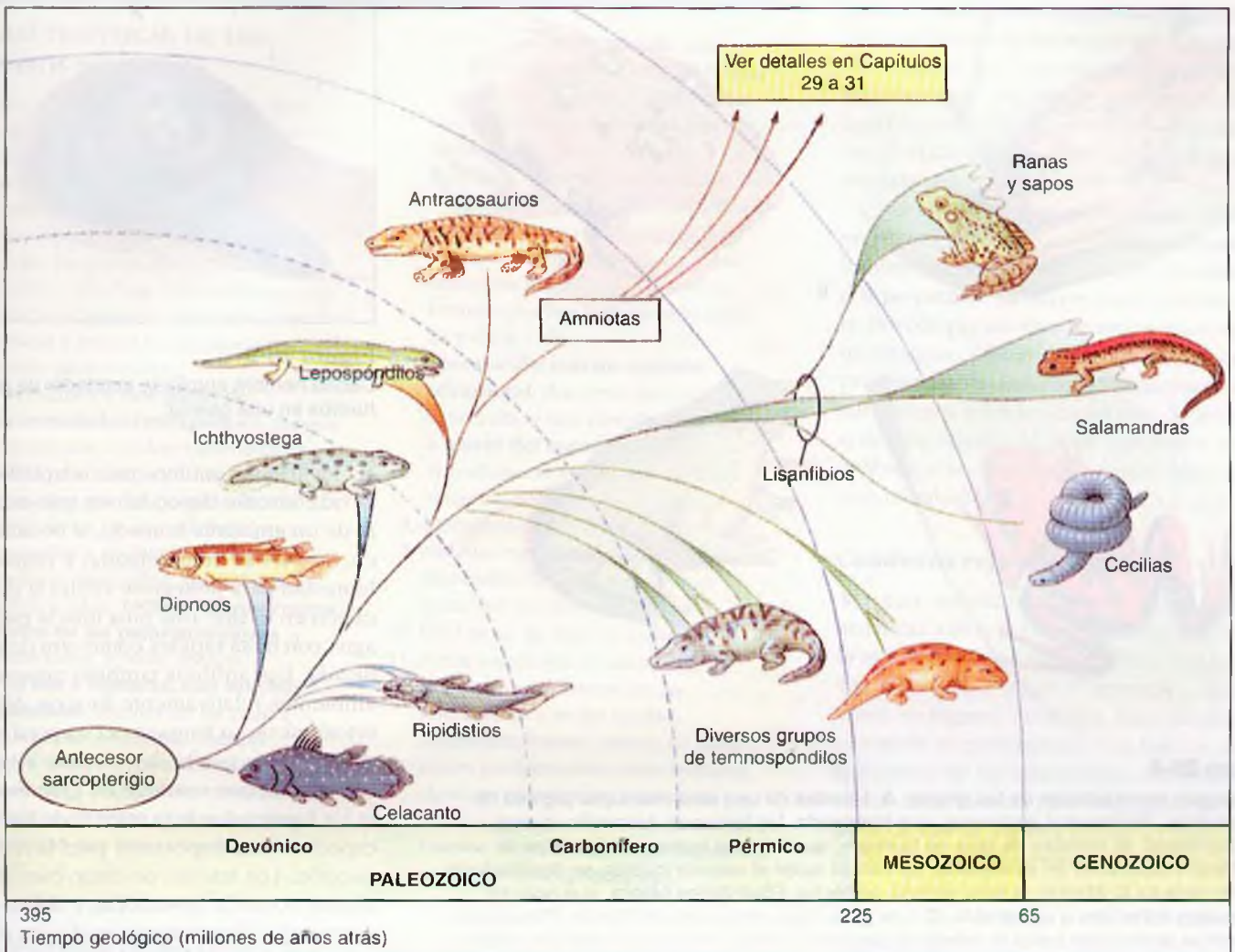


Figura 28-3

Evolución temprana de los tetrápodos y origen de los anfibios. Los tetrápodos comparten su más reciente antecesor común con los Ripidistios del Devónico. Los anfibios comparten su más reciente antecesor común con los diversos Temnospondilios del Carbonífero, Pérmico y Triásico (Mesozoico).

templado y húmedo, durante el cual los musgos y grandes helechos crecieron en abundancia, en grandes zonas pantanosas. Los tetrápodos se diversificaron rápidamente en este ambiente, produciendo una gran variedad de formas que se alimentaban de la enorme abundancia de insectos disponible, sus correspondientes larvas e invertebrados acuáticos. Las relaciones evolutivas de los primeros tetrápodos son todavía objeto de controversia. Presentamos un cladograma tentativo (Figura 28-2) que, con toda seguridad, deberá ser revisado en el futuro a la luz de nuevos datos. Además de los **lisanfibios**, que contienen a los anfibios modernos, hay varios linajes extintos, agrupados bajo el nombre de **temnospondilios** (Figura 28-2). Este grupo se caracteriza

por tener generalmente sólo cuatro dedos en las patas anteriores en lugar de los cinco típicos del resto de los tetrápodos.

Los lisanfibios se diversificaron durante el Carbonífero para dar lugar a los antecesores de los tres grupos de mamíferos que sobreviven en la actualidad, las **ranas y sapos** (anuros o Salientia), las **salamandras** (caudados o urodelos), y las **cecilias** (ápodos o gimnofiones). Los primeros anfibios mejoraron sus adaptaciones para vivir en el agua durante este período. Sus cuerpos se hicieron más planos para moverse mejor en aguas someras. Las primeras salamandras desarrollaron débiles miembros y la cola se adaptó mejor como órgano nadador. Incluso los anuros (ranas y sapos), que hoy en día son fundamentalmente terrestres en esta-

do adulto, desarrollaron patas traseras especializadas, con membranas interdigitales, mejor adaptadas a la natación que a la locomoción en tierra. Todos los anfibios utilizan su piel porosa como un órgano respiratorio primario o accesorio. Esta especialización se vio favorecida por el ambiente húmedo del período Carbonífero, pero planteaba serios problemas de desecación para la vida terrestre.

Hay dos grupos de tetrápodos del Carbonífero y el Pérmico que están generalmente reconocidos, pero que son no obstante controvertidos: los **lepospondilios** y los **antracosaurios**, cuya estructura craneana los acerca más a los amniotas que a los temnospondilios (Figura 28-3). Juntos constituyen una segunda rama importante en la filogenia de los

**Figura 28-4**

Estrategias reproductoras de los anuros. **A**, Hembra de una rana marsupial pigmea de Sudamérica, *Flectonotus pygmaeus*, que transporta las larvas en desarrollo en una cavidad dorsal. **B**, Hembra de rana de Surinam, que lleva los huevos en cámaras de incubación especiales en su espalda; las ranitas salen al exterior cuando su desarrollo se ha completado. **C**, Macho de rana veneno de flecha, *Phylllobates bicolor*, que acarrea renacuajos adheridos a su espalda. **D**, Los renacuajos de la rana de Darwin *Rhynoderma darwini* se desarrollan hasta el estado de pequeñas ranitas en el saco vocal del macho. Cuando están listas para emerger, las crías trepan hasta la boca de su padre, que la abre para permitirles la salida.

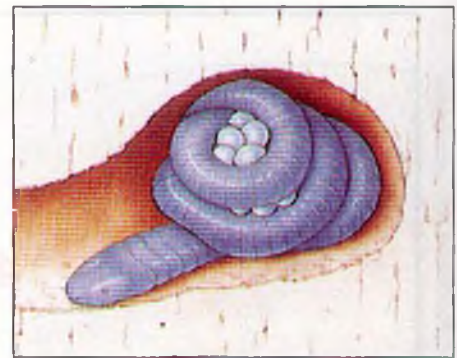
tetrápodos, que se tratará en los Capítulos 29 a 31.

LOS ANFIBIOS MODERNOS

Los tres órdenes de anfibios actuales comprenden más de 3900 especies. La mayoría de ellos comparten adaptaciones generales para la vida en tierra, como el reforzamiento esquelético y una reorganización de las prioridades sensoriales desde el sistema ancestral de la línea lateral hasta los sentidos del olfato y el oído. Para ello, tanto el epitelio olfativo como el oído se rediseñaron para mejorar la sensibilidad a los olores aéreos y a los sonidos.

Sin embargo, la mayoría de los anfibios se enfrentan a los problemas de la existencia terrestre sólo a medias. En el primitivo ciclo vital de los anfibios, los huevos son acuáticos, y cuando eclosionan producen larvas acuáticas que respi-

ran por branquias. A este estado le sigue una metamorfosis en la que las branquias se pierden, y los pulmones, que ya estaban presentes durante la vida larvaria, se activan para la respiración. Muchos anfibios retienen este modelo ancestral, pero hay algunas excepciones importantes. Algunas salamandras carecen de metamorfosis completa, y mantienen una morfología larvaria y acuática a lo largo de toda su vida. Otras, en cambio, viven siempre en tierra y han perdido por completo la fase larvaria acuática. Ambos casos son condiciones evolutivamente derivadas. Algunas ranas también han adquirido una existencia estrictamente terrestre por eliminación del estado larvario acuático. Otros anuros, salamandras y cecilias, que sufren metamorfosis completa, permanecen sin embargo en el agua durante toda su existencia en vez de trasladarse a tierra al adquirir el estado adulto.

**Figura 28-5**

Cecilia hembra enrollada alrededor de sus huevos en una galería.

Incluso los anfibios más adaptados a la vida terrestre dependen en gran manera de un ambiente húmedo, si no acuático. Su piel es muy delgada, y requiere humedad para protegerse contra la desecación en el aire. Una rana intacta pierde agua con tanta rapidez como otra despelada. Los anfibios también necesitan ambientes relativamente frescos. Al ser ectotérmicos, su temperatura corporal está determinada por la del entorno y varía con ella, lo que restringe en gran manera los lugares donde pueden vivir. Esto es especialmente importante para la reproducción. Los huevos no están bien protegidos contra la desecación, y deben ser depositados directamente en el agua o en superficies terrestres muy húmedas. Los anfibios completamente terrestres pueden poner huevos en grietas o bajo rocas, en el suelo mojado del bosque, en oquedades húmedas de los árboles, en la espalda de la madre (Figura 28-4) o en pliegues de la pared del cuerpo. Una especie de rana australiana incluso aloja a sus crías en su saco vocal (Figura 28-4).

Trataremos ahora las características especiales de los tres principales grupos de anfibios. Nos extenderemos en el tratamiento de los rasgos generales de los anfibios al tratar los grupos concretos en los que se han estudiado con mayor profundidad ciertos caracteres. En la mayor parte de los casos, este grupo son los anuros (ranas y sapos).

CECILIAS: ORDEN GIMNOFIONES (ÁPODOS)

El orden de los Gimnofiones contiene unas 160 especies de criaturas de aspecto vermiforme, que viven enterradas y

CARACTERÍSTICAS DE LOS ANFIBIOS MODERNOS

1. Esqueleto fundamentalmente óseo, con un número variable de vértebras; algunos con costillas y otros sin ellas; notocorda nunca persistente; sin exoesqueleto.
2. Formas corporales muy variadas, desde un tronco alargado con cabeza, cuello y cola bien diferenciados, a un cuerpo compacto, deprimido, con cabeza y tronco fusionados, sin un cuello diferenciado.
3. Normalmente **dos pares de extremidades (tetrápodos)**, aunque algunos son ápodos; extremidades anteriores de algunos mucho más pequeñas que las posteriores; en otros, todas las extremidades son pequeñas y no funcionales; pies a menudo palmeados; sin auténticas garras o uñas. **Generalmente cuatro dedos en las patas anteriores**, a veces cinco, y otras, menos.
4. **Piel lisa y húmeda, con muchas glándulas**, algunas de las cuales pueden ser venenosas; células pigmentarias (cromatóforos) muy comunes, con bastante variedad; sin escamas, excepto algunas escamas dérmicas que están inmersas en la piel.
5. Boca normalmente grande, con pequeños dientes en las mandíbulas superiores o en ambas; dos narinas que se abren en la porción anterior de la cavidad bucal.
6. Respiración por branquias, pulmones (no existen en algunas salamandras) y piel, bien separadamente o de forma combinada; en algunos, las branquias externas de las formas larvarias pueden persistir a lo largo de toda la vida.
7. **Circulación con un corazón tricameral**, dos aurículas y un ventrículo, y una **circulación doble a través del corazón**: piel abundantemente provista de vasos sanguíneos.
8. Ectotérmicos.
9. Sistema excretor con riñones mesonéfricos pares; urea como principal producto nitrogenado.
10. Diez pares de nervios craneales.
11. Sexos separados; fecundación principalmente interna en las salamandras y en las cecilias, fundamentalmente externa en ranas y sapos; predominantemente ovíparos, algunos ovovivíparos y vivíparos, normalmente presentan metamorfosis; **huevos mesolecíticos con cubiertas membranosas gelatinosas**.

que se denominan cecilias (Figura 28-5). Se encuentran en las selvas tropicales de Sudamérica (su principal zona de distribución), África y Sudeste Asiático. Se caracterizan por su cuerpo largo y delgado, algunas con pequeñas escamas en la piel, muchas vértebras, largas costillas, carencia de extremidades y ano terminal. Los ojos son pequeños y muchas especies son totalmente ciegas en estado adulto. Tienen tentáculos sensoriales especiales en el hocico. Debido a que son casi todas formas hipogeas, rara vez son vistas por el hombre. Su alimento se compone normalmente de lombrices y pequeños invertebrados que encuentran bajo tierra. La fecundación es interna, y el macho está provisto de un órgano copulador extensible. Los huevos normalmente se depositan en tierra húmeda cerca del agua. Las larvas pueden ser acuáticas o bien la totalidad del desarrollo larvario tiene lugar dentro del huevo. En algunas especies, los huevos son guardados cuidadosamente en pliegues del cuerpo durante su desa-

rollo. La viviparidad es también corriente entre las cecilias más evolucionadas, cuyos embriones obtienen su alimento al devorar las paredes del oviducto materno.

SALAMANDRAS: ORDEN CAUDADOS (URODELOS)

Como el nombre sugiere, el orden Caudados (*L. caudatus*, con cola) comprende unas 360 especies de anfibios provistos de cola: las salamandras y los tritones. Las salamandras se encuentran en casi todas las regiones templadas y tropicales del mundo, pero una gran cantidad y diversidad de especies aparecen en Norteamérica, también se encuentran salamandras en las áreas tropicales de América Central y del Sur. Las salamandras son típicamente pequeñas; la mayor parte de las salamandras norteamericanas tienen menos de 15 cm de longitud. Algunas formas acuáticas son considerablemente mayores, y la salamandra gigante del Japón puede superar el metro y medio de longitud.

Las salamandras tienen extremidades dispuestas en ángulos rectos con relación al cuerpo, y las extremidades anteriores y posteriores son de aproximadamente igual tamaño. En algunas formas acuáticas o excavadoras son rudimentarias o no existen.

Las salamandras son carnívoras, tanto en estado larvario como adulto, cazando lombrices de tierra, artrópodos y moluscos pequeños. La mayor parte solamente devora presas que se encuentran en movimiento. Como su comida es rica en proteínas, normalmente no almacenan en sus cuerpos grandes cantidades de grasa o de glucógeno. Al igual que todos los anfibios, son ectotermos y tienen una baja tasa metabólica.

Conducta reproductora

Algunas salamandras son totalmente acuáticas a lo largo de su ciclo vital, pero la mayor parte son metamórficas, con larvas acuáticas y adultos terrestres, que viven en lugares húmedos, bajo piedras o troncos en putrefacción. Los huevos de la mayoría de las salamandras son fecundados internamente, por lo general después de que la hembra recoja un paquete de espermatozoides (**espermatofores**) que ha sido previamente depositado por el macho en una hoja o en una ramita (Figura 28-6). Las especies acuáticas ponen sus huevos en grupos o en masas acordonadas dentro del agua. De los huevos salen larvas acuáticas con branquias externas y una cola con aspecto de aleta. Las especies terrestres depositan los huevos en pequeños racimos, bajo troncos o pequeños túneles excavados en la tierra blanda, y muchas especies se quedan junto a sus huevos para protegerlos (Figura 28-7). Estas especies tienen **desarrollo directo**, y sus larvas salen de los huevos con un aspecto parecido al de sus padres. Las salamandras americanas tienen, a menudo, un estado terrestre intercalado entre la larva acuática y los adultos reproductores, acuáticos (Figura 28-8). Sin embargo, muchas veces prescinden del estado terrestre «rojo», y permanecen completamente acuáticas.

Respiración

Las salamandras muestran un conjunto de mecanismos respiratorios sorprendentemente diverso. Comparten el patrón

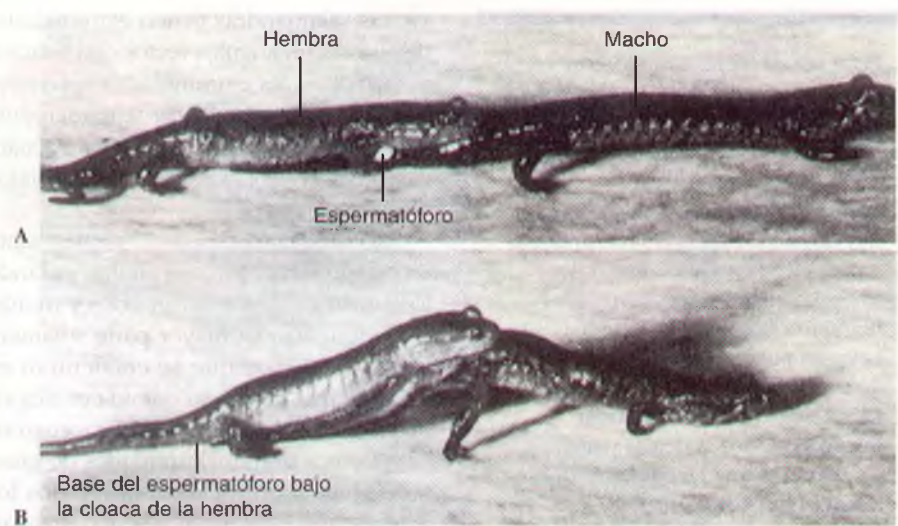


Figura-28-6
Cortejo y transferencia de espermato en la salamandra pigmea, *Desmognathus wrighti*. Después de juzgar la receptividad de la hembra por la presencia de un lóbulo en la base de la cola, el macho deposita un espermatóforo en la tierra, y después se mueve hacia adelante unos pocos pasos. **A**, La masa blanca de espermato sobre una base gelatinosa es visible cerca de la extremidad anterior de la hembra. El macho se mueve hacia adelante y la hembra sigue hasta que el espermatóforo está bajo su vientre. **B**, La hembra ha recogido la masa de espermato en su vientre, al tiempo que el macho arquea su cola doblando a la hembra hacia arriba y, presumiblemente, facilitando la recuperación de la masa de espermato.

general de los anfibios, con extensas redes vasculares cutáneas que realizan el intercambio respiratorio de oxígeno y dióxido de carbono. En diversas etapas de su ciclo vital, las salamandras también pueden tener branquias externas, pulmones, ambos o ninguno de estos órganos. Las salamandras con un estado larvario acuático nacen con branquias, pero las pierden posteriormente si sufren metamorfosis. Varios grupos de salamandras, independientes entre sí, han evolucionado como formas permanentemente acuáticas, que no sufren metamorfosis y mantienen sus branquias y su cola en forma de aleta a lo largo de toda su vida. Los pulmones, el órgano respiratorio más extendido de los vertebrados terrestres, están presentes desde el nacimiento en las salamandras que los poseen, pero son activos solamente después de la metamorfosis.

Aunque normalmente asociamos pulmones con organismos terrestres y branquias con seres acuáticos, la evolución ha producido en las salamandras formas acuáticas que respiran principalmente por pulmones y formas terrestres que carecen de ellos. Los anfiumas, de la familia *Amphiumidae*, presentan un ciclo vital completamente acuático, con una metamorfosis muy reducida. Sin embargo, pierden sus branquias al llegar al estado adulto, en

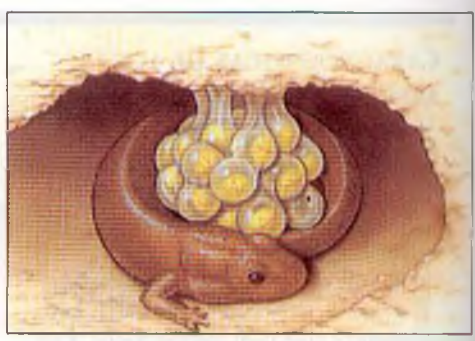


Figura 28-7
Hembra de la salamandra (*Desmognathus* sp.), atendiendo a sus huevos. Muchas salamandras cuidan de los huevos, lo que incluye girarlos y protegerlos de infecciones por hongos y de los ataques de depredadores, como diversos artrópodos y otras salamandras.

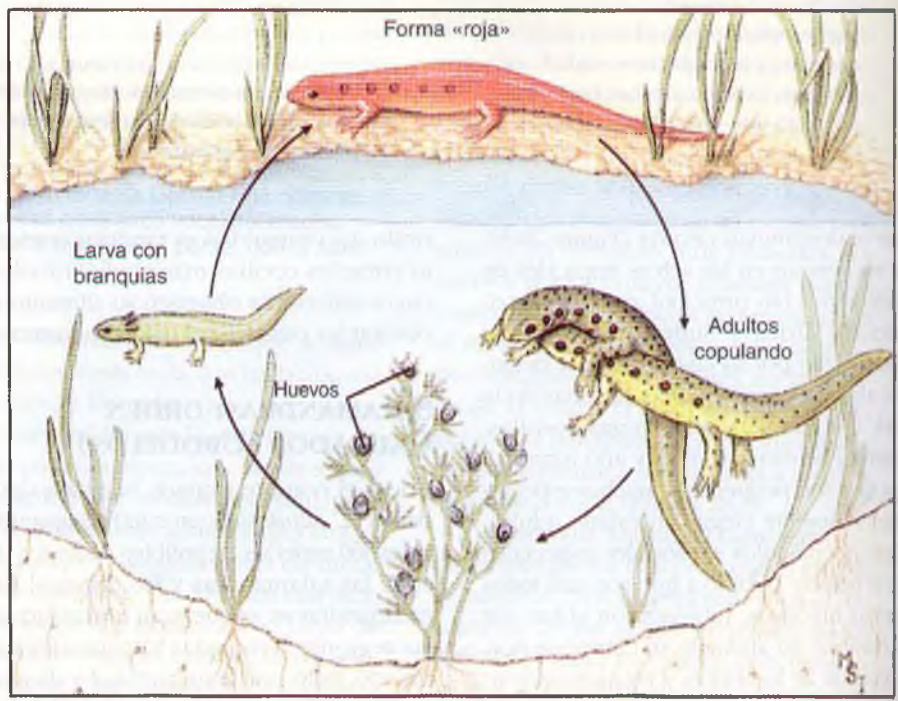


Figura 28-8
Ciclo biológico de la salamandra moteada *Notophthalmus viridescens*. En muchos hábitat, la larva acuática se transforma por metamorfosis en un estado vivamente coloreado, el cual permanece sobre la tierra de 1 a 3 años antes de transformarse en un adulto acuático.

el que respiran fundamentalmente por pulmones. Periódicamente sacan sus narinas fuera del agua para tomar aire.

Estos animales contrastan curiosamente con las salamandras de la familia

Pletodóntidos, que son completamente terrestres pero carecen de pulmones. Esta gran familia contiene más de 220 especies, la mayor parte de las salamandras comunes en Norteamérica (Figuras 28-6,



Figura 28-9

Salamandra colilarga *Eurycea longicauda*, un pletodóntido común.

28-7 y 28-9). La efectividad de la respiración cutánea aumenta con la penetración de una red capilar dentro de la epidermis, o por el adelgazamiento de la epidermis sobre capilares superficiales dérmicos. La respiración cutánea se complementa con el bombeo de aire por la boca, donde los gases respiratorios se intercambian a través de las membranas vascularizadas de la cavidad bucal (respiración bucofaringea). Las salamandras sin pulmones (pletodóntidos) pueden haberse originado en rápidos arroyos, en los que la flotación que proporcionan los pulmones hubiese sido una desventaja y donde el agua está tan fría y tan oxigenada que la respiración cutánea resulta suficiente para vivir. Algunos pletodóntidos tienen larvas acuáticas cuyas branquias se pierden en la metamorfosis. Otros retienen permanentemente la forma larvaria con branquias. Muchos otros son completamente terrestres, y se distinguen por el hecho de ser los únicos vertebrados sin pulmones ni branquias. Es curioso que el único linaje de salamandras completamente terrestre haya evolucionado en un grupo que carece totalmente de pulmones.

Pedomorfosis

Una tendencia filogenética persistente que se observa en la evolución de las salamandras es la retención en estado adulto de caracteres que aparecían solamente en las etapas juveniles de sus antecesores. En consecuencia, ciertos rasgos morfológicos de los ancestros adul-

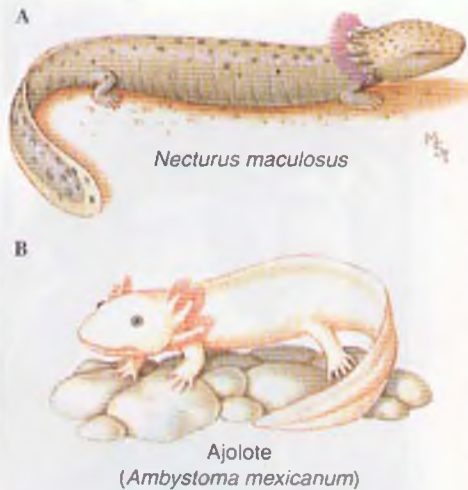


Figura 28-10

Pedomorfosis en las salamandras. **A.** Las especies de *Necturus* son formas acuáticas de branquias permanentes (perennibranquiadas). **B.** Un ajolote (*Ambystoma tigrinum*) puede permanecer siempre con branquias o, si su charca se seca, metamorfosea a una forma terrestre que pierde las branquias y desarrolla pulmones.

tos se pierden. Esta condición se denomina *pedomorfosis* (G. «forma de niño», ver Capítulo 9, p. 165). La forma más dramática de pedomorfosis se da en aquellas especies que maduran sexualmente mientras todavía mantienen sus branquias, hábitos acuáticos y otros caracteres larvarios. Estas especies no metamórficas reciben el calificativo de **perennibranquiadas**. El género *Necturus* (Figura 28-10), que vive en el fondo de estanques y lagos, es un ejemplo extremo. Ésta y muchas otras salamandras son perennibranquiadas obligadas; nunca se ha observado en ellas metamorfosis.

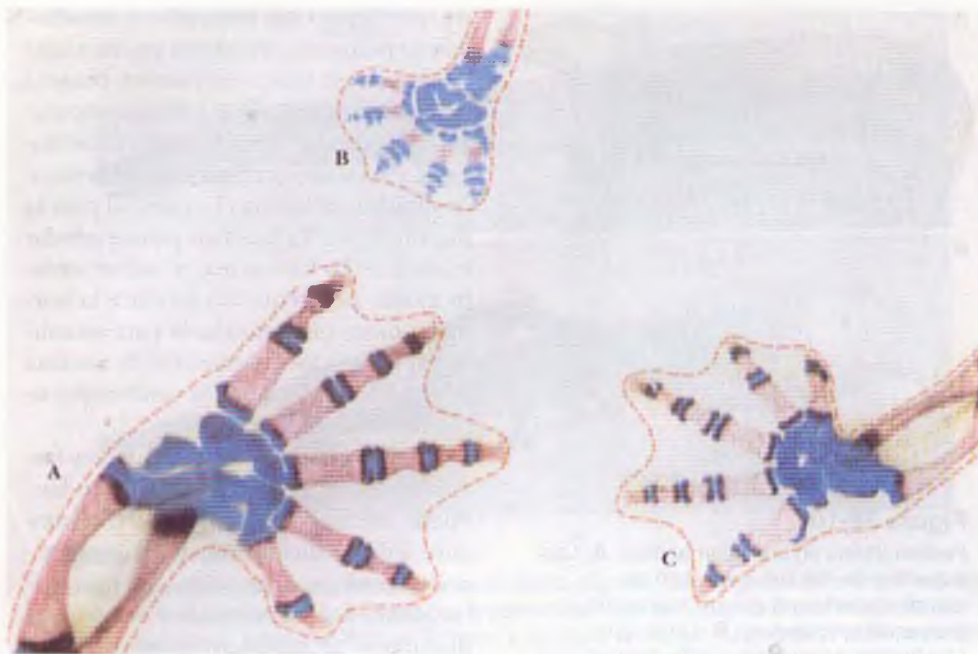
Algunas otras especies alcanzan la madurez sexual con morfología larvaria, pero a diferencia de *Necturus*, pueden sufrir metamorfosis hacia formas terrestres en determinadas condiciones ambientales. Un buen ejemplo es *Ambystoma tigrinum* y otras especies relacionadas, de México y los Estados Unidos, cuyos individuos son tanto perennibranquiados como metamorfoseados. Los individuos perennibranquiados se llaman **ajolotes** (Figura 28-10). Su hábitat típico son pequeñas charcas que pueden desaparecer por evaporación en la estación seca. Cuando esto ocurre, el ajolote sufre metamorfosis para dar una forma terres-

tre, perdiendo sus branquias y desarrollando pulmones. Entonces puede viajar por tierra en busca de nuevas charcas donde reproducirse. Puede provocarse artificialmente la metamorfosis en los ajolotes, tratándolos con tiroxina, la hormona tiroidea. La tiroxina es esencial para la metamorfosis. La hipófisis parece quedar inactiva en las formas que no sufren metamorfosis, por lo que no produce la hormona tirotrópica, necesaria para estimular en el tiroides la secreción de tiroxina (la función tiroidea en los vertebrados se discute en las pp. 755-756).

La pedomorfosis toma diferentes formas en distintos grupos de salamandras. Puede afectar a todo el cuerpo o restringirse a determinados órganos o estructuras. Los anfibios, mencionados más arriba, pierden sus branquias y activan sus pulmones al madurar, pero retienen muchos caracteres generales de la forma larvaria. La pedomorfosis es importante incluso en los terrestres pletodóntidos, que nunca pasan por un estado acuático. Podemos ver los efectos de la pedomorfosis, por ejemplo, en la forma de las manos y los pies del pletodóntido tropical *Bolitoglossa* (Figura 28-11). La morfología ancestral de esta especie presentaba dedos bien formados, que crecían desde el esbozo de mano o pie durante el desarrollo. Algunas especies han perfeccionado su capacidad para trepar por vegetación lisa, como los bananos, el crecimiento de los dedos y consiguiendo así una extremidad con aspecto de paleta. Así, los pies y manos pueden producir adhesión y succión para sujetar al animal sobre superficies lisas y verticales, lo que constituye una importante mejora adaptativa.

RANAS Y SAPOS: ORDEN ANUROS (SALIENTIA)

Las más de 3450 especies de ranas y sapos que constituyen el orden de los Anuros (G. *an*, sin + *oura*, cola) son para la mayor parte de la gente los anfibios más familiares. Los anuros son un grupo antiguo, conocido desde el Jurásico, hace 150 millones de años. Las ranas y los sapos ocupan una gran variedad de hábitat. Su reproducción acuática y su piel permeable al agua les impide alejarse, sin embargo, de ésta, y su ectotermia los excluye de las áreas polares y subárticas. El nombre del orden Anuros se refiere a

**Figura 28-11**

Estructura de las patas de tres especies diferentes del género de salamandras *Bolitoglossa*, un pletodóntido tropical. El hueso aparece de color rojo y el cartilago azul. Las especies con los dedos más desarrollados y osificados (A, C) viven fundamentalmente en el suelo del bosque. La especie con la pata en forma de paleta, producida por un crecimiento restringido de los dedos (B), trepa por hojas y tallos lisos utilizando la superficie plantar de la pata para producir succión o adhesión. La pata en paleta evolucionó por pedomorfosis; se interrumpió evolutivamente el desarrollo de la extremidad para impedir la completa formación de los dedos.

una característica obvia del grupo, la ausencia de cola en los adultos. Aunque todos pasan a través de un estado larvario con cola durante su desarrollo, solamente las especies del género *Ascaphus* tienen cola en estado adulto. Las ranas y sapos están altamente especializados para un tipo de locomoción a saltos, como sugiere el nombre alternativo de *Saltenia* que se ha dado al orden y que significa saltos.

Además de esto, los anuros se diferencian de los caudados por el aspecto y el modo de vida de sus larvas. De los huevos de la mayoría de las ranas salen renacuajos, carentes de patas y provistos de larga cola, con aletas, branquias externas e internas, sin patas, boca especializada para la fitofagia (las larvas de salamandra, en contraste, son carnívoras), y poseen una anatomía interna muy especializada. Su aspecto y modo de actuar son muy diferentes a los de las ranas adultas. La metamorfosis del renacuajo en rana adulta es, por tanto, una transformación muy radical. La pedomorfosis nunca aparece en ranas y sapos, como lo hace en salamandras.

Además de su importancia biomédica y en la enseñanza, las ranas han abastecido tradicionalmente el epicúreo mercado de ancas. La estrella del mercado es la rana toro, con una demanda tan fuerte en Europa (especialmente en Francia) y en los Estados Unidos (las capturas mundiales estimadas son de unos 200 millones de ranas anuales, unas 10 000 toneladas) que sus poblaciones han disminuido drásticamente como resultado de la explotación excesiva y de la desecación y contaminación de los humedales. La mayoría son ranas asiáticas, importadas de la India y Bangladesh. Solamente en este último país se capturan unos 80 millones cada año en los arrozales. Al eliminar del ecosistema a tantas ranas que se alimentan de insectos, la producción de arroz se ve amenazada por el crecimiento incontrolado de las poblaciones de insectos. En los Estados Unidos, los intentos de criarlas en granjas no han tenido éxito, entre otras razones porque las ranas toro son feroces máquinas devoradoras que prefieren insectos, cangrejos y otras ranas, y normalmente aceptan sólo presas vivas.

**A****B****Figura 28-12**

Dos ranas comunes norteamericanas. A. Rana toro, *Rana catesbeiana*, la mayor rana de Norteamérica y la de ancas más solicitadas en el mercado (familia Ranidae). B. Rana de San Antonio, *Hyla cinerea*, un habitante común de los pantanos del sudeste de los Estados Unidos (familia Hylidae). Nótese los discos adhesivos en los pies.

Las ranas y sapos se dividen en 21 familias. Las mejor conocidas de las familias de ranas en Norteamérica son las de los Ranidos, a la que pertenecen nuestras ranas más comunes (Figura 28-12A) y la de los Hílicos, las ranas arbóricolas (Figura 28-12B). Los verdaderos sapos, que pertenecen a la familia Bufónidos, tienen patas cortas, cuerpos rechonchos y pieles gruesas, normalmente recubiertas de verrugas prominentes (Figura 28-13). Sin embargo, el término sapo se utiliza de forma algo vaga para referirse a los representantes terrestres de otra serie de familias parecidas.

El anuro más grande es la rana del oeste africano, *Conraua goliath*, que tienen más de 30 cm de longitud desde el extremo del hocico hasta el ano (Figura 28-14). Este gigante come animales del

**Figura 28-13**

Sapo americano *Bufo americanus* (familia Bufonidae). Este anfibio tan familiar, aunque nocturno, se alimenta de gran número de insectos perjudiciales así como de caracoles y lombrices. Su piel verrugosa contiene numerosas glándulas de veneno que producen un fluido lechoso sorprendentemente ponzoñoso, lo que proporciona al animal una excelente protección ante posibles predadores.

**Figura 28-14**

Conraua (*Gigantorana*) *goliath* (familia Ranidae) del África Occidental, la mayor rana del mundo. Este ejemplar pesó 3.3 kg. Cortesía del Museo Americano de Historia Natural.

tamaño de patos y ratas. La rana más pequeña de la que tenemos noticia es *Psyllophryne didactyla*, que con su aproximadamente 1 cm de longitud es el tetrápodo más pequeño que se conoce. Esta diminuta rana, que puede ser cubierta con una moneda de 10 centavos, se encuentra en la selva brasileña. La mayor rana americana es la rana toro, *Rana catesbeiana* (Figura 28-12A), que alcanza una longitud de cabeza y cuerpo de 20 cm.

Habitat y distribución

Probablemente, las ranas más conocidas sean las aproximadamente 260 especies del género *Rana* (*G. rana*), que se encuentran por todas las regiones templadas y tropicales del mundo, con excepción de Nueva Zelanda, las islas oceánicas y Sudamérica meridional. Se encuentran normalmente cerca del agua, aunque algunas, como la rana parda, *Rana sylvatica*, pasan la mayor parte de su tiempo en los húmedos suelos forestales. La rana parda posiblemente vuelve a las charcas sólo para reproducirse a principios de primavera. Las ranas de mayor tamaño, como la rana toro, *Rana catesbeiana*, y la verde *Rana clamitans*, casi siempre se encuentran dentro o cerca

de aguas permanentes o en regiones pantanosas. La rana leopardo, *Rana pipiens*, tiene una variedad de hábitat más amplia y, con todas sus subespecies y formas, es la más ampliamente distribuida de todas las ranas norteamericanas. Ésta es la especie más corrientemente utilizada en los laboratorios de biología y para la investigación electrofisiológica clásica. Casi todos los estados de Norteamérica tienen una forma típica de esta rana, aunque en las partes más occidentales de la costa del Pacífico es rara. También se extiende por el Canadá septentrional y alcanza por el sur hasta el istmo de Panamá.

Dentro del área de distribución de cualquier especie de rana, los animales pueden verse restringidos a determinadas localidades (por ejemplo, ciertos riachuelos o charcas), o pueden ser escasos, faltando por completo en lugares con condiciones de vida idénticas a otras en donde son abundantes. *Rana palustris* es especialmente significativa en este sentido, porque sólo es abundante en localidades muy concretas. Estudios recientes han demostrado que muchas poblaciones de ranas de todo el mundo pueden sufrir descensos en su número y adoptar distribuciones más aisladas de lo habitual. Las causas de este fenómeno son desconocidas.

La mayor parte de las ranas de mayor tamaño son de hábitos solitarios, excepto durante la estación de cría, época ésta en que son muy ruidosas, especialmente los machos. Normalmente cada macho toma posesión de una zona particular, donde puede permanecer durante horas o incluso días, tratando de atraer a una hembra. En algunos momentos, las ranas están silenciosas y su presencia no es detectada hasta que son molestadas. Cuando entran en el agua, se zambullen rápidamente para alcanzar el fondo de la charca en donde remueven una nube de agua fangosa. Al nadar, mantienen las extremidades anteriores cerca del cuerpo y patean hacia atrás con las patas posteriores, cuyos pies tienen dedos palmados. Cuando llegan a la superficie para respirar, sólo quedan expuestas la cabeza y partes anteriores y, como normalmente suelen utilizar como protección la vegetación, son difíciles de localizar.

¿Cuál es la razón del declive mundial, ampliamente constatado, de las poblaciones de anfibios, especialmente de ranas? Hay pruebas desconcertantes de que mientras las poblaciones de anfibios decaen en ciertas regiones del globo, en otros sobreviven bastante bien. No hay una única explicación aplicable a todos los casos de descenso poblacional. En algunos casos, los cambios son simplemente fluctuaciones aleatorias producidas por sequías recurrentes u otros fenómenos naturales. Sin embargo, hay otros factores ambientales implicados: destrucción o alteración del hábitat; aumento de contaminantes ambientales como lluvia ácida, fungicidas, herbicidas, productos químicos industriales; enfermedades e introducción de depredadores y competidores no nativos. Se ha demostrado recientemente que la disminución de la capa de ozono en la estratosfera y el consiguiente incremento de radiación ultravioleta que llega a la superficie terrestre produce graves pérdidas en los embriones en desarrollo de dos especies de ranas del oeste americano. Los huevos de ranas y sapos, al quedar en la superficie de las charcas y estanques, son especialmente sensibles a la acción dañina de la radiación ultravioleta sobre el DNA celular. Así, hay una o más causas para explicar ciertos declives poblacionales; en otros casos las razones no son tan obvias.

La mayoría de las ranas pasa los meses de invierno en los fangos blandos de los fondos de charcas y cursos de agua. Naturalmente, su actividad vital se encuentra disminuida durante el período de hibernación, y la mayor parte de la energía que necesitan la obtienen del glucógeno y de la grasa almacenada en sus cuerpos durante la primavera y el verano. Las ranas más terrestres, como las arborícolas, se entierran en el humus del suelo forestal durante el invierno. Toleran bajas temperaturas y, de hecho, pueden sobrevivir períodos prolongados de congelación de hasta el 65 % del agua corporal. Tales ranas, tolerantes a la congelación, se preparan para el invierno acumulando glucosa y glicerol en sus fluidos corporales, que protege a los tejidos de los efectos normalmente dañinos de la formación de cristales de hielo.



Figura 28-15

Rana africana de uñas, *Xenopus laevis*. Las uñas, un carácter inusual en ranas, se encuentran en las patas traseras. Esta rana se ha introducido en California, donde se ha convertido en una seria plaga.

Mientras que los anfibios nativos americanos continuaban desapareciendo a medida que se van desecando las zonas húmedas, una rana exótica introducida en el sur de California ha encontrado un clima a su gusto. La rana de uñas africana, *Xenopus laevis* (Figura 28-15), es una rana voraz, agresiva y principalmente acuática que está desplazando rápidamente a las ranas nativas y a los peces de varias zonas acuáticas, al tiempo que se está dispersando muy rápidamente. La especie fue introducida en Norteamérica en los años 40, cuando fue utilizada profusamente en las pruebas de diagnóstico del embarazo. Cuando aparecieron pruebas más eficaces en los años 60, algunos hospitales simplemente tiraron las ranas sobrantes a las charcas cercanas, convirtiéndose en plaga casi indestructible. Como ocurre a menudo con la introducción de especies alóctonas en la naturaleza, las buenas intenciones pueden dar lugar a graves problemas.

Las ranas adultas tienen numerosos enemigos, tales como serpientes, aves acuáticas, tortugas, mapaches y el hombre mismo; muy pocos renacuajos sobreviven hasta llegar a la madurez. Aunque normalmente carecen de defensas, en las zonas tropicales y subtropicales muchas ranas y sapos son agresivos, saltando y mordiendo a sus depredadores. Algunas se defienden fingiendo estar muertas. La mayoría de los anuros pueden hinchar

de aire los pulmones, de manera que resultan difíciles de tragar. Si se las molesta en las orillas de un arroyo o de una charca, las ranas normalmente permanecen quietas; cuando se sienten descubiertas saltan, pero no siempre al agua, donde puede haber enemigos esperándolas, sino a la vegetación que crece en las orillas de la charca. Cuando se tienen en la mano, las ranas pueden dejar de luchar durante un momento para desconcertar a su depredador y de repente saltar de forma violenta, al tiempo que expulsan su orina. Su mejor protección es su capacidad para saltar y el uso de glándulas venenosas. Las ranas toro en cautividad no dudan en morder a sus verdugos y son capaces de infligir dolorosos mordiscos.

Tegumento y coloración

La piel de la rana es fina y húmeda, y se encuentra laxamente sujeta al cuerpo tan sólo en unos determinados puntos. Histológicamente, la piel está formada por dos capas: una **epidermis** externa estratificada y una **dermis** interna esponjosa (Figura 28-16). La capa externa de células epidérmicas (que es renovada periódicamente, cuando un sapo o una rana mudan) contiene depósitos de **queratina**, una proteína fibrosa y resistente que

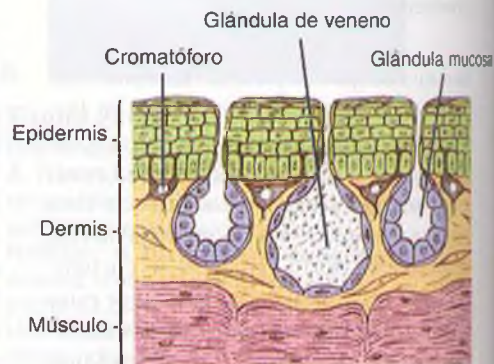


Figura 28-16

Corte de piel de rana.

es, en cierta medida, una protección contra el desgaste y la pérdida de agua de la piel. Los anfibios más terrestres, como los sapos, tienen acúmulos particularmente gruesos de queratina; pero la queratina de los anfibios es blanda, a diferencia de la queratina dura que forma las escamas, garras, plumas, cuernos y pelo de los amniotas.

La capa interna de la epidermis da origen a dos tipos de glándulas tegumentarias que crecen dentro de los tejidos dérmicos subyacentes. Pequeñas glándulas **mucosas** segregan un moco protector impermeable sobre la superficie de la piel, y las grandes glándulas **serosas** producen un veneno acuoso y blanquecino que es altamente irritante para los poten-

ciales depredadores. Todos los anfibios producen venenos en el tegumento, pero su efectividad varía de una especie a otra y según los diferentes depredadores. El extremadamente tóxico veneno de *Phylllobates*, un género de pequeñas ranas dendrobátidas sudamericanas, es utilizado por las tribus indias de Colombia para envenenar las puntas de sus flechas. Las especies de la familia Dendrobátidos producen secreciones cutáneas tóxicas, algunas de las cuales se cuentan entre las más potentes secreciones animales conocidas; a igual cantidad son más ponzoñosas incluso que los venenos de las serpientes marinas o de los más venenosos arácnidos.

El color de la piel en la rana es producido por células pigmentarias específicas, los **cromatóforos**, localizadas principalmente en la dermis. Los cromatóforos de los anfibios, como los de muchos peces y reptiles, son células ramificadas que contienen pigmento, el cual se puede concentrar en una pequeña área o quedar disperso en todas las prolongaciones ramificadas para controlar la coloración de la piel (Figura 28-17). En los anfibios aparecen tres tipos de cromatóforos: los más superficiales son los **xantóforos**, que presentan pigmentos rojos, anaranjados o amarillos; debajo se sitúan los **iridióforos**, con un pigmento plateado y cristalino, y los más profundos son los **melanóforos**, que contienen la melanina negra o parda. Los iridióforos actúan como diminutos espejos

que reflejan la luz a través de los xantóforos para producir la brillante coloración, tan llamativa, de muchas ranas tropicales. Quizás sorprendentemente, los colores verdes, tan comunes en ranas norteamericanas, no son producidos por pigmentos verdes, sino por la interacción de xantóforos que contienen un pigmento amarillo y los iridióforos subyacentes que, por reflexión y dispersión de la luz (dispersión Tyndall), producen color azul; la luz azul es filtrada por el pigmento amarillo superpuesto y da una apariencia verdosa. Muchas ranas pueden camuflarse, acomodando su coloración a la del sustrato (Figura 28-18).

Sistemas esquelético y muscular

En los anfibios, como en otros vertebrados, el **endoesqueleto** bien desarrollado, de hueso y cartílago, proporciona el punto de apoyo para los músculos del movimiento y protección para las vísceras y el sistema nervioso. Pero el movimiento en tierra y la necesidad de transformar las aletas con forma de remos en patas de tetrápodos, capaces de soportar el peso del cuerpo, introdujo una nueva serie de fuerzas y problemas de palancas. Los cambios son particularmente notables en los anuros, cuyo sistema musculoesquelético completo está especializado para el salto y la natación, mediante contracciones simultáneas de los extensores de las patas posteriores.



Figura 28-18

Coloración críptica de la rana gris, *Hyla versicolor*. El camuflaje es tan eficaz que la presencia de esta rana solamente se descubre de noche por su canto, resonante y aflautado.

La columna vertebral de los anfibios adquiere una nueva función como soporte, del que pende el abdomen y al cual se fijan las patas. Dado que los anfibios se mueven con éstas, en vez de nadar con contracciones seriadas de la musculatura miotómica del tronco, la columna vertebral ha perdido mucha de la flexibilidad original que caracterizaba a los peces. Se ha convertido en un eje rígido para la transmisión de fuerza desde las patas posteriores al cuerpo. Los anuros, además, se han especializado en un acortamiento extremo del cuerpo. Las ranas típicas solamente tienen nueve vértebras troncales y un **urostilo** cilíndrico, que representa la fusión de varias vértebras caudales (cóccix) (Figura 28-19). Las cecilias, que al ser ápodas no han compartido obviamente estas especializaciones de la locomoción tetrápoda, pueden tener hasta 285 vértebras.

El cráneo de la rana se encuentra también ampliamente modificado si lo comparamos con sus antecesores vertebrados; es mucho más ligero, de perfil más deprimido y presenta menos huecos y menos osificación. La parte frontal del cráneo, donde se localizan la nariz, los ojos y el encéfalo, está bien desarrollada, mientras que la parte posterior, que contenía el aparato branquial de los peces, está mucho más reducida (Figura 28-19).

El modelo de huesos y músculos de las extremidades es el típico de los tetrápodos. Existen tres articulaciones principales en cada una de ellas (cadera, rodi-

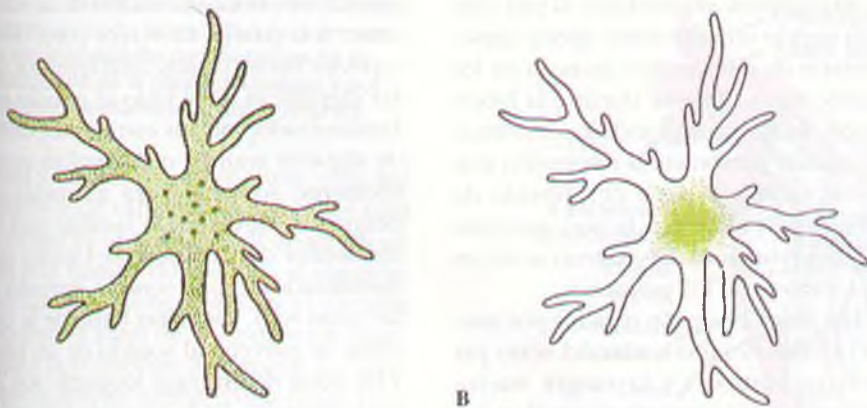
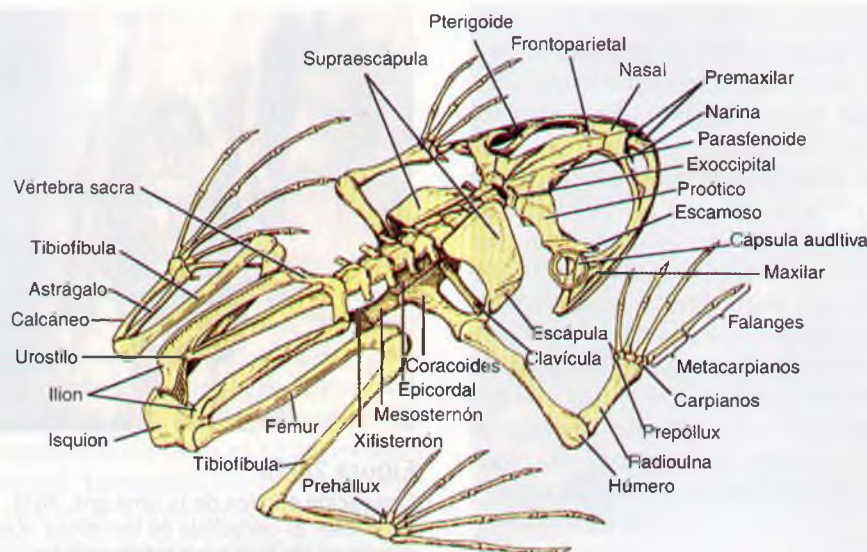


Figura 28-17

Células pigmentarias (cromatóforos). **A**, Pigmento disperso. **B**, Pigmento concentrado. La célula pigmentaria no se contrae o expande; los efectos de color son producidos mediante corrientes citoplasmáticas que transportan los gránulos de pigmento por las ramificaciones celulares para lograr el efecto de máxima coloración, o hacia el centro de la célula para conseguir el efecto de mínimo color. El control sobre la dispersión o concentración del pigmento es debido principalmente al estímulo luminoso sobre los ojos, que actúan a través de una hormona pituitaria.

**Figura 28-19**Esqueleto de la rana toro, *Rana catesbeiana*.

lla y talón; o bien hombro, codo y muñeca); la mano o pie es una estructura básicamente pentarradiada (pentadáctila), con varias articulaciones en cada uno de los dedos (Figura 28-19). Es un sistema repetitivo, que puede derivarse, sin mayores problemas, de la estructura ósea de la aleta de los ripidistios, la cual preludiaba la extremidad de los anfibios; no es difícil imaginar cómo las presiones selectivas a lo largo de millones de años remodelaron aquella aleta ancestral en la extremidad de los tetrápodos.

Los músculos de las extremidades derivan presumiblemente de los músculos radiales que movían las aletas de los peces arriba y abajo, pero la disposición muscular se ha hecho tan compleja en el apéndice tetrápodo que ya no es posible distinguir paralelismos entre ésta y la musculatura de las aletas. A pesar de esta complejidad, podemos reconocer dos grandes grupos de músculos en cualquier apéndice: un grupo anterior y ventral que tira de él hacia adelante y hacia la línea media del cuerpo (protracción y aducción), y un segundo complejo de músculos posteriores y dorsales que sirve para mover hacia atrás el apéndice y separarlo del cuerpo (retracción y abducción).

La musculatura troncal, que en los peces está organizada segmentariamente en una serie de bandas musculares poderosas (miómeros, p. 519) para una locomoción con flexiones laterales, quedó muy modificada durante la evolución de los anfibios. Los músculos dorsales (epa-

xiales) están dispuestos para sostener la cabeza y sujetarla a la columna vertebral. La musculatura ventral (hipaxial) está más desarrollada en los anfibios que en los peces, ya que aquéllos deben soportar sus vísceras en el aire sin la ayuda que supone la flotación del cuerpo en el agua.

Respiración y vocalización

Los anfibios utilizan tres superficies respiratorias para el intercambio gaseoso: la piel (respiración cutánea), la boca (respiración bucal) y los pulmones. Las ranas y los sapos muestran una mayor dependencia de la respiración pulmonar que las salamandras; sin embargo, la piel continúa siendo un importante aporte suplementario de intercambio gaseoso en los anuros, especialmente durante la hibernación. Incluso bajo condiciones normales, cuando predomina la respiración pulmonar, la mayor parte del dióxido de carbono se pierde por la piel, mientras que la mayor parte del oxígeno se incorpora a través de los pulmones.

Los pulmones están regados por arterias pulmonares (derivadas del sexto par de arcos aórticos) y la sangre vuelve directamente a la aurícula izquierda a través de las venas pulmonares. Los pulmones de las ranas son ovoides y elásticos, con sus superficies internas divididas por una red de tabiques, subdivididos a su vez en pequeñas cámaras aéreas terminales llamadas **alvéolos**. Éstos son mucho más grandes que los de los ver-

tebrados más evolucionados y, por tanto, el pulmón de las ranas tiene una menor superficie relativa dispuesta para el intercambio gaseoso: la superficie respiratoria de la rana común, *Rana pipiens*, es alrededor de 20 cm² por centímetro cúbico de aire contenido, comparada con los 300 cm² del hombre. El problema en la evolución del pulmón no ha consistido en el desarrollo de una buena superficie vascular interna, sino el del movimiento del aire dentro del pulmón. Una rana es un animal que respira por presión positiva, ya que llena sus pulmones forzando al aire a entrar en ellos, lo que contrasta con el sistema de presión negativa de los amniotas. La secuencia de la respiración de una rana y su explicación están representadas en la Figura 28-20. Se puede seguir fácilmente esta secuencia en un sapo vivo mientras descansa: los movimientos rítmicos de la garganta y de la boca pueden continuar durante algún tiempo antes de que los movimientos de los flancos indiquen que los pulmones se están vaciando y volviendo a llenar.

Tanto las ranas machos como las hembras presentan **cuerdas vocales**, pero las de los machos están mucho mejor desarrolladas. Se localizan en la **laringe** o caja de resonancia. El sonido se produce al pasar aire hacia adelante y hacia atrás de las cuerdas vocales, entre los pulmones y un par de grandes sacos (bolsas vocales) en la base de la boca. Estos últimos también sirven como eficaces cámaras de resonancia en el macho. La principal función de la voz es atraer a la pareja. La mayor parte de las especies tienen cantos característicos que las identifican. Casi todo el mundo está familiarizado con los estridentes cantos de algunos anuros, que resultan increíblemente sonoros para animales tan pequeños. Otro sonido familiar para los residentes de los Estados Unidos más meridionales son las sonoras llamadas de las ranas toro. Las notas bajas de la rana verde se parecen al sonido de un banjo y las notas de una rana leopardo son largas y guturales. En la actualidad, la mayor parte de estos sonidos están recogidos en discos disponibles para el público.

Circulación

Al igual que en los peces, la circulación en los anfibios es un circuito cerrado de

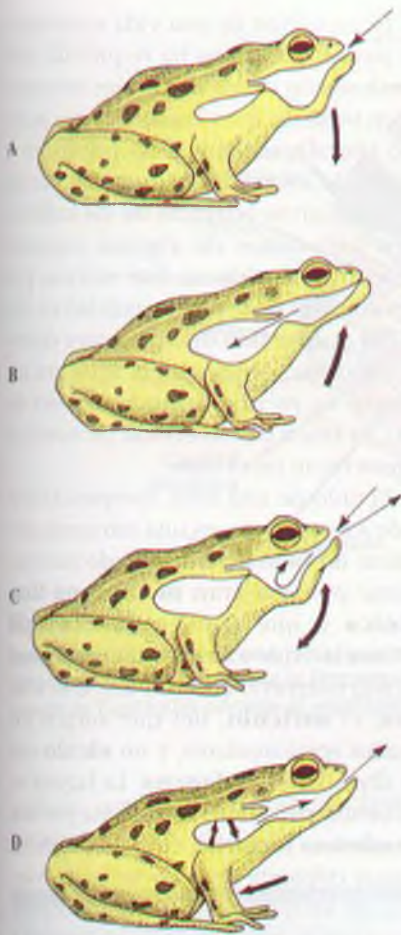


Figura 28-20

Respiración en una rana. La rana es un animal que respira a base de presiones positivas. Llena sus pulmones forzando aire dentro de ellos. **A.** La base de la boca se baja tragando aire a través de las narinas. **B.** Con las narinas cerradas y la glotis abierta, la rana fuerza aire dentro de sus pulmones elevando la base de la boca. **C.** La cavidad bucal se ventila rítmicamente durante un cierto tiempo. **D.** Los pulmones se vacían mediante contracciones de la musculatura de la pared del cuerpo y por movimientos elásticos de los pulmones.

venas y arterias que sirve a una vasta red periférica de capilares, a través del cual la sangre es impulsada por la acción de una sola bomba de presión: el corazón. Los cambios principales en el circuito suponen el paso de la respiración branquial a la pulmonar. Al eliminar las branquias se eliminó también uno de los principales obstáculos del flujo de sangre en el circuito arterial, pero aparecieron dos nuevos problemas. El primero era proporcionar un circuito sanguíneo a los pulmones. Como hemos visto, esto se solucionó convirtiendo el sexto arco aórtico en unas arterias pulmonares que servían

a los pulmones, y desarrollando unas venas pulmonares para devolver sangre oxigenada al corazón. El segundo, y evidentemente más difícil problema evolutivo, fue separar la nueva circulación pulmonar de la del resto del cuerpo, de tal manera que la sangre oxigenada de los pulmones fuese selectivamente enviada al cuerpo y la sangre venosa desoxigenada, procedente del cuerpo, pudiese ser específicamente enviada a los pulmones. En la práctica, esto supone crear una circulación doble que consista en dos circuitos independientes, pulmonar y sistémico. Esto quedó resuelto en los tetrápodos con el desarrollo de una división del corazón en un plano mediano, formando una doble bomba, una para cada circuito. Los anfibios y los reptiles han realizado la separación de este corazón en grado variable, pero es completa en las aves y los mamíferos, que tienen un corazón totalmente dividido en dos aurículas y dos ventrículos.

El corazón de la rana (Figura 28-21) tiene dos aurículas separadas, o atrios, y un ventrículo indiviso. La sangre del cuerpo (circuito sistémico) entra primero en una gran cámara receptora, el seno venoso, que la introduce en la aurícula derecha. La aurícula izquierda recibe sangre recién oxigenada procedente de los pulmones. Hasta este punto la sangre desoxigenada del cuerpo y la oxigenada de los pulmones están separadas, pero ahora ambas aurículas se contraen casi

simultáneamente y envían la sangre auricular derecha e izquierda dentro del **único ventrículo**. Deberíamos entonces esperar que se produjera una completa mezcla de ambas circulaciones en este momento. Lo cierto es que existen pruebas de que, por lo menos en algunos anfibios, la sangre permanece fundamentalmente separada, de tal manera que, cuando el ventrículo se contrae, la sangre oxigenada pulmonar es enviada al circuito sistémico, y la sangre sistémica desoxigenada es enviada al circuito pulmonar. La **válvula espiral** en el **cono arterioso** (Figura 28-21) puede desempeñar un papel importante en mantener una distribución selectiva. El tema es motivo de controversia y se ha resistido a un análisis completo, a pesar de la aplicación de técnicas avanzadas, utilizando medios radiopacos y fotografía de alta velocidad.

Alimentación y digestión

Las ranas son carnívoras, como la mayor parte de los anfibios, y se alimentan de insectos, arañas, lombrices, caracoles, ciempiés o prácticamente cualquier otra cosa que se mueva y sea suficientemente pequeña para poder ser engullida entera. Atrapan presas en movimiento con su lengua extensible, que se ancla en el borde anterior de la boca y que tiene su extremo posterior libre. El borde libre de la lengua es altamente glandu-

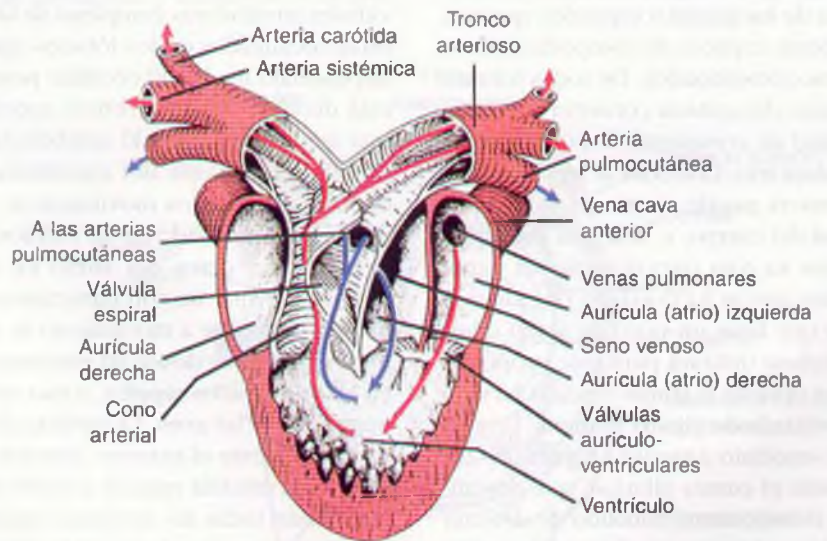


Figura 28-21

Estructura del corazón de una rana. Las **flechas rojas**, sangre oxigenada; las **flechas azules**, sangre desoxigenada.

lar y produce una secreción viscosa que se adhiere a la presa. Cuando existen dientes sobre los premaxilares, maxilares y vomeres son utilizados para evitar que la presa escape, no para morder o para masticar. El tracto digestivo es relativamente corto en los anfibios adultos, una característica de la mayor parte de los carnívoros, y produce gran variedad de enzimas para degradar proteínas, hidratos de carbono y grasas.

Los estados larvarios de los anuros (renacuajos) suelen ser normalmente herbívoros, alimentándose de algas y otras materias vegetales; tienen un tracto digestivo relativamente largo, ya que su comida debe ser sometida a una fermentación prolongada antes de que se puedan absorber los productos útiles que contiene.

Sistema nervioso y órganos sensoriales

Las tres regiones fundamentales del encéfalo —encéfalo anterior (telencéfalo), relacionado con el olfato, encéfalo medio (mesencéfalo), relacionado con la visión, y encéfalo posterior (rombencéfalo), relacionado con la audición y el equilibrio— han sufrido llamativos cambios en su desarrollo, a medida que los vertebrados pasaron a tierra y mejoraron sus capacidades de percepción del medio. En general, existe una cefalización creciente con énfasis en el procesamiento de información por parte del encéfalo y la correspondiente pérdida de independencia de los ganglios espinales, que son solamente capaces de comportamientos reflejos estereotipados. De todas formas, una rana decapitada conserva una gran cantidad de comportamiento coordinado voluntario. Con sólo la médula espinal intacta puede mantener la postura normal del cuerpo, y, con gran precisión, levantar su pata para quitarse un papel de filtro que se ha quedado pegado a la piel y que lleve un poco de ácido diluido. Incluso utilizará para este propósito la pata opuesta si la más cercana ha sido inmovilizada de alguna manera.

El encéfalo anterior (Figura 28-22) contiene el centro olfativo, que desempeña el importante cometido de detectar los olores diluidos en el aire. El sentido del olfato es, de hecho, uno de los principales en las ranas. El resto del encéfalo anterior, el cerebro, tiene poca impor-

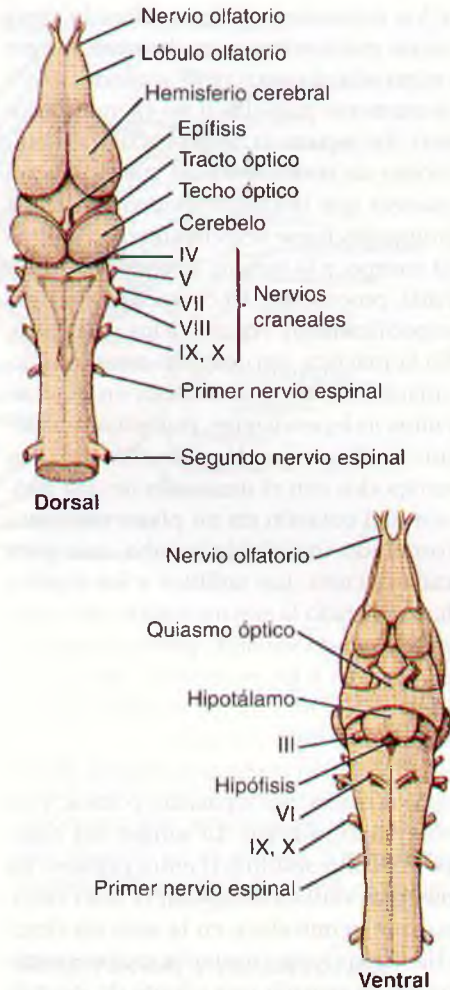


Figura 28-22
Encéfalo de la rana. Vistas dorsal y ventral.

tancia en los anfibios. En su lugar, las actividades integradoras complejas de la rana están localizadas en los lóbulos ópticos del encéfalo medio. El encéfalo posterior está dividido en un cerebelo anterior y una médula posterior. El cerebelo (Figura 28-22) se ocupa del equilibrio y la coordinación de los movimientos, y no está bien desarrollado en los anfibios, que permanecen cerca del suelo en todo momento y que no son particularmente hábiles en lo que a movimiento se refiere. El cerebelo se desarrolla enormemente en los vertebrados rápidos, como son los mamíferos y las aves. La médula oblonga es realmente el extremo anterior dilatado de la médula espinal, a través de la cual pasan todas las neuronas sensoriales, con excepción de las de la vista y el olfato. Aquí se localizan los centros de los reflejos auditivos, la respiración, la deglución y el control vasomotor.

La evolución de una vida semiterrestre para los anfibios ha requerido una reordenación de los receptores sensoriales en tierra. La línea lateral (sistema acústico lateral), sensible a las presiones y propia de los peces, únicamente persiste en las larvas acuáticas de los anfibios y en los adultos de algunas especies estrictamente acuáticas. Este sistema, por supuesto, no tiene mucha utilidad en tierra, ya que ha sido diseñado para detectar y localizar objetos en el agua gracias a ondas de presión reflejadas. En vez de ello, la tarea de detección de sonidos aéreos recae en el oído.

El oído de una rana, comparado con el de los amniotas, es una estructura primitiva: un oído medio, cerrado externamente por una gran **membrana timpánica** y que contiene un **osículo** (columela), que transmite las vibraciones al oído interno (Figura 28-23). Éste contiene el **utrículo**, del que surgen los canales semicirculares, y un **sáculo** con un divertículo, la **lagena**. La lagena se encuentra parcialmente cubierta por una **membrana tectorial**, cuya estructura no es muy diferente de la cóclea, más avanzada, de los mamíferos. En la mayor parte de las ranas, esta estructura es sensible a sonidos de baja frecuencia, nunca superiores a los 4000 Hz (ciclos por segundo); en la rana toro la respuesta principal de frecuencias se localiza entre 100 y 200 Hz, y se ajusta perfectamente a la llamada del macho.

La visión es el sentido dominante en la mayor parte de los anfibios (las cecilias, en su mayor parte ciegas, son la excepción patente). Se requieren varias modificaciones para adaptar el ojo de un pez al funcionamiento en tierra firme. Las glándulas lacrimales y los párpados evolucionaron para mantener el ojo húmedo, limpio de polvo y protegerlo de heridas. Como la córnea queda expuesta al aire, se convierte en una importante superficie refractora, que dispensa al cristalino de parte de su tarea de refracción de rayos luminícos y de enfoque de las imágenes sobre la retina. Al igual que ocurre en los peces, la acomodación (el enfoque de objetos cercanos o distantes) se realiza con movimientos del cristalino. Pero, a diferencia de los ojos de la mayor parte de los peces, el ojo de los anfibios en posición de descanso está ajustado para objetos distantes, y se mueve hacia

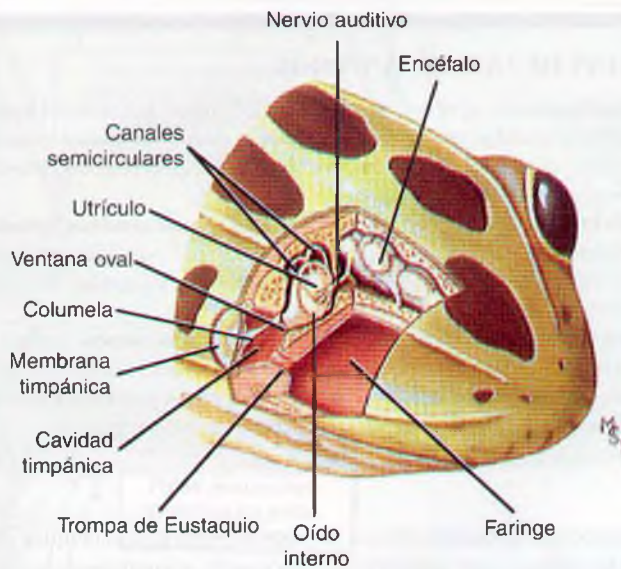


Figura 28-23

Sección de la cabeza de una rana, que muestra la estructura del oído. Las vibraciones sonoras se transmiten desde el tímpano hasta el oído interno por medio de la columela. La trompa de Eustaquio permite el equilibrio de presión entre la cavidad timpánica y la faringe.

adelante cuando debe enfocar objetos cercanos.

Mantener una imagen nítida sobre la retina para los objetos que se acercan o se alejan requiere acomodación. Esto se realiza de diversas maneras en distintos vertebrados. El ojo de los peces óseos y de las lampreas está ajustado para la visión de cerca: para enfocar objetos a distancia la lente debe moverse hacia atrás. En los anfibios, los tiburones y las culebras, el ojo relajado está enfocado hacia los objetos distantes, y la lente se mueve *hacia adelante* para enfocar sobre los objetos cercanos. En las aves, los mamíferos y los reptiles, excepto las culebras, la lente se acomoda cambiando su *curvatura*, en lugar de moverse hacia adelante o hacia atrás. El ojo en reposo en estas formas se ajusta para la visión a distancia, y aumenta la curvatura de la lente para enfocar sobre objetos cercanos; esto es, la lente se aplasta (o en algunos casos, se relaja) para adquirir una forma más redonda.

La **retina** contiene **conos y bastones**; los primeros dotan a las ranas de visión en color. El **iris** lleva músculos circulares y radiales bien desarrollados, por lo que puede contraerse o expandirse rápidamente, abriendo de este modo la pupila para ajustarla a iluminación cam-

biente. El párpado superior del ojo es fijo, pero el inferior está plegado como una **membrana nictitante** transparente, capaz de desplazarse sobre la superficie ocular (Figura 28-24). En conjunto, ranas y sapos tienen una buena visión, algo importante para animales que dependen de una huida rápida para evitar a sus numerosos depredadores, y de movimientos precisos para capturar rápidamente presas móviles.

Otros receptores sensoriales incluyen receptores táctiles y químicos en la piel,

papilas gustativas en la lengua y el paladar y un epitelio olfatorio bien desarrollado que tapiza la cavidad nasal.

Reproducción

Debido a que las ranas y los sapos son ectotérmicos, se reproducen, alimentan y crecen sólo durante las épocas más cálidas del año. Uno de los primeros impulsos después del período de aletargamiento es la cría. En primavera, los machos croan para llamar a sus hembras. Cuando sus huevos han madurado, las hembras entran en el agua y son agarradas por los machos en un proceso que se denomina **amplexo** (Figura 28-25). A medida que la hembra va poniendo los huevos, el macho descarga el fluido seminal que contiene espermatozoides sobre los huevos y, de esta forma, los fecunda. Tras la fecundación las capas gelatinosas absorben agua y se hinchan. Los huevos se ponen en grandes masas, muchas veces pegadas a la vegetación.

El desarrollo del huevo fecundado (zigoto) comienza casi inmediatamente (Figura 28-26). Por una serie de divisiones repetidas (segmentación), el huevo se convierte en una masa hueca de células (la **blástula**). La blástula sufre una gastrulación y continúa su diferenciación hasta formar un embrión con un esbozo caudal. Entre seis y nueve días, según la temperatura, un renacuajo emerge de las paredes gelatinosas protectoras que rodeaban al huevo fecundado original.

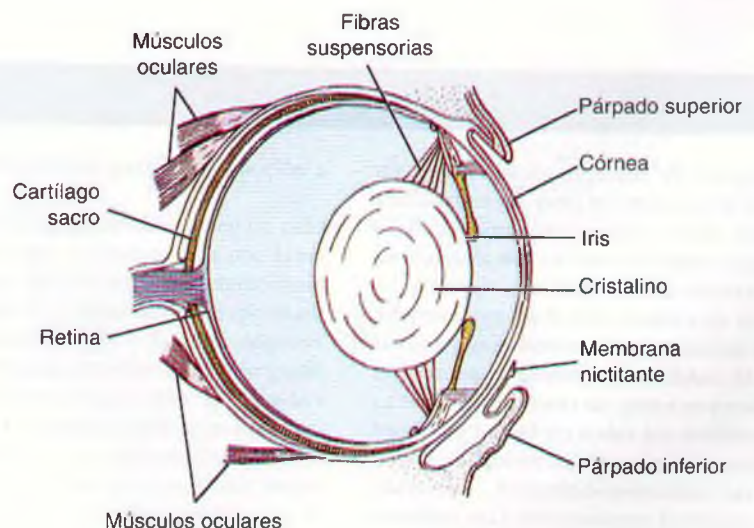


Figura 28-24

Ojo de los anfibios.



Figura 28-25

Un macho de ranita verde, *Hyla cinerea*, se agarra a una hembra, más grande, durante la época de apareamiento en un pantano de Carolina del Sur. El abrazo (amplexo) se mantiene hasta que la hembra pone los huevos. Como muchas ranas arborícolas, son capaces de cambios de color súbitos y muy marcados; aquí, el macho, normalmente verde, se ha oscurecido durante el amplexo.

En el momento de la eclosión el renacuajo tiene una cabeza y un cuerpo diferenciados y una cola comprimida. La boca se localiza en la porción ventral de la cabeza y está provista de mandíbulas córneas para mordisquear la vegetación que le sirve de alimento. Por detrás de la boca existe un disco adhesivo ventral que les permite sujetarse sobre objetos. Por delante de la boca tiene dos aberturas profundas, que posteriormente se convertirán en

CLASIFICACIÓN DE LA CASE ANFIBIOS

Orden Gimnofiones (*G. gymnos*, desnudos + *ophloneos*, serpiente) (**Ápodos**): **cecilias**. Cuerpo anguiforme; sin extremidades ni cinturas; algunos presentan en la piel escamas mesodérmicas; la cola es corta o falta; 95-285 vértebras; pantropicales. 6 familias, 34 géneros, aproximadamente 160 especies.

Orden Caudata (*L. caudatus*, con cola) (**Urodelos**): **salamandras, tritones**. Cuerpo con cabeza, tronco y cola; sin escamas; normalmente dos pares de extremidades iguales (10-60 vértebras; predominantemente holárticos), 9 familias, 62 géneros, aproximadamente 360 especies.

Orden Anura (*G. an*, sin + *oura*, cola) (**Salientia**): **ranas, sapos**. Cabeza y tronco fusionados. Sin cola; sin escamas; dos pares de extremidades; boca grande; pulmones; 6-10 vértebras, incluyendo urostilo (cóccix); cosmopolitas; predominantemente tropicales, 21 familias, 301 géneros; aproximadamente 3450 especies.

las narinas. Aparecen engrosamientos a ambos lados de la cabeza, que acabarán convirtiéndose en las branquias externas. Finalmente habrá tres pares de branquias externas, que después serán reemplazadas por tres pares internos cubiertos por una solapa cutánea (el opérculo) a cada lado. En el lado derecho el opérculo se fusiona completamente con la pared del cuerpo, pero en la zona izquierda queda una abertura, el espiráculo (*L. spiraculum*, respiradero), a través del cual el agua fluye después de haber entrado por la boca y pasado por las branquias internas. Las patas posteriores aparecen primero, mientras que las anteriores, durante un tiempo, están enmascaradas por los pliegues del opérculo. La cola es reabsorbida, el intestino se acorta y la boca sufre una transformación hasta su estructura adulta; se desarrollan los pulmones y se reabsor-

ben las branquias (Figura 28-26). La rana leopardo normalmente completa su metamorfosis en un período de tres meses; la rana toro necesita de dos a tres años para completar el proceso.

Las migraciones de las ranas y de los sapos están relacionadas con sus hábitos reproductores. Los machos normalmente vuelven a una charca o riachuelo antes que las hembras, que son posteriormente atraídas por sus llamadas. Algunas salamandras también tienen un fuerte instinto de orientación, volviendo año tras año a la misma charca para reproducirse, guiadas por estímulos olfativos. El estímulo inicial para la migración parece ser atribuible en muchos casos a un ciclo estacional de las gónadas, más cambios hormonales que aumentan la sensibilidad de las ranas a oscilaciones de temperatura y de humedad.

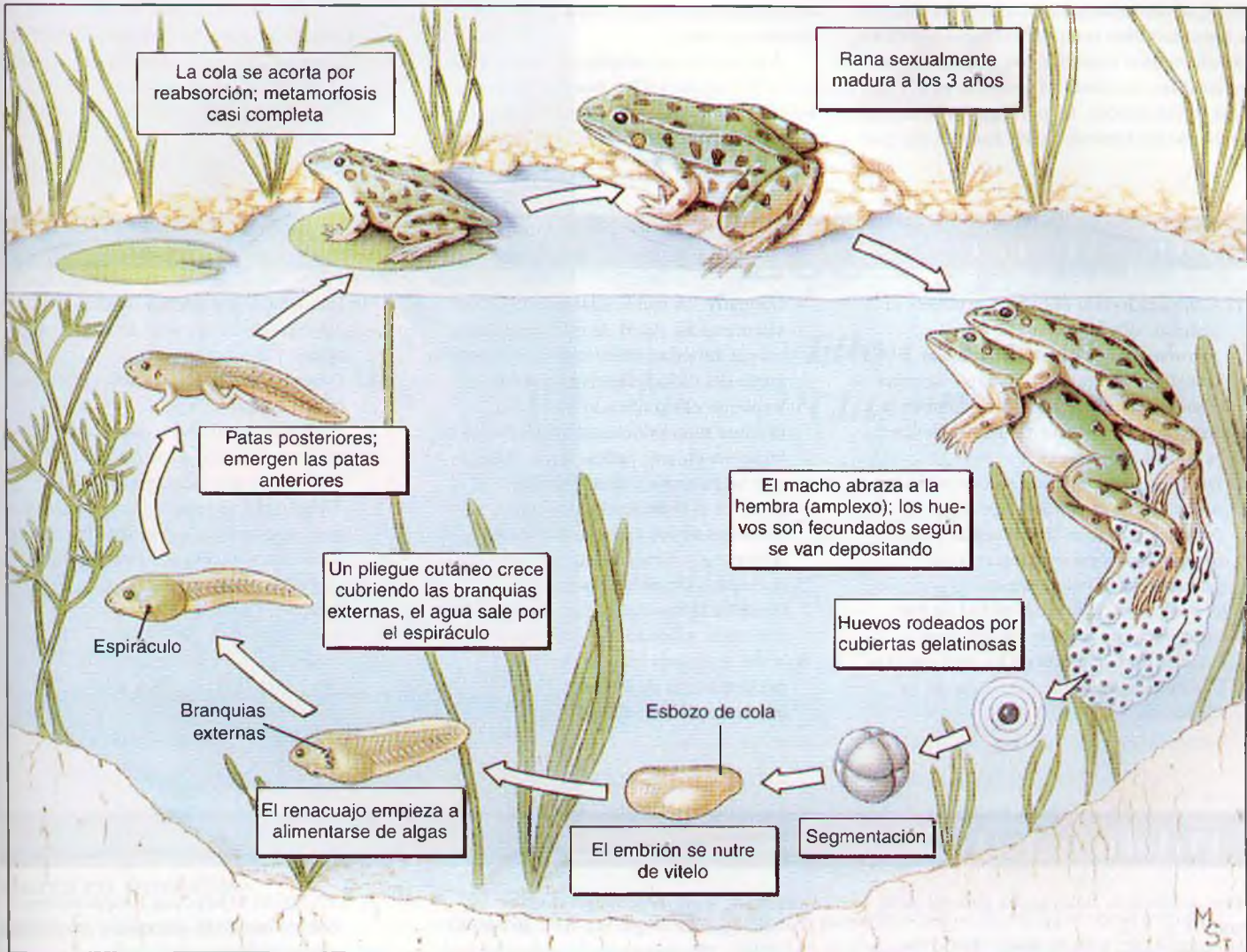


Figura 28-26

Ciclo vital de una rana leopardo.

Resumen

Los anfibios son vertebrados cuadrúpedos primitivos y ectotérmicos, que poseen una piel glandular y respiración pulmonar, branquial o cutánea. Son los supervivientes de una de las dos grandes ramas de la filogenia de los tetrápodos; los representantes actuales de la otra rama son los amniotas. Los anfibios modernos se dividen en tres grupos evolutivos. Las cecilias (orden Gimnofiones) son un pequeño grupo tropical de formas alargadas y ápodos. Las salamandras (orden Caudados) son anfibios con cola que han mantenido el arquetipo con cuatro patas de sus antecesores Paleozoicos. Las ranas y sapos (orden Anuros) son el mayor grupo de anfibios actuales

y están especializados para la locomoción a saltos.

La mayoría de los anfibios tienen un ciclo vital bifásico que comienza con una larva acuática; esta larva sufre una metamorfosis para dar lugar a un adulto terrestre que vuelve al agua para poner los huevos. Algunas ranas, salamandras y cecilias han conseguido un desarrollo directo que omite la etapa larvaria acuática, y algunas cecilias incluso presentan viviparismo. Las salamandras son únicas entre los anfibios por presentar varias especies perennibranquiadas, que retienen la morfología larvaria durante toda su vida, eliminando por completo la fase larvaria. La con-

dición perennibranquiada es obligada en varias especies, pero en otras puede inducirse la metamorfosis a un estado terrestre mediante la desecación del hábitat acuático.

Aunque los anfibios ha desarrollado adaptaciones en la fase acuática de su ciclo, las correspondientes a su existencia terrestre son particularmente notables. El intercambio respiratorio de gases se produce a través de la piel en todos los anfibios, y se complementa en muchos de ellos mediante pulmones. Sorprendentemente, las salamandras más estrictamente terrestres carecen de pulmones, mientras que otras formas acuáticas utilizan los pulmones como su

principal mecanismo respiratorio. La vida en la tierra también requiere reforzar y rediseñar elementos esqueléticos, especialmente las costillas, las cinturas pectoral y pelviana y las extremidades. La percepción sensorial en el medio terrestre está favorecida por

transformaciones derivadas de los sistemas auditivo y visual.

A pesar de sus adaptaciones a la vida en tierra, los adultos y los huevos de todos los anfibios necesitan ambientes frescos y húmedos, si no charcas, estanques o ríos. Los hue-

vos y la piel de los adultos no tienen una protección eficaz ante condiciones de frío, calor o sequedad, lo que restringe en gran manera la radiación adaptativa de los anfibios a los ambientes con temperaturas moderadas y agua abundante.

Cuestionario

1. Comparado con el hábitat acuático, el terrestre ofrece ventajas e inconvenientes para un animal de transición de un medio a otro. Resuma cómo estas diferencias deben haber influido en la evolución inicial de los tetrápodos.
2. Describa los diferentes mecanismos respiratorios de los anfibios. ¿Qué paradoja plantean las anfibias y los pleurodonidos en relación con los pulmones y la vida terrestre?
3. La evolución de la extremidad de los tetrápodos fue uno de los mayores avances en la historia de los vertebrados. Describa la supuesta secuencia de su evolución.
4. Compare los ciclos vitales de ranas y salamandras. ¿Cuál de ellos presenta mayor variedad de cambios evolutivos a partir del ciclo bifásico ancestral?
5. Explique el significado literal del nombre gimnofiones. ¿Qué animales se incluyen en este orden de anfibios, a qué se parecen y dónde viven?
6. ¿Cuál es el significado literal de los nombres de los órdenes Caudados y Anuros? ¿Qué rasgos distinguen a los miembros de estos dos órdenes entre sí?
7. Describa la conducta reproductora de una típica salamandra de bosque.
8. ¿Cuál es la importancia de la pedomorfosis en la diversificación evolutiva de las salamandras?
9. Describa el tegumento de una rana. ¿Qué produce el color de la piel en las ranas?
10. Describa la respiración y la circulación en los anfibios.
11. Explique cómo el encéfalo anterior, medio, posterior, y las estructuras sensoriales que conciernen a cada división del encéfalo se han desarrollado para responder a los requerimientos sensoriales necesarios para la vida de los anfibios en tierra.
12. Describa brevemente la conducta reproductora de las ranas. ¿En qué hechos importantes difieren la reproducción de la rana y la salamandra?

Bibliografía

Véase también la Bibliografía general de la Parte III, p. 631.

- Blaustein, A. R., y D. B. Wake. 1995. The puzzle of declining amphibian populations. *Sci. Am.* **272**:52-57 (Apr.). *Las poblaciones de anfibios están en regresión en muchas regiones del mundo. Las causas son múltiples, pero todas ellas consecuencia de la actividad humana.*
- Conant, R., y J. T. Collins. 1991. A field guide to reptiles and amphibians, ed. 3. The Peterson Field guide series. Boston, Houghton Mifflin Company. *Versión actualizada de una popular guía de campo; con ilustraciones a color y mapas de distribución para la mayoría de las especies.*
- del Pino, E. M. 1989. Marsupial frogs. *Sci. Am.* **260**:110-118 (May.). *Varias especies de ranas tropicales incuban sus huevos sobre la espalda de la hembra, a menudo en sacos especiales, y nacen como renacuajos en fase avanzada o como ranitas completamente formadas.*
- Duellman, W. E. 1992. Reproductive strategies of frogs. *Sci. Am.* **267**:80-87 (July). *Muchas ranas han desarrollado estrategias reproductoras que han permitido la invasión del medio terrestre.*
- Duellman, W. E., y L. R. Trueb. 1986. Biology of amphibians. New York, McGraw-Hill Book Company. *El libro es una importante y completa fuente de información sobre los anfibios, con extensas referencias e ilustraciones.*
- Gibbons, W. 1983. Their blood runs cold: adventures with reptiles and amphibians. University, Alabama, University of Alabama Press. *Delicioso compendio de las experiencias personales de un herpetólogo, lleno de amenas historias y sucesos interesantes.*
- Halliday, T. T., y K. Adler (eds). 1986. The encyclopedia of reptiles and amphibians. New York, Facts on File, Inc. *Un excelente trabajo de referencia, con ilustraciones de alta calidad.*
- Hanken, J. 1989. Development and evolution in amphibians. *Am. Sci.* **77**:336-343 (July-Aug.). *Explica cómo se ha producido la diversidad morfológica de los anfibios a través de modificaciones en el desarrollo.*
- Lewis, S. 1989. Cane toads: an unnatural history. New York, Dolphin/Doubleday. *Basado en un interesante y divertido documental del mismo título que describe la introducción de ranas de los cañaverales en Queensland, Australia, con las inesperadas consecuencias de su explosión demográfica. «Si el National Geographic contratara a Monty Python, el resultado sería Cane Toads.»*
- Moffett, M. W. 1995. Poison-dart frogs: lurid and lethal. *National Geographic* **187**(5):98-111 (May.). *Ensayo fotográfico de ranas que pueden ser letales incluso sólo con tocarlas.*
- Narins, P. M. 1995. Frog communication. *Sci. Am.* **273**:78-83 (Aug.). *Las ranas emplean diversas estrategias para oír y ser oídas entre la cacofonía coral de sus congéneres.*

29

Los reptiles

*Filo Cordados**Clase Reptiles***Una charca en miniatura**

Los anfibios, con sus patas bien desarrolladas, sus sistemas sensorial y respiratorio rediseñados, y las modificaciones del esqueleto postcraneal para soportar el cuerpo en el aire, habían realizado una notable conquista de la tierra. Pero sus huevos sin cáscara y sus larvas con branquias obligaban a un desarrollo torzosamente acuático. El linaje que comprende a los reptiles, las aves y los mamíferos produjo un huevo que podía mantenerse en tierra. Este huevo con cáscara, quizás más que cualquier otra adaptación, independizó a los primeros reptiles del ambiente acuático al liberar el proceso del desarrollo de sus etapas en el agua o en ambientes extremadamente húmedos. En realidad, estas etapas «en la charca» no se eliminaron, sino que quedaron relegadas al interior de una serie de membranas extraembrionarias que proporcionaban un soporte perfecto para el desarrollo. Una membrana, el amnios, encierra una cavidad llena de líquido (la «charca») en la que flota el

embrión. Otro saco membranoso, el alantoides, sirve tanto como superficie respiratoria como de almacén de residuos nitrogenados. Rodeando a ambas hay una tercera membrana, el corion, a través de la cual pueden circular libremente el oxígeno y el dióxido de carbono. Por último, y alrededor de todo el conjunto, hay una cáscara protectora, coriácea y porosa.

Cortado el último lazo con la respiración acuática, la conquista del medio terrestre por los vertebrados estaba asegurada. Los primitivos tetrápodos del Paleozoico, que desarrollaron este patrón reproductor, fueron los antecesores de un conjunto monofilético denominado los Amniotas, bautizados así por el nombre de la más interna de las tres membranas extraembrionarias, el amnios. Antes del final de la era paleozoica, los amniotas se habían diversificado en múltiples líneas que dieron lugar a todos los grupos de reptiles, a las aves y a los mamíferos. ■

POSICIÓN EN EL REINO ANIMAL

Los reptiles modernos comprenden dos de las tres líneas de vertebrados amniotas que se originaron a partir de primitivos tetrápodos semejantes a anfibios, a finales de la era paleozoica. Estos dos linajes son los amniotas anápsidos, representados por las tortugas, y los amniotas diápsidos, que comprenden a lagartos, serpientes, cocodrilos y tuataras. Son los supervivientes de una enorme radiación de amniotas del Mesozoico, incluidos los dinosaurios, la mayoría de los cuales se extinguieron al final de este período. Tal y como se ha definido tradicionalmente, la clase Reptiles resulta parafilética, porque excluye a las aves, que son los descendientes del antecesor común de la línea diápsida. El tercer linaje de amniotas, los sinápsidos, dio lugar a los actuales mamíferos.

Los miembros de la clase parafilética Reptiles (L. *repto*, arrastrarse) son los primeros vertebrados auténticamente terrestres. Con unas 7000 especies (aproximadamente 300 en los Estados Unidos y Canadá), que ocupan una gran variedad de hábitat terrestres y acuáticos, los reptiles son claramente un grupo abundante y diverso. Sin embargo, los reptiles son recordados más por lo que fueron en otro tiempo que por lo que son en la actualidad. La era de los reptiles, que duró 170 millones de años, vio la aparición de una gran cantidad de linajes reptilianos, formando un amplio conjunto de formas terrestres y acuáticas. Entre ellos se encontraban los dinosaurios, tanto herbívoros como carnívoros, muchos de tamaño gigantesco y de aspecto impresionante, que dominaron totalmente la vida en la Tierra. Después, durante la extinción masiva al final del Mesozoico, declinaron rápidamente. Entre los pocos grupos de reptiles que sobrevivieron a la extinción del Mesozoico se encuentran los reptiles actuales. Uno de ellos, el tuatara (*Spbenodon*) de Nueva Zelanda, es el único superviviente de un grupo cuyos componentes desaparecieron hace 100 millones de años. Sin embargo, otros, como los lagartos y serpientes, se han desarrollado desde la extinción mesozoica y han dado lugar a grupos diversos y abundantes. La com-

APORTACIONES BIOLÓGICAS

1. El **huevo amniótico con cáscara**, que evolucionó con los primeros amniotas del Paleozoico, está provisto de membranas extraembrionarias que proporcionan un completo sistema de soporte vital para el embrión. Ello permitió a los amniotas poner los huevos en tierra. En algunos reptiles vivíparos, las membranas extraembrionarias están reestructuradas para formar una placenta, que recuerda, y en cierto modo repite, la evolución de la compleja placenta de los mamíferos en el linaje de los sinápsidos.
2. Una **piel fuerte, seca y altamente queratinizada**, que protege contra la desecación y las heridas. Las escamas de los reptiles y las plumas de las aves surgen como elevaciones de la

epidermis sobre una capa dérmica nutritiva.

3. **Músculos de la mandíbula más grandes y potentes**, que permiten un cierre poderoso. Las aberturas temporales en el cráneo diápsido proporcionan el espacio para músculos temporales masivos.
4. **Fecundación interna**, en la que el espermatozoides es introducido directamente en el sistema genital femenino mediante un órgano copulador.
5. **Adaptaciones eficaces para la conservación de agua**, como el riñón metanéfrico, que excreta residuos nitrogenados en forma de ácido úrico. Tales adaptaciones permitieron a los reptiles (y a las aves) ocupar muchos hábitat terrestres.

presión de los 300 millones de años de historia de los reptiles sobre la Tierra es complicada debido a que los fenómenos de convergencia y paralelismo aparecen profusamente y a que existen grandes lagunas en el registro fósil.

ORIGEN Y RADIACIÓN ADAPTATIVA DE LOS REPTILES

Como se ha mencionado en el prólogo de este capítulo, los amniotas son un grupo monofilético que evolucionó a finales del Paleozoico. La mayoría de los paleontólogos está, de acuerdo en que los amniotas surgieron a partir de un grupo de tetrápodos semejantes a los anfibios al principio del período Carbonífero del Paleozoico. A finales del Carbonífero, los amniotas se dividieron en tres linajes. El primero de ellos, los **anápsidos** (G. *an*, sin + *apsis*, arco) se caracterizaron por un cráneo sin abertura temporal detrás de las órbitas, es decir, que tras los *ojos* el cráneo estaba completamente «techado» con hueso dérmico (Figura 29-2). Este grupo está representado en la actualidad solamente por las tortugas. Su morfología es una extraña mezcla de rasgos primitivos y especializados que ha permanecido casi sin cambios desde que las tortugas aparecieron por primera vez en el registro

fósil en el Triásico, hace unos 200 millones de años.

El segundo linaje, los **diápsidos** (G. *di*, doble + *apsis*, arco), dio lugar al resto de los órdenes de reptiles y a las aves (Figura 29-1). El cráneo diápsido estaba caracterizado por la presencia de dos aberturas temporales: un par situado en las mejillas y un segundo par localizado sobre este último y separado de él por un arco óseo (Figura 29-2). Aparecieron tres subgrupos de diápsidos. Los **lepidosaurios**, que comprenden a los extintos ictiosaurios marinos y a todos los reptiles actuales, salvo tortugas y cocodrilos. Los **arcosaurios**, más evolucionados, que incluyen a los dinosaurios y sus parientes y a los actuales cocodrilos y aves. Un tercer y más pequeño grupo, los **sauropterigios**, comprendía varios grupos acuáticos extintos, los más llamativos de los cuales eran los grandes plesiosaurios, de cuellos larguísimo.

Un tercer linaje es el de los **sinápsidos** (G. *syn*, juntos + *apsis*, arco), los reptiles mamíferoides. El cráneo sinápsido presenta un único par de aberturas temporales situadas en las mejillas y bordeadas por un arco óseo (Figura 29-2). Los sinápsidos fueron el primer grupo de amniotas en diversificarse, dando lugar primero a los pelicosaurios, después a los terápsidos y, por último, a los mamíferos (Figura 29-1).

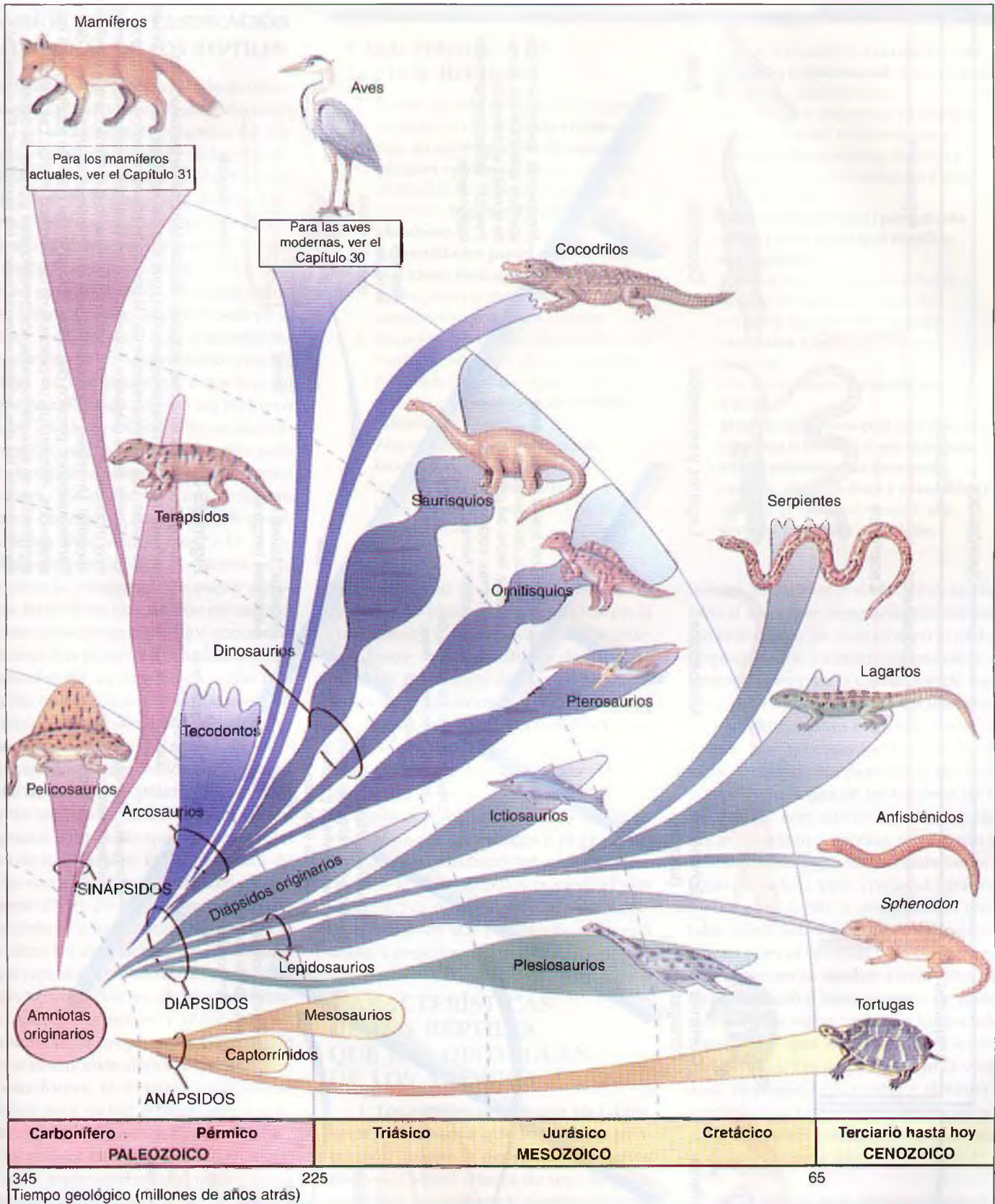


Figura 29-1

Evolución de los amniotas. La transición de los antecesores anfibios a los primeros amniotas se llevó a cabo por la evolución de un huevo amniótico que hizo posible la vida en la tierra, aunque este huevo pudo haberse desarrollado antes de que los primeros amniotas se aventuraran en tierra firme. El conjunto de los amniotas, que incluye a reptiles, aves y mamíferos, evolucionó a partir de una línea de formas pequeñas, parecidas a lagartos, conocida como Captorrinidos, que retenía los rasgos del cráneo de los anfibios. Éste fue el linaje anápsido que condujo a las tortugas. Los primeros en separarse del grupo primitivo fueron los reptiles mamiferoides, caracterizados por un tipo de cráneo denominado sinápsido. Los restantes amniotas, incluidas las aves y todos los reptiles en el Mesozoico, pueden haberse producido parcialmente por la creciente variedad de hábitat ecológicos que pudieron ocupar.

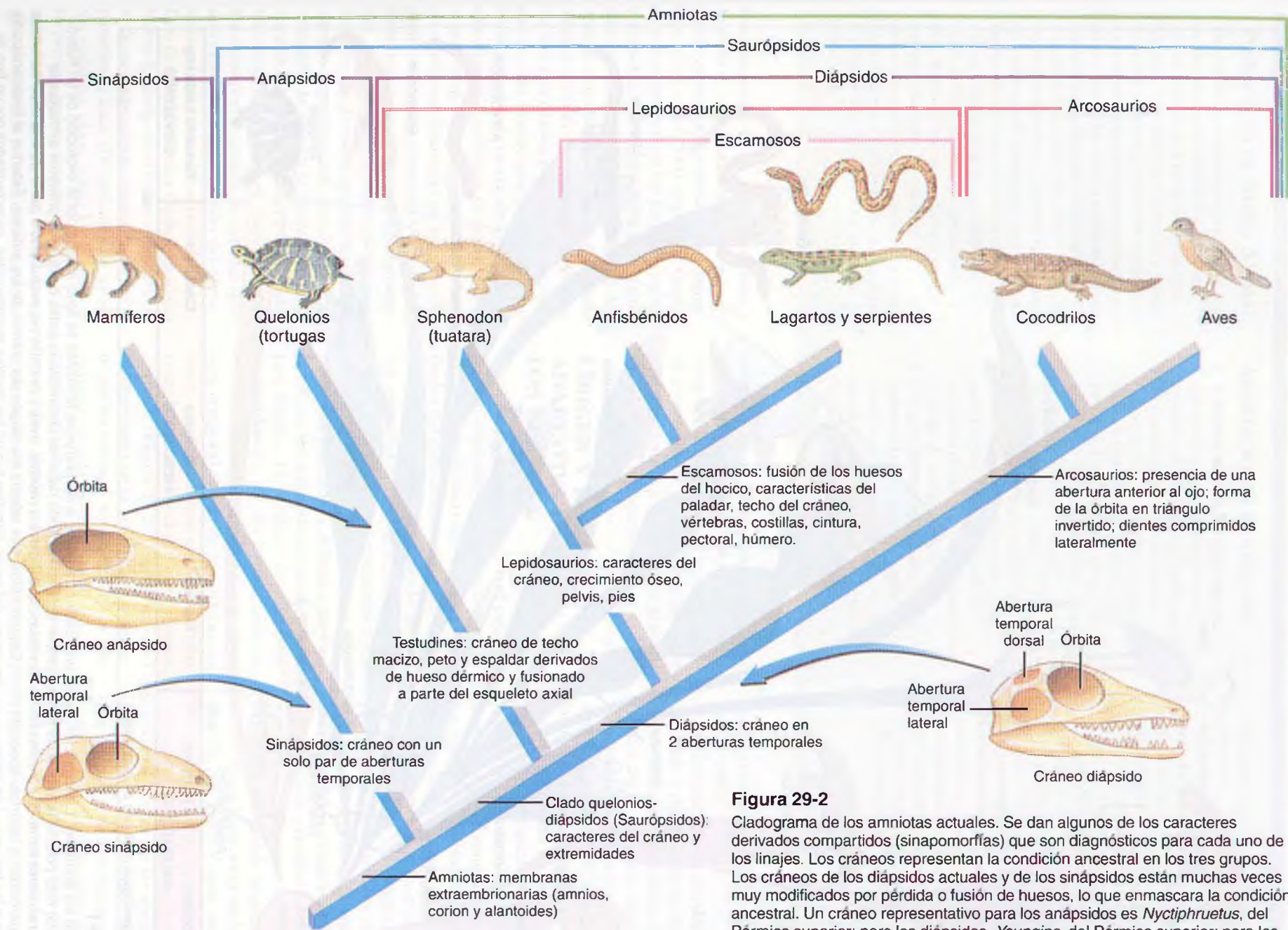


Figura 29-2

Cladograma de los amniotas actuales. Se dan algunos de los caracteres derivados compartidos (sinapomorfias) que son diagnósticos para cada uno de los linajes. Los cráneos representan la condición ancestral en los tres grupos. Los cráneos de los diápsidos actuales y de los sinápsidos están muchas veces muy modificados por pérdida o fusión de huesos, lo que enmascara la condición ancestral. Un cráneo representativo para los anápsidos es *Nyctiphruetus*, del Pérmico superior; para los diápsidos, *Youngina*, del Pérmico superior; para los sinápsidos, *Aerosaurus*, un pelicosaurio del Pérmico inferior. Las relaciones expresadas en este cladograma son provisionales y objeto de debate, especialmente las que existen entre las aves y los mamíferos. En contra del punto de vista expresado aquí, según el cual los mamíferos son el grupo externo, algunos autores defienden una relación de aves y mamíferos como grupos hermanos, para lo que se basan en diversas pruebas musculares y fisiológicas.

CAMBIOS EN LA CLASIFICACIÓN TRADICIONAL DE LOS REPTILES

Con el uso, cada vez mayor, de la metodología cladista en zoología y su insistencia en la disposición jerárquica de grupos monofiléticos (p. 203), se han hecho importantes cambios en la clasificación tradicional de los reptiles. Aunque los reptiles comparten un antecesor común, la clase Reptiles no es considerada ya por los cladistas como un taxón válido, porque no es monofilética. Definida como hasta ahora, la clase Reptiles excluye al resto de los amniotas (aves y mamíferos) que comparten un origen común con los reptiles. En consecuencia, éstos son un grupo **parafilético** porque no incluyen a todos los descendientes de su antecesor común más reciente. Los reptiles pueden identificarse solamente como amniotas que no son ni aves ni mamíferos. Esto aparece claramente en el árbol filogenético de los amniotas (Figura 29-1).

Un ejemplo de este problema es la ascendencia compartida de aves y cocodrilos. Basándose únicamente en caracteres derivados compartidos, los cocodrilos y las aves son grupos hermanos; es decir, descienden de un antecesor común más reciente que cualquier otro que compartan con otro linaje de reptiles actuales. Por tanto, los cocodrilos y las aves pertenecen a un grupo monofilético independiente de los otros reptiles, y de acuerdo con las reglas del cladismo, deben ser asignados a un clado que los separe del resto de los reptiles. Este clado está de hecho reconocido: son los Arcosaurios (Figuras 29-1 y 29-2), un grupo que también incluye a los extintos dinosaurios. Por tanto, las aves deben ser clasificadas como reptiles. Los arcosaurios, más su grupo hermano los lepidosaurios (tuataras, lagartos, serpientes y anfibios), constituyen un grupo monofilético que ciertos taxónomos denominan Reptiles. De esta forma, el término «reptiles» se redefine para incluir a las aves, en contraste con su uso tradicional. Sin embargo, los taxónomos evolutivos arguyen que las aves representan una nueva zona adaptativa y un nuevo grado de organización, mientras que los cocodrilos permanecen en la zona y grado generales de los reptiles. Según este punto de vista, se reconoce la novedad morfológica y ecológica que suponen las aves mediante el

CARACTERÍSTICAS DE LA CLASE REPTILES

1. Forma variable, compacta en algunos, alargada en otros; **cuerpo cubierto con un exoesqueleto de escamas córneas epidérmicas**, a veces con el añadido de algunas placas óseas dérmicas; **tegumento con pocas glándulas**.
2. **Extremidades pares, normalmente con cinco dedos**, y adaptadas para trepar, correr o nadar; faltan en las serpientes y en algunos lagartos.
3. Esqueleto bien osificado; costillas con esternón (no existe en las serpientes) formando una caja o «jaula» torácica completa; **cráneo con un cóndilo occipital**.
4. Respiración por pulmones; **sin branquias**; cloaca utilizada por algunos para respirar; arcos branquiales durante el desarrollo embrionario.

5. Corazón tricameral; **cocodrilos con corazón tetracameral**; normalmente un par de arcos aórticos. Circulaciones pulmonar y sistémica funcionalmente independientes.
6. **Ectotérmicos**; algunos lagartos y serpientes con termorregulación de tipo etológico.
7. **Riñón metanéfrico (par)**; **ácido úrico como principal residuo nitrogenado**.
8. Sistema nervioso con los lóbulos ópticos en la región dorsal del encéfalo; **12 pares de nervios craneales** además del nervio terminal.
9. Sexos separados; **fecundación interna**.
10. **Huevos cubiertos con una cáscara calcárea o coriácea; membranas extraembrionarias (amnios, corion, saco vitelino y alantoides)** durante la vida embrionaria; **sin estados larvarios acuáticos**.

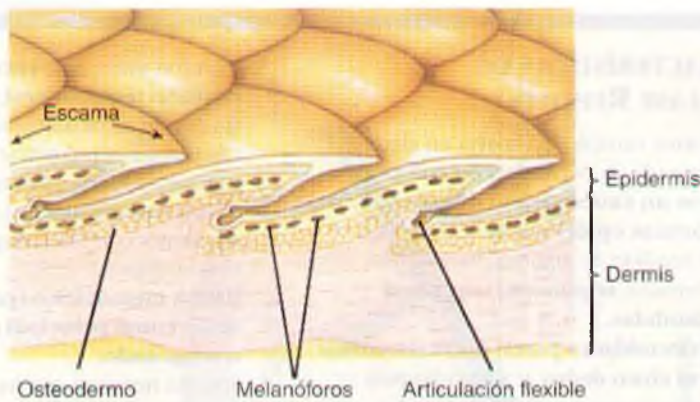
mantenimiento de la clasificación tradicional, que sitúa a los cocodrilos en la clase Reptiles y a las aves en su clase independiente. Tales conflictos de opinión entre los defensores de las dos principales escuelas taxonómicas (el cladismo y la taxonomía evolutiva) ha tenido el saludable efecto de forzar a los zoólogos a reconsiderar sus puntos de vista sobre la genealogía de los amniotas, y sobre cómo las clasificaciones de los vertebrados deberían reflejar la genealogía y el grado de divergencia. En nuestro tratamiento, retenemos la clase Reptiles porque es aún una práctica muy extendida, pero hacemos énfasis en que esta clasificación está sujeta a importantes revisiones.

CARACTERÍSTICAS DE LOS REPTILES QUE LOS DISTINGUEN DE LOS ANFIBIOS

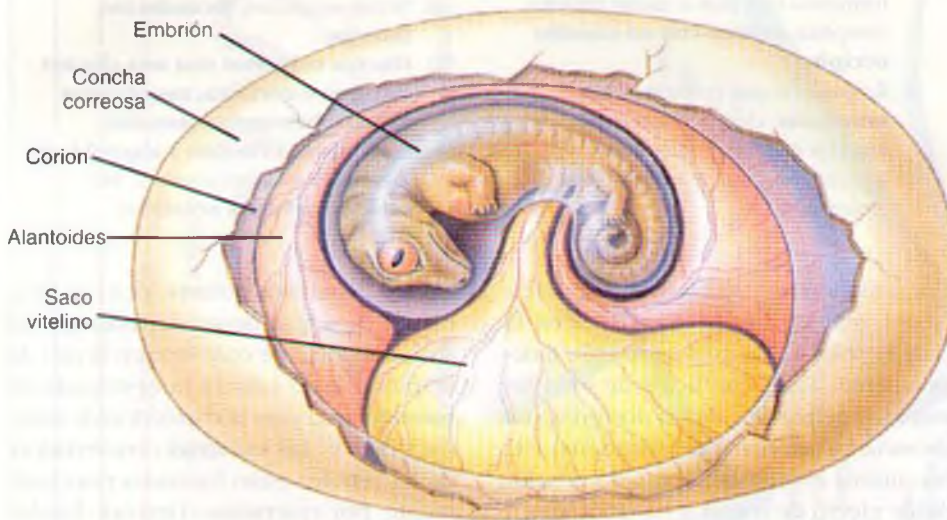
1. Los reptiles tienen una piel dura, seca y escamosa que les ofrece protección contra la desecación y daños físicos. La piel consta de una delgada epidermis, que se muda periódicamente, y una **dermis** (Figura 29-3) bien desarrollada y mucho más gruesa. La dermis está provista de **chromatóforos**, las células portadoras de pigmentos que proporcionan a muchos lagartos y serpien-

tes sus llamativos colores, pero es también la capa que, desgraciadamente para sus portadores, se convierte en la piel de serpiente o de caimán tan estimada en marroquinería para la confección de zapatos y bolsos. Las **escamas** características de los reptiles están formadas principalmente por queratina. Derivan fundamentalmente de la epidermis y, por tanto, no son homólogas de las escamas de los peces, que son estructuras óseas y dérmicas. En algunos reptiles, tales como los caimanes, las escamas permanecen a lo largo de toda la vida, creciendo gradualmente para suplir el desgaste. En otros, tales como las serpientes y los lagartos, crecen nuevas escamas bajo las antiguas, que entonces se mudan a intervalos. Las tortugas añaden nuevas capas de queratina bajo las viejas capas de los escudos aplanados, que son también escamas modificadas. Las serpientes dan la vuelta a su vieja piel (epidermis y dermis) al mudarla. Los lagartos no hacen esto y la camisa mudada puede quedar casi intacta o desgarrarse a jirones.

2. El huevo con cáscara (amniótico) de los reptiles contiene alimento y membranas protectoras que permiten el desarrollo embrionario en tierra seca. Los reptiles ponen sus huevos sobre la tierra, en lugares protegidos.

**Figura 29-3**

Sección de la piel de un reptil, con las escamas epidérmicas solapadas.

**Figura 29-4**

Huevo amniótico. El embrión se desarrolla dentro del amnios y está rodeado por el líquido amniótico. El alimento procede del vitelo del saco vitelino y los desechos metabólicos se depositan en el alantoides. Conforme avanza el desarrollo, el alantoides se fusiona con el corion, una membrana adosada a la cara interna de la cáscara del huevo; ambas membranas están irrigadas por vasos sanguíneos que realizan el intercambio de oxígeno y dióxido de carbono a través de la cáscara porosa. Como este huevo es un sistema cerrado y autosuficiente, a menudo se califica de huevo «cleidoico» (G. *kleidoun*, encerrado).

Los jóvenes nacen como individuos pulmonados más que como larvas acuáticas. La aparición del huevo con cáscara (Figura 29-4) marca una gran separación entre los anfibios y los reptiles y, probablemente, más que ninguna otra adaptación, contribuyó al declinar de los anfibios y al ascenso de los reptiles.

3. Las mandíbulas de los reptiles están eficazmente diseñadas para aplicar una fuerza de trituración sobre sus presas. Las mandíbulas de los peces y de los anfibios están diseñadas para cerrar rápidamente la boca, pero una vez que la presa es capturada, sólo pueden aplicar una ligera fuerza estática. Los músculos de

las mandíbulas de los reptiles son más anchos, más largos y de mejor disposición para proporcionar una ventaja mecánica.

4. Los reptiles tienen algún tipo de órgano copulador que permite la fecundación interna, que es un requisito obvio para un huevo con cáscara, ya que el esperma debe alcanzar al huevo antes de que éste sea protegido. El esperma de los testículos pares es transportado por los vasos deferentes hasta el órgano copulador, que es una evaginación de la pared de la cloaca. El sistema femenino consta de un par de ovarios y unos oviductos. Las paredes glandulares de los oviductos segregan la albúmina (fuente de aminoácidos,

minerales y agua para el embrión) y la cáscara para los grandes huevos.

5. Los reptiles tienen un sistema circulatorio más efectivo y una presión sanguínea más alta que los anfibios. En todos los reptiles, la aurícula derecha, que recibe sangre no oxigenada del cuerpo, está separada de la aurícula izquierda, que recibe sangre oxigenada de los pulmones. En los cocodrilos existen dos ventrículos también completamente separados (Figura 29-5); en los restantes reptiles, los ventrículos están separados sólo de forma incompleta. Los cocodrilos son, por tanto, los primeros vertebrados con un corazón cuatripartito. Incluso en los reptiles con separación incompleta de los ventrículos, los patrones de flujo dentro del corazón evitan la mezcla de sangre pulmonar (oxigenada) y sistémica (no oxigenada); todos los reptiles, por tanto, tienen dos circulaciones funcionalmente independientes.

6. Los pulmones de los reptiles están mejor desarrollados que los de los anfibios. Los reptiles dependen casi exclusivamente de los pulmones para el intercambio gaseoso, suplementados por una respiración parcial a través de una membrana faríngea en varias tortugas acuáticas. A diferencia de los anfibios, que fuerzan la entrada de aire en los pulmones con los músculos de la boca, en los reptiles el aire es absorbido dentro de los pulmones por ensanchamiento de la cavidad pleural, que se produce por expansión de la caja torácica (lagartos y serpientes) o por movimientos de los órganos internos (tortugas y cocodrilos). La respiración cutánea, tan importante en la mayoría de los anfibios, ha sido completamente desechada por los reptiles.

7. Los reptiles han desarrollado eficaces estrategias para evitar la pérdida de agua. Aunque el riñón de los reptiles es un metanefros avanzado, con su propio conducto de salida (uréter), carece de las asas de Henle del metanefros más perfeccionado de los mamíferos, y por tanto es incapaz de producir una orina más concentrada que su propio fluido corporal. En vez de ello, muchos reptiles tienen glándulas de la sal situadas cerca de las narinas o de los ojos (en la lengua en los cocodrilos marinos), que producen un fluido salino fuertemente hiperosmótico con respecto a los líquidos corporales. Los residuos nitrogena-

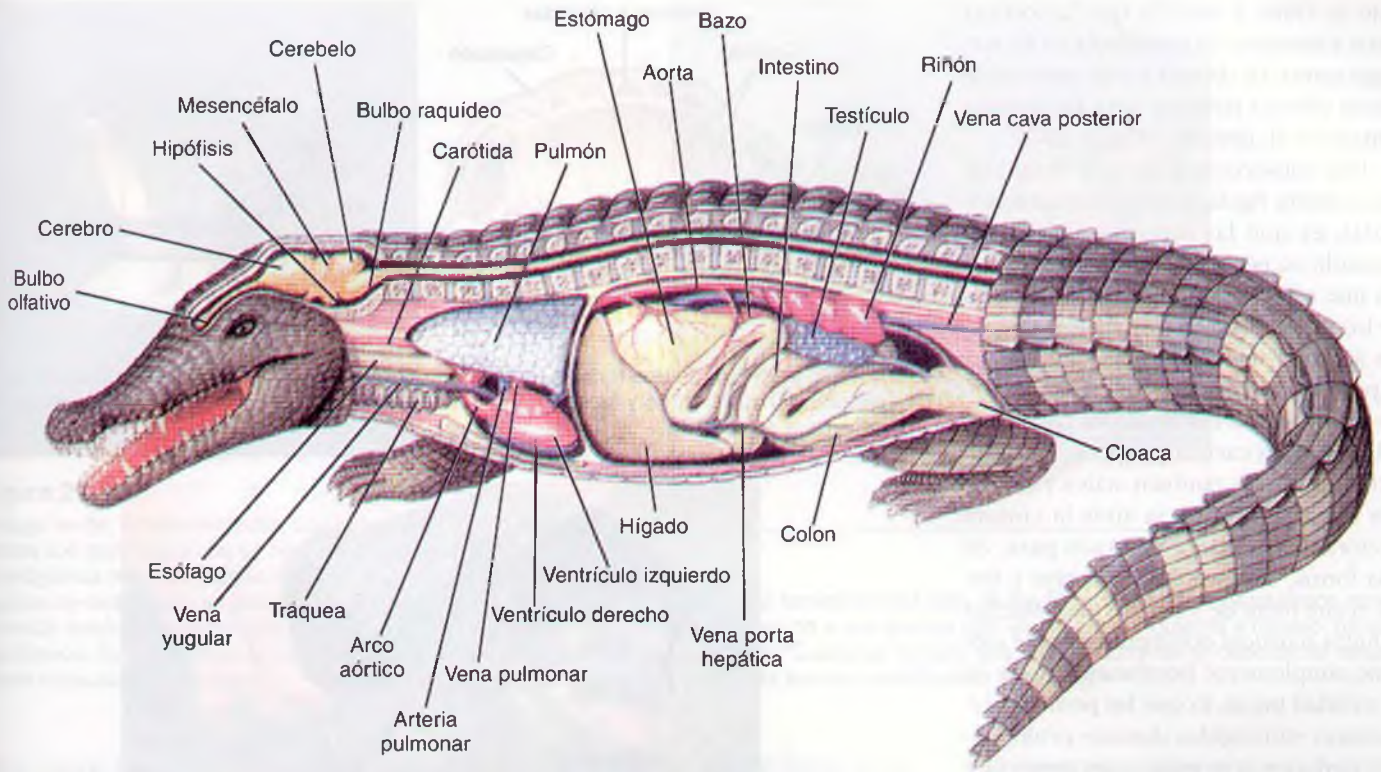


Figura 29-5
Estructura interna de un cocodrilo macho.

dos son expulsados como ácido úrico, en vez de como urea o amoníaco. El ácido úrico tiene una solubilidad muy baja y precipita fácilmente, permitiendo conservar la valiosa agua; la orina de muchos reptiles es una pasta semisólida.

8. Todos los reptiles, excepto las formas ápodas, tienen su soporte corporal mejor desarrollado que los anfibios, y unas extremidades más eficazmente diseñadas para desplazamiento sobre tierra. A pesar de ello, la mayoría de los reptiles modernos caminan con sus patas dirigidas hacia fuera y con el vientre cerca del suelo. Sin embargo, la mayoría de los dinosaurios (y algunos lagartos actuales) andaban sobre patas erguidas por debajo del cuerpo, la mejor disposición para un desplazamiento rápido y para soportar el peso del cuerpo. Muchos dinosaurios caminaban únicamente apoyándose sobre sus poderosas extremidades posteriores.

9. El sistema nervioso reptiliano es considerablemente más avanzado que el anfibio. Aunque el encéfalo de los reptiles es pequeño, el cerebro ha aumentado de tamaño en relación con el resto del encéfalo. Los cocodrilos tienen la primera corteza cerebral verdadera (neopallio).

Las conexiones del sistema nervioso central están más evolucionadas y permiten tipos de comportamiento desconocidos en los anfibios. Con la excepción del oído, los órganos sensoriales están en general bien desarrollados. El órgano de Jacobson, una cámara olfatoria especial que aparece en muchos tetrápodos, está particularmente bien desarrollado en serpientes y en lagartos. La lengua lleva los olores hasta este órgano.

CARACTERÍSTICAS Y MODOS DE VIDA DE LOS ÓRDENES DE REPTILES

REPTILES ANÁPSIDOS: SUBCLASE ANÁPSIDOS

Orden Testudines (Quelonios): tortugas

Las tortugas descienden de uno de los linajes anápsidos más antiguos, probablemente relacionado con los procolofónidos de finales del Pérmico, pero las tortugas como tales no aparecen en el registro fósil hasta el Triásico superior, hace unos 200 millones de años. Desde entonces, las tortugas han llegado hasta

nuestros días con muy pocos cambios en su morfología primitiva. Están cubiertas por una coraza que consta de un **caparazón** dorsal, llamado **espaldar**, y un **plastrón** ventral (F. placa del pecho). Torpes como parecen ser dentro de sus corazas protectoras, son de todas formas un grupo variado y muy próspero, que parece haberse acomodado bien a la presencia humana. La coraza es parte tan propia del animal que en ella quedan incluidas las vértebras torácicas y las costillas (Figura 29-6). Está compuesta por dos capas: una externa, córnea, de queratina, y otra interna, de hueso. Nuevas capas de queratina se van sucediendo

Los términos «tortuga» y «galápagos» designan de forma variada a distintos miembros de los quelonios aunque el uso más general aplica «tortuga» para las formas terrestres y reserva «galápagos» para los quelonios acuáticos. Más confuso es el caso del inglés, con tres términos («turtle», «tortoise» y «terrapin») para designar a estos animales, que además se aplican de forma opuesta en Norteamérica y las islas británicas.

bajo la vieja, a medida que la tortuga crece y envejece. La mandíbula de las tortugas carece de dientes y está provista de placas córneas robustas para aprehender y masticar el alimento (Figura 29-7).

Una consecuencia de vivir dentro de una cubierta rígida, con las costillas fusionadas, es que las tortugas no pueden expandir su pecho para respirar, problema que solucionaron utilizando algunos de los músculos abdominales y pectorales a modo de «diafragma». El aire es impulsado al contraer los músculos de los flancos de las extremidades para hacer más grande la cavidad corporal. La exhalación de aire es también activa y se realiza desplazando hacia atrás la cintura pectoral dentro del caparazón para, de esta forma, comprimir las vísceras y forzar el aire fuera de los pulmones. Muchas tortugas acuáticas obtienen suficiente oxígeno simplemente bombeando agua en su cavidad bucal, lo que les permite permanecer sumergidas durante prolongados períodos si se mantienen inmóviles. Cuando están activas deben respirar por sus pulmones con mayor frecuencia.

El encéfalo de una tortuga, como el de otros reptiles, es pequeño, nunca excede del 1% del peso corporal. El cerebro, sin embargo, es mayor que el de un anfibio, por lo que son capaces de aprenderse los trucos de un laberinto casi tan rápidamente como las ratas. Las tortugas tienen tanto oído medio como interno, pero su percepción de sonidos es pobre. No es raro, por tanto, que sean prácticamente mudas, aunque muchas tortugas emiten algunos sonidos como gruñidos durante el apareamiento (Figura 29-8). Para compensar la poca audición, las tortugas poseen un buen sentido del olfato, visión aguda y una percepción de los colores tan buena como la de los seres humanos.

Las tortugas son ovíparas, con fecundación interna, e incluso las formas marinas entierran sus huevos amnióticos en la tierra. Normalmente se molestan bastante en la construcción de los nidos, pero, una vez que los huevos han sido depositados y cubiertos, la hembra los abandona. Una característica curiosa de la reproducción de las tortugas es que en ciertas familias, como en todos los cocodrilos y algunos lagartos, la temperatura del nido determina el sexo de las crías. En las tortugas, las bajas temperaturas durante la incubación producen machos, mientras que, con más

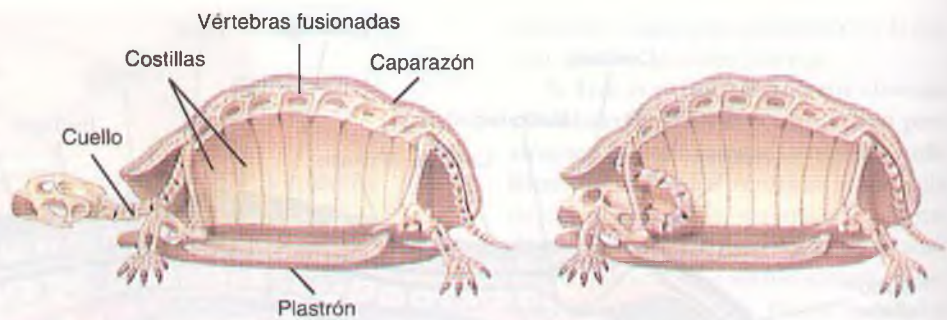


Figura 29-6
Esqueleto y concha de una tortuga, que muestra la fusión de vértebras y costillas con el caparazón. El cuello largo y flexible permite a la tortuga recoger la cabeza dentro de la concha para protegerse.



Figura 29-7
Tortuga mordedora *Chelydra serpentina*, mostrando la ausencia de dientes. En su lugar, los extremos de la mandíbula están cubiertos por una placa córnea.



Figura 29-8
Tortugas de las Galápagos apareándose. El macho tiene un plastrón cóncavo que se adapta al caparazón muy convexo de la hembra, lo que les confiere estabilidad durante el apareamiento. Los machos emiten un sonido ronco durante el apareamiento, el único momento conocido en que vocalizan.

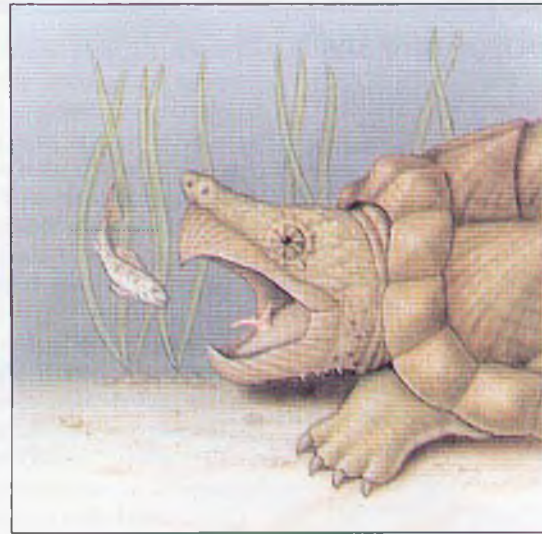
**Figura 29-9**

Tortuga verde, *Chelonia mydas*. Las tortugas verdes son herbívoros que se alimentan de fanerógamas marinas y algas. Las tortugas marinas se distribuyen ampliamente por los océanos, volviendo a tierra sólo para poner sus huevos. Se encuentran en todos los mares tropicales y templados.

calor, nacen hembras. Todos estos reptiles dependientes de la temperatura carecen de cromosomas sexuales.

Las grandes tortugas marinas, al flotar en un medio de mayor densidad, pueden alcanzar dos metros de longitud y pesar 725 kg. Una de éstas es la tortuga coriácea, también llamada tortuga laúd. La tortuga verde, llamada así debido a la grasa verdusca que tiene su cuerpo, puede superar 360 kg, aunque la mayor parte de los individuos de esta especie, de interés económico y altamente explotada, rara vez llega a alcanzar suficientes años como para llegar a estos tamaños. Algunas grandes tortugas de tierra pueden pesar varios cientos de kilogramos, como las gigantes de las Galápagos, que tanto intriguaron a Darwin durante su visita a las islas en 1835. La mayor parte de las tortugas terrestres son bastantes lentas; una hora de marcha rápida desplaza a una de estas grandes tortugas de las Galápagos aproximadamente unos 300 metros. Su bajo metabolismo probablemente explica su longevidad, ya que algunas se piensa que llegan a sobrepasar los 150 años.

El caparazón, como las armaduras medievales, ofrece ventajas obvias. La cabeza y los apéndices se pueden recoger dentro de él para protegerse. Las fami-
liares tortugas caja (*Terrapene carolina*) tienen un plastrón articulado, formando dos partes móviles que pueden ser ple-

**Figura 29-10**

Tortuga caimán *Macroclemys temminckii* del este de los Estados Unidos; permanece inmóvil, con la boca abierta, atrayendo a sus presas con un saliente ondulante y rosado, parecido a un gusano, de su lengua. Cualquier incauto que intente comerse el cebo se ve instantáneamente capturado por las fuertes mandíbulas.

gadas contra el espaldar, tan fuertemente que no se puede meter ni la hoja de un cuchillo entre las mismas placas del caparazón. Algunas tortugas, como las mordedoras del oeste de los Estados Unidos (*Chelydra serpentina*), tienen caparazones reducidos, de tal manera que el retirar la cabeza y las extremidades a fin de protegerse es totalmente imposible; pero, sin embargo, tienen otro tipo de defensa temible (Figura 29-7) como indica su nombre. Son totalmente carnívoras, devoran peces, ranas, aves acuáticas y prácticamente cualquier cosa que se ponga al alcance de sus poderosas mandíbulas. La tortuga caimán atrae a los peces despistados dentro de su boca con un «cebo» carnoso formado por su lengua (Figura 29-10). Las tortugas mordedoras son totalmente acuáticas y únicamente se acercan a la costa para poner sus huevos.

REPTILES DIÁPSIDOS: SUBCLASE DIÁPSIDOS

Los reptiles diápsidos, es decir, los reptiles cuyo cráneo tiene dos aberturas temporales (Figura 29-2) se clasifican en tres líneas (superórdenes; ver la Clasificación de los amniotas y los reptiles actuales en la p. 571). Dos de ellos tienen representantes actuales: el superorden Lepidosaurios, que comprende a lagartos, serpientes, culebrillas ciegas y *Sphenodon*;

y el superorden Arcosaurios, representado por los cocodrilos.

Orden Escamosos: lagartos, serpientes y culebrillas ciegas

Los lagartos y las serpientes del orden Escamosos son los productos más recientes de la evolución de los diápsidos, y comprenden aproximadamente el 95% de todos los reptiles actuales. Los lagartos aparecen en el registro fósil ya en el Pérmico, pero no comenzaron su radiación adaptativa hasta el Cretácico, cuando los grandes dinosaurios estaban en el cenit de su existencia. Las serpientes aparecieron a finales del Cretácico, probablemente a partir de un grupo de lagartos cuyos descendientes incluyen al monstruo de Gila y los varanos. Dos adaptaciones, en particular, caracterizan a todas las serpientes: el alargamiento extremo del cuerpo, con el consecuente desplazamiento y reorganización de los órganos internos, y la posibilidad de tragar presas grandes. Los anfisbenios (culebrillas ciegas), que aparecen por primera vez en el registro fósil de principios de la era Cenozoica, tienen especializaciones estructurales relacionadas fundamentalmente con sus hábitos excavadores.

Los cráneos diápsidos de los escamosos están modificados desde la condición diápsida ancestral por la pérdida del hueso dérmico ventral y posterior a la abertura

EL MUNDO MESOZOICO DE LOS DINOSAURIOS

Cuando en 1841 el anatomista inglés Richard Owen acuñó el término *dinosaurio* («lagarto terrible») para describir a los reptiles fósiles del Mesozoico, sólo se conocían tres géneros de dinosaurios escasamente estudiados. Pero al sucederse rápidamente los nuevos y maravillosos descubrimientos de fósiles, en 1887 los zoólogos ya eran capaces de distinguir dos grupos de dinosaurios basándose en las diferencias estructurales de sus cinturas pelvianas. Los Saurisquios («cintura de lagarto») tenían una pelvis simple, de tres ramas, con los huesos de la cadera dispuestos de forma muy parecida al resto de los reptiles. El ilion, ancho y con forma de pala, se unía a la columna vertebral mediante robustas costillas. El pubis y el isquion se extendían hacia abajo y hacia atrás, respectivamente, y los tres huesos se unían en la fosa de la cadera, una profunda abertura lateral. Los Ornitisquios («cintura de ave») tenían una pelvis en cierta manera más completa. El ilion y el isquion estaban dispuestos de la misma forma que en los saurisquios, pero el pubis de los ornitisquios era un hueso estrecho, en forma de bastón, con salientes hacia delante y hacia atrás, y adosado al isquion. Sorprendentemente, aunque la pelvis de los ornitisquios era similar a la de las aves, como sugiere su nombre, éstas pertenecen al linaje de los saurisquios.

Los dinosaurios y sus parientes actuales, las aves, son arcosaurios («primeros lagartos»), un grupo que incluye a los tecodontos (primeros arcosaurios, restringidos al Triásico), los cocodrilos y los pterosaurios (clasificación de los amniotas, p. 571). Tal y como se reconocen tradicionalmente, los dinosaurios son un grupo parafilético ya que no incluyen a las aves, que son descendientes del antecesor común de los dinosaurios.

Entre las diversas radiaciones de los arcosaurios en el Triásico surgió una estirpe de tecodontos con extremidades dirigidas por debajo del cuerpo, que producían una postura erguida. Este linaje dio lugar a los primeros dinosaurios de finales del

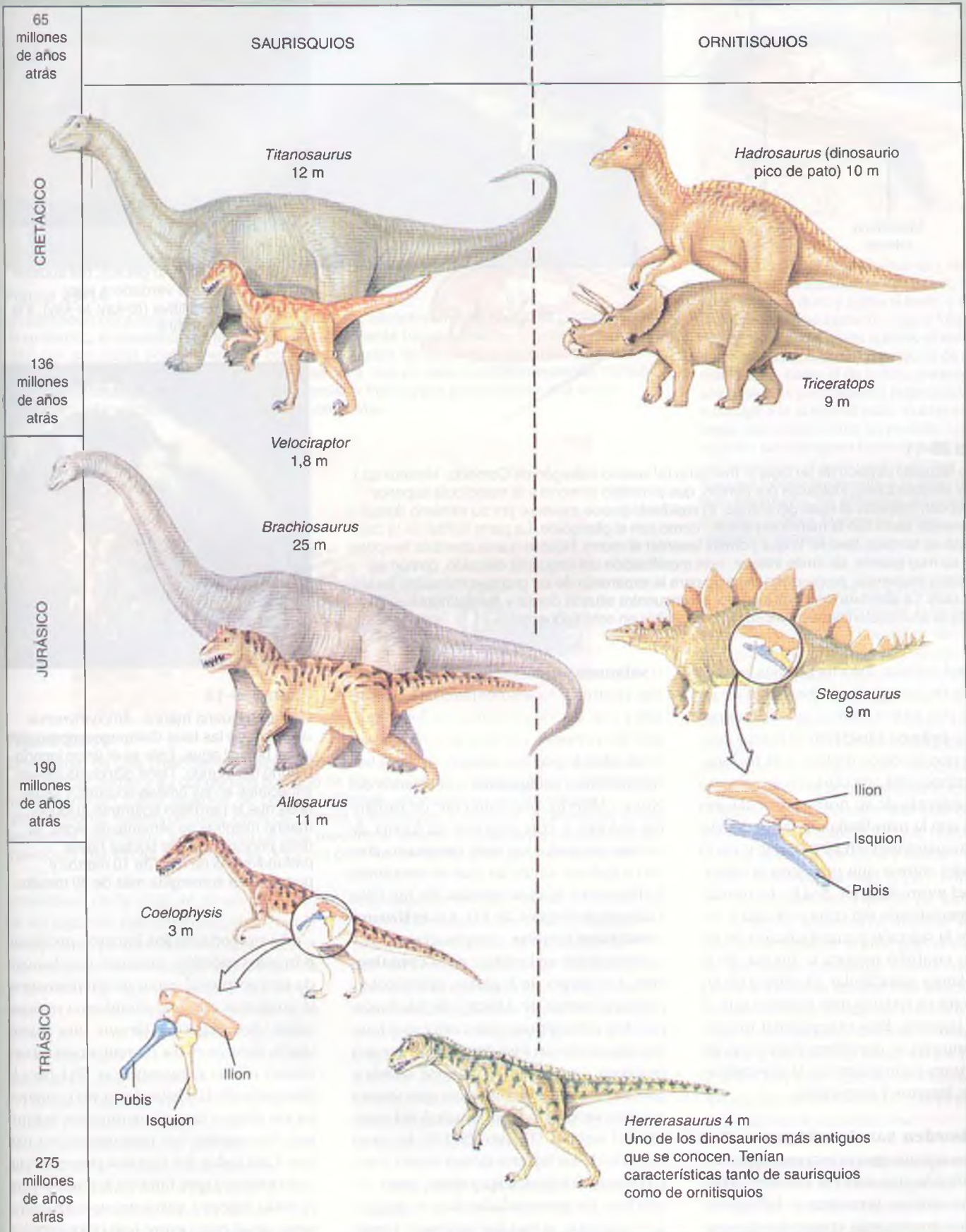
Triásico. En *Herrerasaurus*, un dinosaurio bípedo de Argentina, se observa una de las características distintivas de los dinosaurios: caminaba erguido sobre patas columnares, en vez de con las patas extendidas hacia afuera, como en los anfibios y reptiles actuales. Esta disposición permitía a las patas soportar el enorme peso del cuerpo a la vez que proporcionaba una carrera rápida y eficaz.

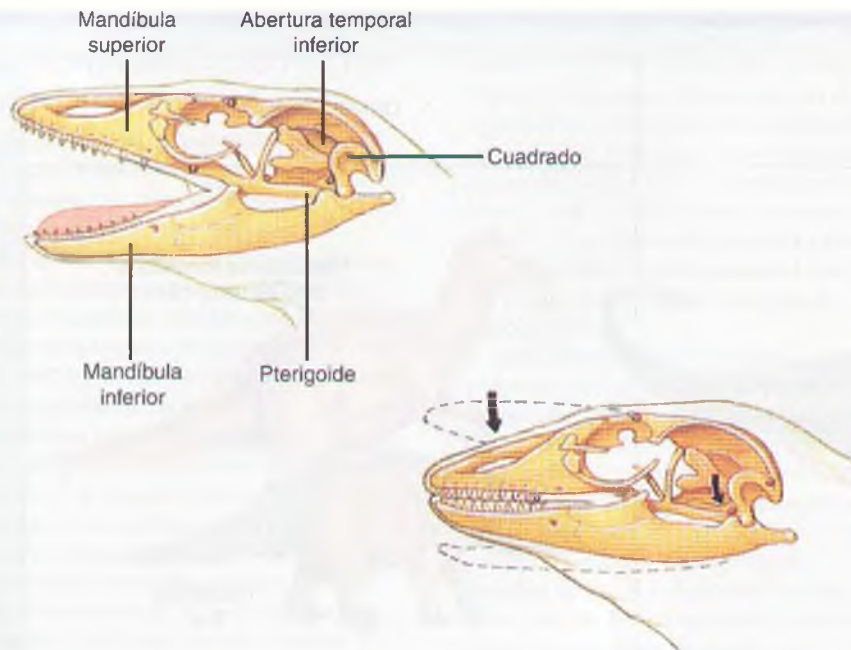
Aunque su origen es incierto, se han propuesto dos grupos de dinosaurios saurisquios de acuerdo con las diferencias en su locomoción y hábitos alimentarios: los terópodos, carnívoros y bípedos, y los saurópodos, herbívoros y cuadrúpedos (sauropodomorfos). *Coelophysis* fue un terópodo primitivo con una forma corporal típica de todos los terópodos: patas traseras poderosas con tres dedos en cada pie; cola larga y pesada como contrapeso; débiles patas delanteras para agarrar; cuello flexible y una gran cabeza con mandíbulas armadas de dientes en forma de puñal. Los grandes depredadores como *Allosaurus*, común durante el Jurásico, fueron sustituidos por carnívoros aún mayores, como *Tyrannosaurus*, que alcanzaba una longitud de 14,5 m, casi 6 m de altura y un peso de más de 7200 kg. No todos los depredadores saurisquios eran tan impresionantes; algunos eran ágiles y vivaces, como *Velociraptor* («depredador veloz»), del Cretácico superior.

Los saurisquios herbívoros, o lo que es lo mismo, los saurópodos cuadrúpedos, aparecieron a finales del Triásico. Aunque los primeros saurópodos fueron dinosaurios de tamaño pequeño o mediano, los del Jurásico y el Cretácico alcanzaron proporciones gigantescas, los mayores vertebrados terrestres que han existido nunca. *Brachiosaurus* alcanzaba los 25 m de longitud, y podría haber pesado más de 30 000 kg. Se han descubierto saurópodos incluso más grandes: *Supersaurus* media 43 m. Con largos cuellos y largas patas delanteras, los saurópodos fueron los primeros vertebrados adaptados para alimentarse de los árboles. Alcanzaron su mayor diversidad en el Jurásico y comenzaron a declinar en abundancia y variedad durante el Cretácico.

El segundo grupo de dinosaurios, los Ornitisquios, fueron todos herbívoros. Aunque de apariencia más variada que los saurisquios, incluso grotesca, los ornitisquios están relacionados por varios caracteres esqueléticos derivados que indican un origen común. El inmenso *Stegosaurus* del Jurásico, con placas en la espalda, es un ejemplo bien conocido de ornitisquios acorazados, que constituyeron dos de los cinco grupos principales de ornitisquios. Los pesados anquilosaurios, «tanques blindados» del mundo de los dinosaurios, estaban incluso aún más protegidos por placas óseas que los estegosaurios. Conforme el Jurásico dio paso al Cretácico, aparecieron varios grupos de ornitisquios no acorazados, aunque algunos exhibían unos cuernos impresionantes. El constante incremento de la diversidad de los ornitisquios en el Cretácico se produjo a la vez que el declive gradual de los saurópodos gigantes que habían florecido en el Jurásico. *Triceratops* es un representante de los dinosaurios con cuernos, comunes en el Cretácico superior. Incluso más representativos fueron los dinosaurios de pico de pato (hadrosaurios), que se cree vivieron formando grandes manadas. Muchos hadrosaurios tenían cráneos complejos, con crestas que probablemente funcionaban como cajas de resonancia para producir llamadas particulares de cada especie.

Hace sesenta y cinco millones de años, el último de los dinosaurios del Mesozoico se extinguió, dejando a las aves como único linaje superviviente de los arcosaurios. Hay pruebas, cada vez más convincentes, de que la desaparición de los dinosaurios coincidió con el impacto en la Tierra de un gran asteroide, que produjo enormes alteraciones ambientales en todo el planeta. Seguimos estando fascinados por las terroríficas criaturas, a menudo impresionantemente grandes, que dominaron la era Mesozoica durante 165 millones de años, un período incomprensiblemente largo. Hoy, inspirados por los hallazgos de fósiles y huellas de un mundo perdido, los científicos siguen reconstruyendo el rompecabezas de la aparición de los distintos grupos de dinosaurios, de su comportamiento y de su diversidad.



**Figura 29-11**

Cráneo diápsido cinético de un lagarto moderno (el varano o dragón de Comodo, *Varanus* sp.) con sus articulaciones, indicadas por puntos, que permiten al morro y la mandíbula superior moverse con respecto al resto del cráneo. El cuadrado puede moverse por su extremo dorsal, y ventralmente, tanto con la mandíbula inferior como con el pterigoide. La parte frontal de la caja craneana es también flexible, lo que permite levantar el morro. Nótese que la abertura temporal inferior es muy grande, sin límite inferior; esta modificación del esquema diápsido, común en los lagartos modernos, proporciona espacio para la expansión de los grandes músculos de las mandíbulas. La abertura temporal superior se encuentra situada dorsal y medialmente con respecto al arco postorbital-escamoso, y no es visible en este esquema.

temporal inferior. Esto ha permitido en la mayoría de los lagartos la evolución de un cráneo con articulaciones móviles, denominado **cráneo cinético**. El hueso cuadrado, que en otros reptiles está fusionado al cráneo, está articulado en su extremo dorsal además de su normal articulación ventral con la mandíbula inferior. Además, hay articulaciones en el paladar y en el techo del cráneo que permiten la elevación del morro (Figura 29-11). La movilidad especializada del cráneo facilita a los lagartos la sujeción y manipulación de las presas; también mejora la fuerza de la musculatura mandibular. El cráneo de las serpientes es todavía más cinético que el de los lagartos. Esta excepcional movilidad craneana se considera como uno de los factores principales en la diversificación de lagartos y serpientes.

Suborden Saurios: Lagartos. Los lagartos son un grupo extremadamente diversificado que incluye taxones arbóreos, acuáticos, terrestres e hipogeos. Entre los grupos más conocidos de este variado suborden se encuentran los **gecos**

o **salamanquesas** (Figura 29-10), pequeñas criaturas, fundamentalmente nocturnas y con discos adhesivos en los dedos, que les permiten caminar por superficies verticales y por los techos de muchas habitaciones; las **iguanas** son lagartos del Nuevo Mundo, normalmente de brillantes colores y con adornos en forma de crestas, pequeñas espinas, escamas o abanicos gulares, entre las que se encuentra la llamativa iguana marina de las islas Galápagos (Figura 29-13); los **eslizones** o **escincos** con sus cuerpos alargados y extremidades reducidas, y los **camaleones**, un grupo de lagartos arborícolas, principalmente de África y de Madagascar. Los camaleones son curiosas criaturas que capturan insectos con su lengua pegajosa, que puede dispararse rápida y precisamente a una distancia que supera muchas veces la propia longitud del cuerpo del animal (Figura 29-14). La gran mayoría de los lagartos tienen cuatro patas y cuerpos relativamente cortos, pero, en muchos, las extremidades han degenerado y algunos, como los luciones (Figura 29-15), son animales totalmente ápodos.

**Figura 29-12**

El geco tokay (*Gekko gecko*), del sudeste de Asia, tiene una verdadera voz, estridente y repetitiva (*to-kay, to-kay*), a la que debe su nombre.

**Figura 29-13**

Una gran iguana marina, *Amblyrhynchus cristatus*, de las Islas Galápagos, comiendo algas bajo el agua. Este es el único lagarto marino del mundo. Tiene glándulas salinas especiales en las órbitas oculares y largas uñas que le permiten agarrarse al fondo marino mientras se alimenta de algas, su dieta principal. Puede bucear hasta profundidades de más de 10 metros y permanecer sumergida más de 30 minutos.

La mayoría de los lagartos presentan párpados móviles, mientras que los ojos de una serpiente están permanentemente cubiertos con una membrana transparente. Los lagartos tienen una buena visión durante el día (la retina tiene abundantes conos y bastones; p. 741 para la discusión de la visión en color), aunque en un grupo, las salamanquesas nocturnas, únicamente hay bastones en sus retinas. Casi todos los lagartos presentan un oído externo que falta en las serpientes; el oído interno varía en su estructura, pero, igual que ocurre con otros reptiles, la audición no desempeña un papel

**Figura 29-14**

Un camaleón caza una libélula. Después de trepar cautelosamente hasta las proximidades de su blanco, el camaleón se abalanza repentinamente hacia adelante, sujetándose a una rama con sus patas posteriores y su cola. Una fracción de segundo más tarde, lanza su pegajosa y larga lengua para atrapar la presa. Los ojos de este camaleón europeo común (*Chamaeleo chamaeleon*) pueden girarse hacia el frente para proporcionar una visión binocular y una percepción de profundidad excelente.

**Figura 29-16**

El monstruo de Gila (*Heloderma suspectum*), de las regiones desérticas del sudoeste de los Estados Unidos y su congénere barbudo de México son los únicos lagartos venenosos que se conocen. Estos lagartos, de colores brillantes, considerados torpes, comen principalmente huevos de aves, crías de pájaros y mamíferos e insectos. A diferencia de las serpientes venenosas, el monstruo de Gila produce el veneno en glándulas situadas en su mandíbula inferior. La mordedura es dolorosa para los hombres, pero raramente mortal.

importante en la vida de la mayor parte de los lagartos. Las salamandras son la excepción, ya que los machos emiten fuertes voces (para marcar sus territorios e impedir la aproximación de otros machos), siendo razonable pensar que deben tener un buen sentido del oído. Otras especies vocan en comportamientos de tipo defensivo.

Muchos lagartos viven en las regiones cálidas y áridas del globo. Como su piel carece de glándulas, la pérdida de agua por esta vía se reduce sobremedida. Producen una orina semisólida con un alto contenido de ácido úrico cristalino. Ésta es una adaptación excelente para conservar agua, y se encuentra en otros grupos

aclimatados en hábitat también áridos (aves, insectos y caracoles pulmonados). Algunos, tales como el monstruo de Gila del suroeste de los Estados Unidos, almacenan grasa en sus colas, que posteriormente utilizan durante períodos de sequía para producir energía y agua metabólica (Figura 29-16). El mecanismo con el que muchos lagartos mantienen su temperatura corporal relativamente constante por termorregulación etológica se describe en el Capítulo 33 (p. 668).

Suborden Anfisbenios: culebrillas ciegas. Con el nombre común de culebrillas ciegas se designa un grupo de formas altamente especializadas e hipogeas

**Figura 29-15**

Lagarto de cristal (*Ophisaurus* sp.), del sudeste de los Estados Unidos. Este lagarto ápodo resulta duro y rígido al tacto, y tiene una cola extremadamente larga y frágil que se fractura rápidamente cuando el animal es golpeado o capturado. La mayoría de los ejemplares, como el de la foto, presentan sólo una cola parcialmente regenerada que sustituye a la auténtica cola, mucho más larga, que previamente ha perdido. Los lagartos se distinguen fácilmente de las serpientes por el surco profundo que discurre longitudinalmente a lo largo de cada lado del cuerpo. Se alimentan de gusanos, insectos, arañas, huevos de aves y pequeños reptiles.

que ni son serpientes ni son lagartos, pero que están indudablemente relacionados con estos últimos. El nombre del suborden significa literalmente «andar sobre ambos extremos», refiriéndose a su peculiar capacidad de moverse, tanto para adelante como para atrás. Tienen cuerpos alargados y cilíndricos de diámetro casi uniforme y la mayor parte carece de cualquier resto de extremidades externas (Figura 29-17). La suave piel está dividida en numerosos anillos, lo que combinado con la ausencia de ojos y oídos visibles, ambos escondidos bajo la piel, confiere a los anfisbenios un aspecto de lombrices de tierra. La apariencia, aunque superficial, es del tipo de convergencia estructural que surge a menudo cuando dos grupos que no están en absoluto relacionados ocupan hábitat similares. Los anfisbenios tienen una extensa distribución en Sudamérica y en África tropical. En los Estados Unidos hay una especie de Florida (*Rhineura floridana*), conocida con el nombre de «culebra de cementerio».

Serpientes: suborden Serpentes. Las serpientes son totalmente ápodas y carecen de las cinturas pectoral y pelviana (esta última puede persistir como un vestigio en las pitones y boas). Las numero-

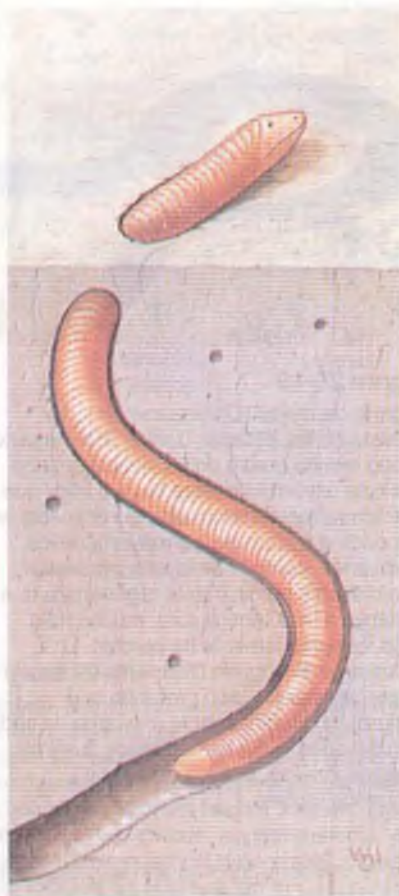


Figura 29-17

Un lagarto vermiforme del suborden Anfisbenios. Los Anfisbenios son formas excavadoras con un cráneo macizo, que usan como instrumento excavador. La especie dibujada, *Amphisbaena alba*, está ampliamente distribuida en Sudamérica.

Las vértebras de las serpientes, más cortas y más anchas que las de otros tetrapodos, les permiten rápidas ondulaciones laterales a través de la hierba o sobre terreno rugoso. Las costillas aumentan la rigidez de la columna vertebral al proporcionar más resistencia a las fuerzas laterales. La elevación de las apófisis neurales proporciona más brazo de palanca para que puedan actuar numerosos músculos.

El cráneo altamente cinético y el aparato bucal de las serpientes, que les permiten deglutir presas varias veces mayores que su propio diámetro, son quizás sus más características especializaciones. Las dos partes de la mandíbula inferior están unidas sólo por músculos y por piel, lo que les permite dislocarse bastante. Además, muchos de los huesos del cráneo están tan débilmente articulados que todo el cráneo puede flexionarse asimétrica-



Figura 29-18

Serpiente rata, *Elaphe obsoleta obsoleta*, tragándose una ardilla.

mente para acomodar presas de grandes tamaños (Figura 29-18). Como la serpiente debe continuar respirando durante el lento proceso de la deglución, la abertura traqueal (glotis) se extiende hacia adelante entre las dos mandíbulas inferiores.

La córnea del ojo de las serpientes está permanentemente protegida con una membrana transparente que, junto con una falta de movilidad en el globo ocular, da a las serpientes su intrigante y fría mirada, que muchas personas consideran tan terrorífica. La mayor parte de las serpientes tienen relativamente mala vista, con las serpientes arborícolas de las selvas tropicales como excepción (Figura 29-19). Algunas serpientes arbóreas poseen excelente visión binocular que les

permite localizar sus presas entre las ramas, donde los rastros de olores serían imposibles de seguir.

Las serpientes carecen de oído interno y medio. Esto, junto con la ausencia de una respuesta obvia a los sonidos aéreos, ha llevado a la opinión de que las serpientes son totalmente sordas. Pero las serpientes sí tienen oídos internos, y estudios recientes han demostrado claramente que dentro de un margen limitado de bajas frecuencias (de 100 a 700 megacilos) la audición de las serpientes puede compararse favorablemente con la de la mayor parte de los lagartos. Por otra parte, son también bastante sensibles a las vibraciones transmitidas por el suelo.

Sin embargo, para la mayor parte de las serpientes son los sentidos químicos, y no la vista y el oído, los utilizados para cazar a sus presas. Además de las áreas olfativas normales en la nariz, que no están bien desarrolladas, existen los **órganos de Jacobson**, un par de fosetas en el cielo de la boca, que están tapizados con un epitelio olfativo ricamente innervado. La lengua bífida, que se agita en el aire, recoge las partículas odoríferas y las mete en la boca; después pasa por detrás de los órganos de Jacobson, o bien se inserta directamente en su interior (Figura 29-20). La información es transmitida al encéfalo, donde los olores serán identificados e interpretados.

Al igual que en los lagartos, el cuerpo de la serpiente está totalmente cubierto con una piel resistente e impermeable. Las duras escamas normalmente están

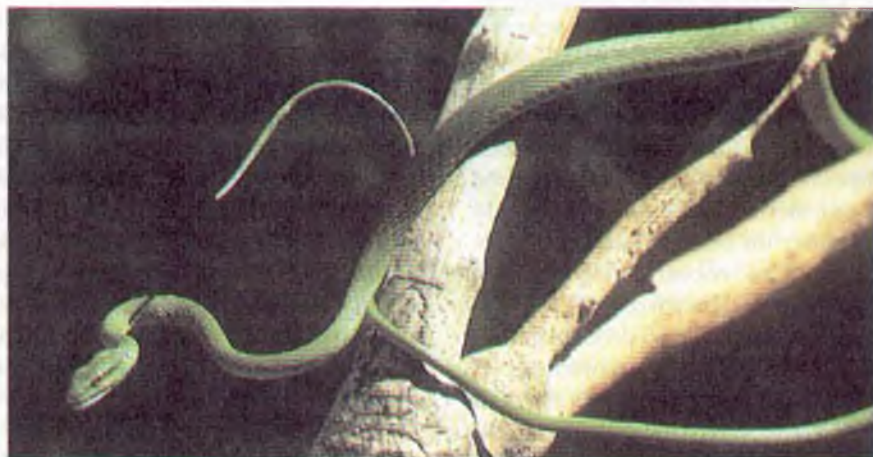


Figura 29-19

Serpiente loro (*Leptophis ahaetulla*). El delgado cuerpo de esta serpiente arborícola de América Central es una adaptación para deslizarse por las ramas sin que el peso la derribe.


Figura 29-20

La serpiente cascabel (*Crotalus horridus*) saca su lengua para oler su entorno. Las partículas odoríferas atrapadas en la lengua son dirigidas a los órganos de Jacobson, órganos olfativos en el cielo de la boca. Obsérvese la foseta termosensitiva entre la narina y el ojo.

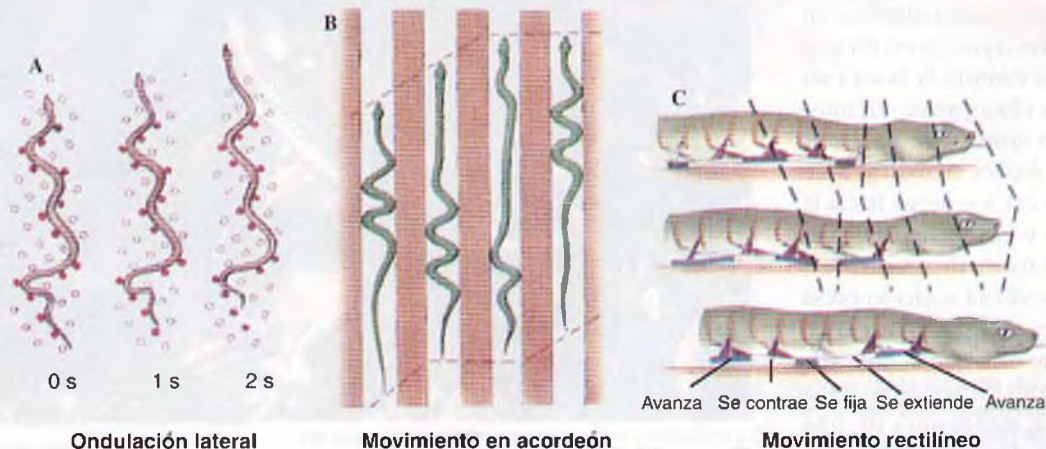
dispuestas juntas, a veces imbricándose como las tejas de un tejado, con la piel doblada hacia dentro entre las escamas. La piel no es elástica, por lo que cuando necesita estirarse, como ocurre después de haber deglutido una comida copiosa, lo hace de una manera original. Cuando la serpiente traga un objeto grande, los pliegues de piel se extienden dejando las escamas separadas entre sí, como pequeñas islas dentro de la piel.

La locomoción es un problema obvio para un animal ápodo, pero las serpientes han descubierto varias soluciones para él. El patrón más típico de movimiento es el llamado de ondulación lateral (Figura 29-21A). El movimiento sigue un curso con forma de S, con la serpiente propulsándose al ejercer fuerzas laterales contra las irregularidades del terreno. La serpiente parece «fluir», ya que las ondas

móviles del cuerpo aparecen fijas en relación con el suelo. El movimiento ondulatorio lateral es rápido y eficiente en la mayoría de las circunstancias, aunque no siempre. El **movimiento de acordeón** (Figura 29-21B) permite a una serpiente moverse dentro de un estrecho conducto, por ejemplo, al trepar por un árbol utilizando los canales irregulares en la madera. La serpiente se extiende hacia adelante al tiempo que dispone su cuerpo en ondas con forma de S contra los lados del canal. Para avanzar en línea recta, como por ejemplo cuando está acechando presas, las serpientes de cuerpos pesados utilizan **movimientos rectilíneos**. Dos o tres puntos del cuerpo se apoyan en el sustrato, para soportar el peso del cuerpo. Las secciones entre ellos se levantan del suelo y se mueven hacia delante por la acción de músculos (mar-

cados en rojo en la Figura 29-21 C) que tienen origen en las costillas y se insertan en la piel del vientre. El movimiento rectilíneo es una forma lenta pero eficaz de acercarse sigilosamente a la presa, incluso sobre superficies sin irregularidades. El llamado movimiento de **culebreo de flanco** es un cuarto tipo de movimiento que permite a las víboras del desierto moverse con sorprendente rapidez sobre superficies arenosas sueltas y con un mínimo de contacto con el sustrato. El crótalo avanza así formando bucles que se desplazan hacia adelante, al tiempo que su cuerpo yace con un ángulo de 60 grados, en relación con la dirección principal de desplazamiento.

Las serpientes de la subfamilia Crotalinos, dentro de la familia Vipéridos, se llaman a veces **víboras de foseta**, debido a las fosetas termosensitivas que presentan en sus cabezas, entre las narinas y los ojos (Figuras 29-20 y 29-22). Todas las serpientes venenosas norteamericanas mejor conocidas son víboras de foseta, tales como las diferentes especies de serpientes de cascabel y el mocasín. Las fosetas están inervadas por un gran paquete de terminaciones nerviosas libres del quinto nervio craneal. Responden a la energía radiante de las largas ondas del infrarrojo (de 5000 a 15 000 nanómetros), y son especialmente sensitivas al calor emitido por los cuerpos calientes de los mamíferos y las aves que constituyen su sustento (ondas infrarrojas de aproximadamente 10 000 nanómetros). Ciertas mediciones sugieren que los órganos de foseta pueden apreciar diferencias de temperatura de tan sólo 0,003 °C en una


Figura 29-21

Locomoción en serpientes. A, Ondulación lateral. B, Movimiento de acordeón. C, Movimiento rectilíneo.

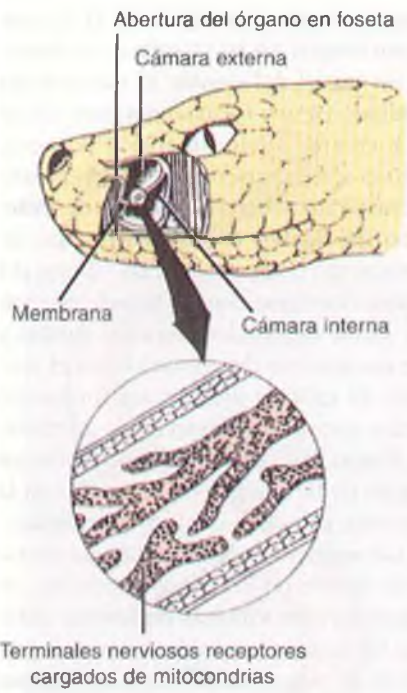


Figura 29-22
Órgano en fosea de una serpiente de cascabel. Se dibuja en sección para mostrar la localización de una membrana profunda que divide a la cámara en una zona interna y otra externa. Las terminaciones nerviosas sensibles al calor se concentran en dicha membrana.

superficie radiante. Las víboras de fosea utilizan las foseas para seguir a las presas de sangre caliente y para dirigir los ataques con gran exactitud, tanto de día como en completa oscuridad. Las boas constrictor y las pitones también tienen receptores térmicos, pero la anatomía es bastante diferente que la de las víboras de fosea, lo que posiblemente sugiere una evolución independiente.

Todas la víboras tienen un par de dientes modificados como colmillos en los huesos maxilares, que yacen en una vaina membranosa cuando la boca está cerrada. Cuando la víbora ataca, un músculo especial y un sistema de palancas óseas levanta los colmillos cuando se abre la boca (Figura 29-23), los dirige hacia la presa en el ataque y el veneno es inyectado en la herida a través de un canal en dichos colmillos. La víbora suelta su presa inmediatamente después de un mordisco y la sigue hasta que ésta queda paralizada o muere. Entonces, la serpiente traga la presa entera. La mordedura de una víbora de fosea puede ser peligrosa para el hombre, aunque en muchas ocasiones, la serpiente inyecta muy poco veneno al

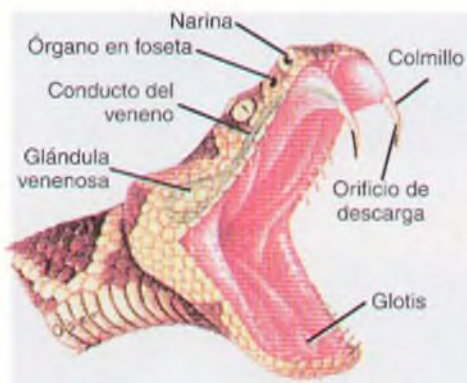


Figura 29-23
Cabeza de una serpiente de cascabel mostrando el aparato del veneno. La glándula del veneno, una glándula salival modificada, está conectada al colmillo hueco mediante un conducto.

morder. Aproximadamente 8000 personas son mordidas por víboras de fosea cada año en los Estados Unidos, y de éstas mueren unas doce.

Los países tropicales y subtropicales son los hogares de la mayor parte de las especies de serpientes, venenosas o no. Incluso allí, menos de un tercio de las serpientes son venenosas. Las no venenosas matan a sus presas por constricción (Figura 29-24) o mordiendo y engulléndolas. Su dieta tiende a estar restringida en muchos casos a los roedores, mientras que otras especies comen peces, ranas e insectos. Algunas serpientes africanas, indias y neotropicales son oófagas, es decir, devoradoras de huevos.



Figura 29-24
Serpiente común africana no venenosa, *Boaedon fuliginosus*, construyendo un ratón antes de engullirlo.

Las serpientes venenosas se dividen normalmente en cuatro grupos basados en su tipo de colmillos: las víboras (familia Viperidos) han desarrollado colmillos tubulares en el extremo anterior de la boca; el grupo incluye a las víboras de fosea americanas, antes mencionadas, y a las víboras verdaderas del Viejo Mundo, que carecen de foseas faciales termosensibles. Entre estas últimas, la europea y la cornuda africana son las más famosas. Una segunda familia de serpientes venenosas (familia Elápidos) tiene colmillos cortos y permanentemente erectos, de tal manera que el veneno puede ser inyectado al masticar. En este grupo encontramos las cobras (Figura 29-25), las mambas, las serpientes de coral y los kraits de la India. Las muy venenosas serpientes marinas normalmente se incluyen en una tercera familia (Hidrofidos). La gran familia de los Colúbridos, a la que pertenecen la mayor parte de las serpientes comunes y no venenosas, también incluye por lo menos dos serpientes venenosas que han sido responsables de algunas muertes humanas: el boomslang de África y la serpiente africana de las parras. Ambas son serpientes con colmillos situados en zonas posteriores de la boca, que utilizan su veneno para inmovilizar a la presa al tiempo que la están engullendo.

La saliva de todas las serpientes, incluso las inocuas, posee cualidades tóxicas limitadas, y es lógico que la evolución haya intentado favorecer esta tendencia



Figura 29-25

Cobra amarilla, *Naja flava*, de África. Las cobras yerguen la zona anterior del cuerpo y deprimen el cuello, como una llamada de amenaza antes de atacar. Aunque el radio de ataque de la cobra es reducido, todas las cobras son extremadamente venenosas por la naturaleza de su veneno.

tóxica. Los venenos de las serpientes han sido tradicionalmente divididos en dos tipos: el **neurotóxico** actúa principalmente sobre el sistema nervioso, afectando a los nervios ópticos (causa ceguera) o al nervio frénico del diafragma (produce parálisis respiratoria). El tipo **hemolítico** destruye los glóbulos rojos y los vasos sanguíneos, causando una extensa extravasación de sangre en los tejidos. De hecho, la mayor parte de estos venenos son mezclas complejas de varias fracciones que atacan diferentes órganos de forma específica; rara vez pueden ser asignados de forma categórica a cualquiera de los tipos tradicionales.

La toxicidad del veneno viene determinada por la dosis letal media en animales de laboratorio (LD_{50}). En relación con esta referencia, los venenos de la serpiente tigre australiana y algunas de las marinas, parecen ser, gota a gota, los más activos de todos; sin embargo, algunas grandes serpientes son más peligrosas. La agresiva cobra rey, que puede pasar de 5,5 m de longitud, es posiblemente la mayor y más peligrosa de todas las serpientes venenosas. En la India, donde las serpientes están en constante contacto con la población, las 200 000 mordeduras de cobra causan más de 9000 muertes anuales.

La mayor parte de las serpientes son **ovíparas** (L. *ovum*, huevo + *parere*, sacar

La LD_{50} (dosis letal media) ha sido el procedimiento estándar para evaluar la toxicidad de los fármacos; fue desarrollada originalmente en los años veinte por farmacólogos. En la práctica, se exponen pequeñas muestras de animales de laboratorio, habitualmente ratones, a dosis cada vez mayores del fármaco o toxina. La dosis que mata al 50 % de los animales durante el periodo de prueba se conoce como LD_{50} . Por ser cara y requerir mucho tiempo, esta clásica técnica está siendo sustituida por métodos alternativos que reducen mucho la cifra de animales necesarios. Entre estas alternativas se encuentran las pruebas de citotoxicidad que evalúan la capacidad de las sustancias sometidas a prueba para matar células y las pruebas toxicinéticas, que miden la interacción de un fármaco o toxina con un sistema vivo.

adelante) y ponen sus huevos elípticos y coriáceos bajo troncos en putrefacción, bajo rocas o en agujeros excavados en la tierra. La mayor parte de las restantes, incluyendo todas las víboras de foseta americanas con excepción del bushmaster, son ovovivíparas (L. *ovum*, huevo + *vivus*, viviente + *parere*, parir), dando a luz crías bien formadas. Muy pocas serpientes son vivíparas (L. *vivus*, viviente

+ *parere*, parir); se forma entonces una placenta primitiva que permite el intercambio de materiales entre las corrientes sanguíneas embrionaria y materna. Las serpientes son capaces de almacenar esperma, y pueden poner varias series de huevos fértiles a diferentes intervalos mucho después de haber copulado.

Orden Spbenodonta: el tuatara

El orden Esfenodontos está representado por dos especies actuales del género *Spbenodon* (G. *spbenos*, borde + *odontos*, dientes) de Nueva Zelanda (Figura 29-26). El tuatara es el único superviviente de un linaje de esfenodontos que se diversificó modestamente a principios del Mesozoico, pero declinó hacia el final de esta era. El tuatara estaba en otros tiempos ampliamente distribuido por el norte de Nueva Zelanda, pero en la actualidad ha quedado restringido a islotes en el estrecho de Cook y en la costa norte de la isla septentrional, donde, bajo protección del Gobierno neozelandés, puede sobrevivir.

El tuatara es un animal con aspecto de lagarto de hasta 66 cm de longitud, que vive en madrigueras a menudo compartidas con petreles. Son animales con una lenta tasa de crecimiento y larga vida: se ha registrado un caso que vivió 77 años.

El tuatara ha cautivado el interés de los biólogos, debido a sus numerosas



Figura 29-26

El tuatara, *Spbenodon punctatum*, es el único representante viviente del orden Esfenodontos. Este «fósil viviente» tiene un «ojo» parietal bien desarrollado en la bóveda de la cabeza, con una retina, un cristalino y conexiones nerviosas con el encéfalo. Aunque este ojo está cubierto con escamas, es sensible a la luz. El ojo parietal quizá desarrolló una importante función como órgano sensorial en los reptiles primitivos. El tuatara únicamente se encuentra en la actualidad en algunas islas de la costa de Nueva Zelanda.

características primitivas, que son casi idénticas a las de los fósiles mesozoicos con 200 millones de años de antigüedad. Estas características incluyen un cráneo diápsido primitivo, con dos aberturas temporales rodeadas por arcos completos. El tuatara también presenta un ojo parietal bien desarrollado y completo, con restos patentes de córnea, cristalino y retina (aunque por estar enterrado bajo la piel sólo puede registrar cambios en la intensidad de la luz; su función, si la tiene, es aún desconocida). En muchos otros aspectos, *Sphenodon* recuerda a los lagartos de principios del Mesozoico. *Sphenodon* representa una de las más bajas tasas de evolución conocidas en los vertebrados.

Orden Crocodilia: cocodrilos y caimanes

Los cocodrilos actuales son los únicos reptiles supervivientes del linaje de los arco-saurios que dio lugar a la gran radiación

de los dinosaurios en el Mesozoico y a las aves. Aunque los cocodrilos modernos pertenecen a una línea que comienza su radiación en la última parte del período Cretácico, difieren en pocos detalles estructurales de los cocodrilos primitivos de principios del Mesozoico. Aunque han permanecido casi sin cambios durante unos 200 millones de años, los cocodrilos se enfrentan a un futuro incierto en este mundo dominado por el hombre. Los cocodrilos modernos se dividen en tres familias: los aligáttores y caimanes, fundamentalmente del Nuevo Mundo; los cocodrilos, ampliamente distribuidos y que incluyen al cocodrilo marino, uno de los mayores reptiles vivientes, y los gaviales, representados por una única especie de la India y Burma.

Todos los cocodrilos tienen un cráneo alargado, reforzado y robusto, con una musculatura mandibular muy poderosa, dispuesta para proporcionar una apertura amplia y un rápido y potente cierre. Los dientes están alojados en al-

véolos, una disposición denominada **tecodontia**, que fue típica de los arco-saurios y de las primeras aves. Otra adaptación, que no aparece en ningún otro vertebrado excepto en los mamíferos, es un paladar secundario completo. Esta innovación permite a los cocodrilos respirar cuando tienen la boca llena de agua, de comida o de ambas cosas.

El cocodrilo marino (*Crocodylus porosus*) del sur de Asia, y el cocodrilo del Nilo (*C. niloticus*; Figura 29-27) llegan a alcanzar gran tamaño (se han citado adultos de hasta 1000 kg) y son rápidos y agresivos. Los cocodrilos han llegado a atacar al ganado, a ciervos y a personas. Los aligáttores o caimanes (Figura 29-27B) son menos agresivos que los cocodrilos y, desde luego, mucho menos peligrosos para el hombre; los de mayor tamaño son, de todas formas, animales poderosos, y los adultos prácticamente carecen de enemigos si exceptuamos al hombre. Su talón de Aquiles son los estados del desarrollo. Los nidos abandonados por la madre son en muchos casos descubiertos y atacados por mamíferos que se comen los huevos, y los caimanes jóvenes pueden ser devorados por grandes peces.

Los caimanes o aligáttores son excepción entre los reptiles al ser capaces de emitir sonidos definidos. El caimán macho puede lanzar llamadas graves en la estación de cortejo. En los Estados Unidos, *Alligator mississippiensis* (Figura 29-27B) es la única especie de aligátor; *Crocodylus acutus*, restringido al extremo sur de Florida, es la única especie de cocodrilo.

Los aligáttores y los cocodrilos son ovíparos. Generalmente ponen de 20 a 50 huevos en una masa de vegetación, custodiados por la hembra que, cuando oye las voces de los jóvenes en el momento de la eclosión, responde abriendo el nido para permitirles escapar. Como en muchas tortugas y algunos lagartos, la temperatura de incubación de los huevos determina la proporción de los sexos de la prole. Sin embargo, y a diferencia de las tortugas (p. 560), las temperaturas bajas en los nidos producen sólo hembras, mientras que las altas dan lugar sólo a machos, lo que da como resultado proporciones de sexos muy descompensadas en algunas áreas. Por ejemplo, en una zona de estudio en Louisiana, las hembras superaban a los machos en razón de cinco a uno.

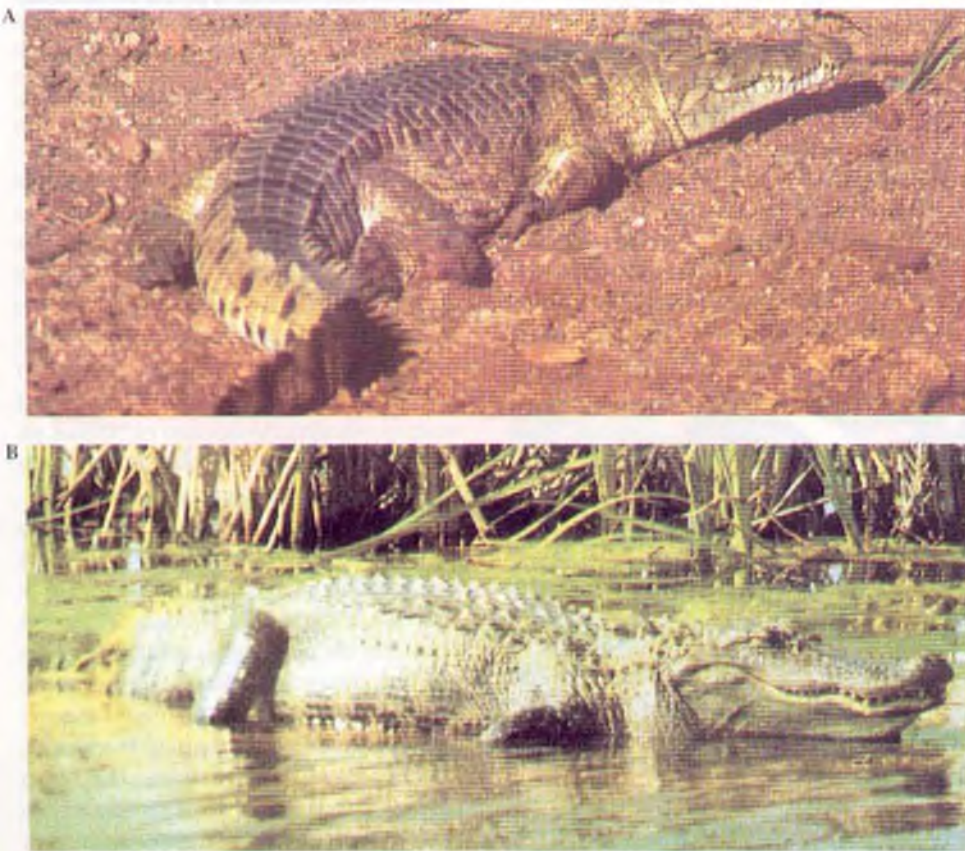


Figura 29-27

A. Cocodrilo del Nilo (*Crocodylus niloticus*) tomando el sol. Obsérvese el rostro delgado y los dientes de la mandíbula inferior que sobresalen por fuera de la mandíbula superior. Los aligáttores o caimanes carecen de este rasgo. **B.** Aligátor americano (*Alligator mississippiensis*), un habitante cada vez más frecuente de ríos, marismas y pantanos del sudeste de los Estados Unidos.

CLASIFICACIÓN DE LOS AMNIOTAS CON ÉNFASIS EN LOS AMNIOTAS PRIMITIVOS Y EN LOS REPTILES ACTUALES

La siguiente clasificación linneana de los grupos de reptiles actuales y los principales fósiles está adaptada de Carroll (1988)* y está de acuerdo con las relaciones genealógicas de los reptiles que aparecen en la figura 29-2. Los grupos extintos están indicados con el signo †.

Subclase Anápsidos (G. *an*, sin + *apsis*, arco): **anápsidos**. Amniotas con algunos rasgos primitivos, como cráneos sin abertura temporal.

Orden Captorrínidos † (G. *kupto*, medir + *rhinos*, nariz). Amniotas primitivos del Carbonífero y principios del Pérmico.

Orden Testudines (L. *testudo*, tortuga) (**Quelonios**): **tortugas**. Cuerpo encerrado en una caja ósea, formada por un caparazón dorsal y un peto ventral; mandíbulas con picos córneos en lugar de dientes; vértebras y costillas fusionadas al caparazón; lengua inextensible; cuello generalmente retraíble; unas 330 especies.

Subclase Diápsidos (G. *di* doble + *apsis*, arco): **diápsidos**. Amniotas con un cráneo con dos aberturas temporales.

Superorden Lepidosaurios (G. *lepidos*, escama + *sauros*, lagarto). Línea de diápsidos que aparecieron en el Pérmico; se caracterizan por su postura tendida; sin especializaciones bipedas; cráneo diápsido a menudo modificado por la pérdida de uno o ambos arcos temporales.

Orden Escamosos (L. *squamatus*, escamoso, + *ata*, caracterizado por): Serpientes, lagartos, anfisbenidos. Piel mudable, con escamas o placas córneas; cuadrado móvil; cráneo cinético (excepto anfisbenidos); vértebras generalmente cóncavas; órganos copuladores pares.

Suborden Lacértidos (L. *lacerta*, lagarto) (**saurios**): **lagartos**. Cuerpo delgado, generalmente con cuatro patas; ramas de la mandíbula inferior fusionadas; párpados móviles; oído externo presente; unas 3300 especies.

Suborden Anfisbenios (L. *amphis*, doble + *baino*, caminar): **culebrillas ciegas**. Cuerpo alargado y de diámetro casi uniforme; sin patas (excepto un género con cortas patas anteriores); huesos del cráneo adaptados a la excavación (cráneo no cinético); cinturas esqueléticas vestigiales; ojos enterrados bajo la piel, un único pulmón; unas 135 especies.

Suborden Serpentes (L. *serpere*, arrastrarse): **serpientes**. Cuerpo alargado; carecen de extremidades, orificios auditivos y oído medio; mandíbulas unidas anteriormente por ligamentos; párpados fusionados y transparentes; lengua bifida y protrusible; pulmón izquierdo reducido o ausente; unas 2300 especies.

Orden Esfenodontos (G. *sphen*, cuña + *odontos*, diente) (**Rhynchocephalia**). Cráneo diápsido primitivo; vértebras bicóncavas; cuadrado inmóvil, con ojo parietal; el único género actual es *Sphenodon*.

Orden Ictiosaurios † (G. *ichthys*, pez + *sauros*, lagarto). Diápsidos marinos del Mesozoico, con forma de delfín y extremidades reducidas.

Superorden Sauropterigios † (G. *sauros*, lagarto + *pterygion*, alado). Reptiles marinos del Mesozoico.

Orden Plesiosaurios † (G. *plesios*, cerca + *sauros*, lagarto). Reptiles marinos del Mesozoico con cuello largo y extremidades en forma de aletas.

Superorden Arcosaurios (G. *archo*, primitivo + *sauros*, lagarto). Diápsidos avanzados, fundamentalmente terrestres; algunos adaptados al vuelo.

Orden Tecodontos † (G. *theke*, encerrado [en alvéolos] + *odontos*, diente). Arcosaurios dominantes en el Triásico, con dientes en alvéolos; tendencia al bipedalismo.

Orden Crocodilios (L. *crocodilus*, cocodrilo): **cocodrilos**. Cráneo alargado y masivo; narinas terminales; paladar secundario; corazón tetracámaral; vértebras generalmente cóncavas; extremidades anteriores con cinco dedos, las posteriores con cuatro; cuadrado inmóvil; comportamiento social avanzado; unas 25 especies.

Orden Pterosaurios † (G. *pteron*, ala + *sauros*, lagarto). Arcosaurios del Mesozoico con alas membranosas; tuvieron una gran radiación.

Orden Saurisquios † (G. *sauros*, lagarto + *ischion*, cadera). Dinosaurios mesozoicos; carnívoros bípedos y herbívoros cuadrípedos; estructura de la cadera primitiva.

Suborden Sauropodomorfos † (G. *sauros*, lagarto + *podos*, pie + *morphe*, forma). Saurisquios herbívoros que incluían a los gigantes mesozoicos como *Brachiosaurus*, *Apatosaurus* y *Diplodocus*.

Suborden Terópodos (G. *ther*, animal salvaje + *podos*, pie). Saurisquios carnívoros que incluían a los grandes depredadores como *Tyrannosaurus* y a carnívoros pequeños y ágiles como *Deinonychus* y *Velociraptor*. Las aves descienden de este linaje.

Orden Ornitisquios † (G. *ornis*, ave + *ischion*, cadera). Herbívoros bípedos y cuadrípedos; estructura de la cadera avanzada (de tipo ave).

Subclase Sinápsidos (G. *syn*, junto + *apsis*, arco). Amniotas cuyo cráneo tiene un par de aberturas temporales laterales; reptiles mamíferoides.

Orden Pelicosaurios † (G. *pelyx*, bola de madera + *sauros*, lagarto). Sinápsidos del Carbonífero y el Pérmico, con muchos rasgos amniotas primitivos; carnívoros y herbívoros.

Orden Terápsidos (G. *ther*, animal salvaje + *apsis*, arco). Sinápsidos del Pérmico y el Triásico, con muchos caracteres de mamífero; tanto herbívoros como carnívoros. Los mamíferos descienden de esta línea.

* Carroll, R. L. 1988. *Vertebrate paleontology and evolution*. New York, W. H. Freeman and Company.

Resumen

Los reptiles se separaron filogenéticamente de los anfibios laberintodontos durante el final del Paleozoico, hace 300 millones de años. Su éxito, como los primeros vertebrados verdaderamente terrestres, es atribuible al huevo amniótico, cuyas tres membranas extraembrionarias proporcionan al embrión la posibilidad de desarrollarse con la protección de una cáscara. Por ello los reptiles (los primeros amniotas) pudieron poner huevos en tierra. Los reptiles también se diferencian de los anfibios por su piel seca y escamosa que impide la pérdida de agua, por sus mandíbulas más poderosas y por presentar fecundación interna, así como una serie de avances en los sistemas respiratorio, excretor y nervioso. Al igual que los anfibios, son ectotérmicos, pero muchos ejercen un considerable control etológico sobre su propia temperatura corporal.

Antes del final del Paleozoico, los amniotas sufrieron una radiación que los dividió en tres líneas: los anápsidos, que dieron lugar a las tortugas; los sinápsidos, una línea de reptiles mamíferos que condujeron a los actuales mamíferos; y la línea de los diápsidos, de la que derivaron el resto de los reptiles y las aves. La gran radiación reptiliana del Mesozoico produjo una fauna cosmopolita de gran

diversidad. Las tortugas (orden Testudines), con sus caparazones característicos, han cambiado poco su diseño desde el Triásico. Las tortugas son un pequeño grupo de longevas especies terrestres, semiacuáticas, acuáticas y marinas. Carecen de dientes. Son todas ovíparas y entierran sus huevos, incluso las marinas.

Los lagartos, serpientes y culebrillas ciegas (orden Escamosos) comprenden el 95% de todos los reptiles vivos. Los lagartos (suborden Lacertilia) son un grupo diversificado y abundante adaptado para la marcha, la carrera, la escalada, la natación y la excavación. Se diferencian de las serpientes por presentar típicamente dos pares de patas (algunas especies son ápodas), ambas hemimandíbulas inferiores unidas, párpados móviles, oído externo y carencia de colmillos. Muchos lagartos están muy bien adaptados para sobrevivir en condiciones desérticas, áridas y calurosas.

Las culebrillas ciegas (suborden Anfisbenios) son un grupo tropical poco numeroso, de formas ápodas hipogeas, adaptadas a la vida excavadora.

Las serpientes (suborden Serpentes), además de ser totalmente ápodas, se caracterizan por sus cuerpos alargados y por una conexión

elástica entre las dos mitades de la mandíbula inferior, que les permite dislocarla al engullir grandes presas. La mayor parte de las serpientes depende de sentidos químicos, especialmente los órganos de Jacobson, para cazar, más que de los poco desarrollados sentidos auditivo y visual. Dos grupos de serpientes (las boas y las víboras de foseta) tienen órganos especiales para la detección de infrarrojos que sirven para seguir a presas de sangre caliente. Muchas serpientes son venenosas.

El tuatara neozelandés (orden Esfenodontos) es una especie relictiva, y el único superviviente de un grupo que ha desaparecido hace 100 millones de años. Presenta varias características primitivas que son totalmente idénticas a las de los diápsidos fósiles del Mesozoico.

Los cocodrilos y caimanes (orden Crocodilios) son los únicos reptiles representantes de la línea de los arcosaurios, que dio lugar a los dinosaurios, ya extinguidos, y a las aves actuales. Los cocodrilos tienen varias adaptaciones para una vida carnívora y semiacuática, lo que incluye un cráneo masivo con mandíbulas poderosas y un paladar secundario. Son los mayores reptiles vivos y tienen la conducta social más compleja.

Cuestionario

- ¿Cuáles fueron las tres radiaciones más importantes de los reptiles en el Mesozoico, y de cuál o cuáles de ellas descendieron los vertebrados «superiores»? ¿Cómo podría distinguirse entre los cráneos anápsido, diápsido y sinápsido?
- ¿Qué cambios en el diseño del huevo permitieron a los reptiles convertirse en los primeros vertebrados capaces de poner sus huevos en tierra? ¿Por qué se califica muchas veces al huevo de «amniótico»? ¿Qué son los amniotas?
- ¿Por qué se consideran los reptiles como parafiléticos y no como monofiléticos?
- Describe los aspectos por los que los reptiles están más adaptados a la vida en tierra, funcional o estructuralmente, que los anfibios.
- ¿Cuáles son las principales características de la piel de los reptiles, y cómo podría distinguirse de la piel de un batracio?
- Describe las principales características de las tortugas (orden Testudines) que las distinguen de los otros órdenes de reptiles.
- ¿Cómo afecta la temperatura del nido a los huevos de las tortugas? ¿Y a los de los cocodrilos?
- ¿Qué se conoce por cráneo «cinético», y en qué animales aparece? ¿Cómo son capaces las serpientes de tragar animales tan grandes?
- ¿En qué se parecen los órganos sensoriales de las serpientes a los de los lagartos, y en qué sentido se han especializado para estrategias alimentarias?
- ¿Cómo pueden respirar las serpientes y los cocodrilos cuando sus bocas están llenas de comida?
- ¿Cuál es la función del órgano de Jacobson de las serpientes?
- ¿Cuál es la función de la «foseta» de las víboras de foseta?
- ¿Qué diferencia hay en la estructura o localización de los colmillos en una serpiente de cascabel, una cobra y un boomslang africano?
- La mayoría de las serpientes son ovíparas, pero algunas son ovovivíparas o vivíparas. ¿Qué significan estos términos y qué necesitaría saberse para ser capaz de atribuir una serpiente en particular a una de estas modalidades reproductoras?
- Describe cómo se mueven las serpientes por ondulación lateral. ¿Por qué sería inútil esta forma de locomoción en una superficie inestable (como arena) o una superficie que no tuviera irregularidades? ¿Qué formas de locomoción podría utilizar una serpiente en estas condiciones?
- ¿Por qué el tuatara (*Sphenodon*) es especialmente interesante para los biólogos? ¿Dónde tendría que ir para verlo en su hábitat natural?
- ¿De qué línea diápsida descendieron los cocodrilos? ¿Qué otros grupos de vertebrados, fósiles y actuales, pertenecen a esa línea? ¿Qué caracteres, estructurales y de comportamiento, hacen a los cocodrilos más avanzados que otros reptiles actuales?

Bibliografía

Ver también la Bibliografía general de la Parte III, p. 631.

- Alexander, R. M. 1991. How dinosaurs ran. *Sci. Am.* **264**:130-136 (April). *Al aplicar las técnicas de la física y la ingeniería modernas, un zoólogo ha calculado que los grandes dinosaurios andaban con lentitud, pero eran capaces de un rápido sprint: ninguno requería para sostenerse de la ayuda del agua y la flotación.*
- Alvarez, W., and F. Asaro. 1990. An extraterrestrial impact. *Sci. Am.* **263**:78-84 (Oct.). *En este artículo y en otro del mismo número de Scientific American (V. E. Courtillot, «Una erupción volcánica») se interpretan los mismos datos sobre la extinción masiva del Cretácico de forma opuesta.*
- Cogger, H. G., and R. G. Zweifel (eds.) 1992. Reptiles and amphibians. New York, Smithmark Publishers, Inc. *Este completo, puesto al día y magníficamente ilustrado volumen ha sido escrito por algunos de los mejores herpetólogos.*
- Crews, D. 1994. Animal sexuality. *Sci. Am.* **270**:108-114 (Jan.) *Las estrategias reproductoras de los reptiles, incluida la determinación no genética del sexo, profundiza en los orígenes y funciones de la sexualidad.*
- Gibbons, W. 1983. Their blood runs cold: adventures with reptiles and amphibians. University, Ala., University of Alabama Press. *Entretenido libro sobre diversos aspectos de la herpetología.*
- Halliday, T. R., and K. Adler (editors). 1986. The encyclopedia of reptiles and amphibians. New York, Facts on File, Inc. *Excelente libro de referencia con ilustraciones de gran calidad de los grupos de reptiles, con una introducción muy útil sobre orígenes y características.*
- Lillywhite, H. B. 1988. Snakes, blood circulation and gravity. *Sci. Am.* **259**:92-98 (Dec.). *Incluso las serpientes largas son capaces de mantener la circulación sanguínea cuando se ponen en posición vertical, mediante reflejos circulatorios especiales que controlan la presión sanguínea.*
- Lohman, K. J. 1992. How sea turtles navigate. *Sci. Am.* **266**:100-106 (Jan.) *Pruebas recientes sugieren que las tortugas marinas utilizan el campo magnético terrestre y la dirección de las olas del océano para orientarse al navegar de vuelta a sus playas de nacimiento, donde pondrán los huevos.*
- Norman, D. 1991. Dinosaur! New York, Prentice-Hall. *Un compendio muy ameno sobre la vida y la evolución de los dinosaurios, con cuidadas ilustraciones.*
- Zug, G. R. 1993. Herpetology: an introductory biology of amphibians and reptiles. New York, Academic Press, Inc. *Manual introductorio a nivel universitario.*

30

Las aves*Filo Cordados**Clase Aves***Un largo viaje al hogar de verano**

Quizás estaba escrito que las aves, tras dominar el vuelo, pudieran utilizar esta facultad para llevar a cabo las largas y arduas migraciones estacionales que han provocado el asombro y la curiosidad del hombre. Porque las ventajas de las migraciones son muchas. El viajar entre regiones de invernada en el sur y regiones de cría en el norte durante el verano, capacita a las aves para mantener su intenso metabolismo con abundantes e inagotables fuentes de alimento. En el lejano norte, los largos días de verano y la abundancia de insectos se combinan para permitir a los padres alimentar cumplidamente a las crías. En el norte, los depredadores de las aves no son especialmente abundantes, y la aparición breve, una vez al año, de pollos vulnerables no facilita el crecimiento de las poblaciones de aquéllos. Las migraciones también incrementan enormemente la cantidad de espacio disponible para la actividad reproductora, reduciendo así la agresividad por

motivos territoriales. Finalmente, la migración favorece la homeostasis (el equilibrio de procesos fisiológicos que mantiene la estabilidad interna) al permitir a las aves evitar los climas extremos.

Todavía nos siguen asombrando las migraciones, y aún queda mucho que aprender sobre sus mecanismos. ¿Cómo se decide el momento de migrar, y qué determina que cada ave almacene las suficientes reservas para el viaje? ¿Cómo se originaron las rutas migratorias, a veces difíciles y complicadas y qué instrumentos utilizan las aves para orientarse? ¿Cuál es el origen de la fuerza instintiva que les hace seguir la retirada del invierno hacia el norte? Porque es el instinto el que guía las olas migratorias en primavera y otoño, una obediencia instintiva y ciega que lleva a la mayoría de las aves con éxito hasta su destino en el norte, mientras muchas otras caen y mueren víctimas del entorno siempre hostil. ■

POSICIÓN EN EL REINO ANIMAL

Las aves son un linaje de amniotas diápsidos endotérmicos que adquirieron la capacidad de volar en el período Jurásico del Mesozoico.

Filogenéticamente, están estrechamente emparentadas con ciertos dinosaurios terópodos, un grupo de carnívoros bípedos con características esqueléticas parecidas a las de las aves. Sus parientes vivos más cercanos son los cocodrilos.

Las características morfológicas y la gran uniformidad estructural de las aves están relacionadas en su totalidad con las exigentes demandas del vuelo, y la movilidad que éste proporciona es la causante de los aspectos más distintivos de su conducta y su ecología.

APORTACIONES BIOLÓGICAS

1. Las plumas son exclusivas del linaje de las aves, y las distinguen del resto de los animales. La evolución de las plumas fue el suceso aislado más importante que condujo a la capacidad de volar.
2. Además de las plumas, otras distintas adaptaciones responden a las dos exigencias primordiales del vuelo: mayor potencia y menor peso. Estas

adaptaciones incluyen la modificación de las extremidades anteriores como fuertes alas, huesos huecos, pico córneo (en lugar de pesadas mandíbulas y dientes), endotermia, alta tasa metabólica (entre seis y diez veces mayor que la de los reptiles de iguales peso y temperatura corporal), corazón grande y circulación de alta presión, sistema respiratorio muy eficiente, visión aguda, y excelente coordinación neuromuscular.

3. Las aves ocupan casi cualquier hábitat disponible en la superficie terrestre, y dentro de las limitaciones impuestas por las exigencias del vuelo, han diversificado modestamente su forma corporal, especialmente como adaptaciones del pico.
4. La incomparable movilidad de las aves ha capacitado a muchas para beneficiarse de las ventajas de las migraciones estacionales a grandes distancias. La migración permite a las aves asegurarse los hábitats más adecuados en cada estación para reproducirse, obtener alimento, evitar los depredadores y reducir la competencia interespecífica.

De todos los vertebrados, las aves (L. plural de *avis*, pájaro) son el grupo más estudiado, más fácil de observar, más melodioso, y muchos piensan que también el más hermoso. Con más de 9000 especies distribuidas sobre prácticamente todo el globo, las aves son el grupo más numeroso de vertebrados con excepción de los peces. Las aves se encuentran en bosques y en desiertos, en montañas y en praderas y sobre todos los océanos. Cuatro especies visitan con regularidad el Polo Norte y una, un eskua, ha sido visto en el Polo Sur. Algunas aves viven en total oscuridad en cuevas, orientándose gracias a la ecolocalización, mientras que otras bucean a profundidades de más de 45 m para capturar animales acuáticos. El colibrí abeja de Cuba, que únicamente pesa 1,8 g, es el más pequeño vertebrado endotérmico.

La única característica que diferencia a las aves de otros animales son las plumas. Si un animal tiene plumas es un ave; si carece de ellas, no lo es. Ningún otro grupo de vertebrados lleva una etiqueta de identificación tan fácilmente reconocible como ésta.

Existe gran uniformidad de estructura entre las aves. A pesar de aproximadamente 150 millones de años de evolución, durante los cuales proliferaron y se adaptaron a diferentes géneros de vida especializados, no tenemos ninguna dificultad para reconocer un ave como tal. Además de las plumas, todas presentan extremidades anteriores modificadas como alas (aunque éstas no siempre sean utilizadas para el vuelo); todas tienen extremidades posteriores adaptadas para la marcha, la natación o para posarse sobre las ramas; todas tienen picos córneos, y todas ponen huevos. Probablemente la razón para esta gran uniformidad estructural y funcional es que las aves han evolucionado como máquinas voladoras, lo que restringe en gran manera la diversidad, mucho más patente en otras clases de vertebrados. Por ejemplo, las aves no se aproximan tan siquiera a la diversidad que presentan sus compañeros evolutivos de sangre caliente, los mamíferos, un grupo que incluye formas tan diferentes como una ballena, un puercoespín, un murciélago y una jirafa.

Las aves comparten con los mamíferos el máximo desarrollo de órganos en el Reino Animal, pero toda su anatomía está diseñada en torno al vuelo y a su perfección. Una vida aérea para un vertebrado grande es un reto evolutivo muy importante. Un ave debe, por supuesto, tener alas para sostenerse y propulsarse. Los huesos deben ser ligeros y huecos y, sin embargo, servir como un eje de soporte rígido. El sistema respiratorio debe ser altamente eficaz para contrarrestar la intensa demanda metabólica del vuelo y también servir como un instrumento termorregulador que mantenga una temperatura corporal constante. Un ave debe tener un sistema digestivo rápido y eficiente para procesar una dieta rica en energía. Debe tener una alta tasa metabólica y un sistema circulatorio de alta presión. Pero por encima de todo, debe poseer un sistema nervioso muy desarrollado y sentidos agudos, especialmente la visión, que debe ser excelente, para poder enfrentarse a los complejos problemas del vuelo a altas velocidades.

ORIGEN Y RELACIONES

Hace aproximadamente 150 millones de años, un animal volador se ahogó y quedó sobre el fondo de un lago tropical en lo que es actualmente Baviera (Alemania); fue rápidamente cubierto con finos sedimentos y llegó a fosilizar. En este estado permaneció hasta que fue descubierto en 1861 por un obrero que se encontraba extrayendo pizarra en una cantera caliza. El fósil era de aproximadamente el tamaño de un cuervo, con un cráneo no muy diferente al de las aves modernas, excepto en que las mandíbulas en forma de pico tenían pequeños dientes óseos situados dentro de alvéolos, al igual que ocurría con ciertos reptiles (Figura 30-1). El esqueleto era decididamente reptiliano con una larga cola ósea, dedos con uñas y costillas abdominales. Pudo perfectamente haber sido clasificado como un reptil, salvo porque llevaba el sello inconfundible de las **plumas**, esas maravillas de la ingeniería biológica que sólo poseen las aves. *Archaeopteryx lithographica* (en griego quiere decir «antigua ala grabada en piedra»), como se llamó al fósil, fue un descubrimiento particularmente afortunado, ya que la secuencia fósil de las aves es notoriamente pobre. El hallazgo era revolucio-



Figura 30-1

Archaeopteryx, el antecesor de las aves modernas de hace 147 millones de años. **A**, Molde del segundo y más perfecto fósil de *Archaeopteryx*, que fue descubierto en una cantera de caliza bávara. Se han descubierto un total de seis ejemplares, el más reciente en 1987. **B**, Reconstrucción de *Archaeopteryx*.

A, Cortesía del Museo Americano de Historia Natural.

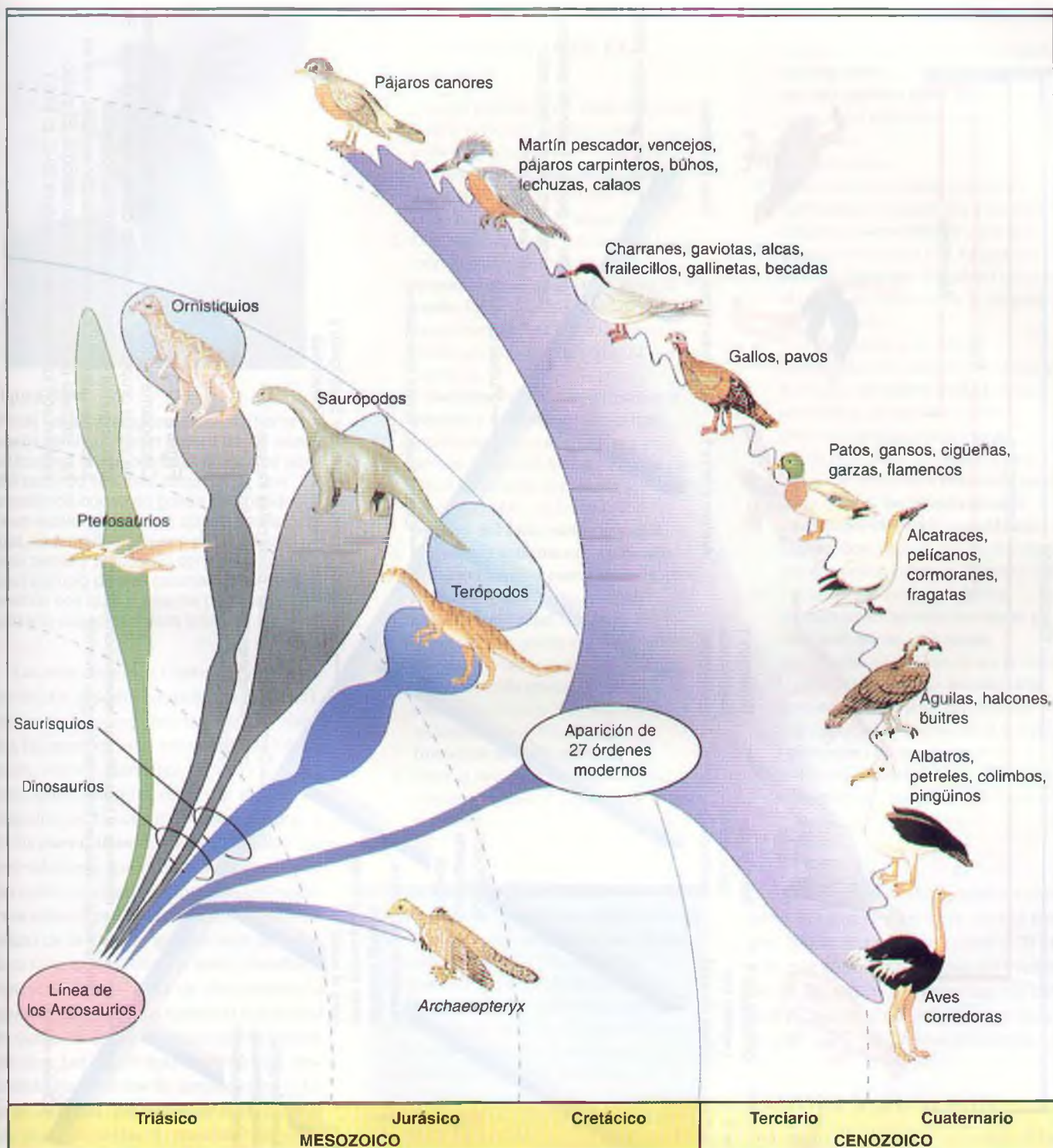
nario porque probaba, más allá de toda duda razonable, la relación filogenética entre aves y reptiles.

Los zoólogos han reconocido desde antiguo la semejanza de aves y reptiles. Los cráneos de ambos se unen a la primera vértebra del cuello mediante una articulación «en bola», el cóndilo occipital (los mamíferos tienen dos cóndilos). Las aves y los reptiles tienen un único hueso en el oído medio, el estribo (los mamíferos tienen tres huesos en el oído medio). Tanto aves como reptiles poseen una mandíbula inferior compuesta por cinco o seis huesos, mientras que la de los mamíferos presenta un único hueso, el dentario. Las aves y los reptiles eliminan sus desechos nitrogenados en forma de ácido úrico, los mamíferos lo hacen como urea. Tanto aves como reptiles ponen huevos similares, con yema, en los que el embrión comienza su desarrollo en la superficie, con divisiones poco profundas.

El gran zoólogo inglés Thomas Henry Huxley estaba tan impresionado con estas y otras semejanzas anatómicas y fisiológicas entre aves y reptiles que llamó a las primeras «reptiles glorificados» y las clasificó en un grupo de dinosaurios denominados terópodos (Figuras 30-2 y 30-3). Estos dinosaurios comparten muchos caracteres derivados con las aves, el más obvio de los cuales es un cuello largo y móvil, en forma de S. Como se muestra en el cladograma (Figura 30-3), los terópodos pertenecen a un linaje de reptiles diápsidos, los arcosaurios, que incluye a los cocodrilos y a los pterosaurios, así como a los dinosaurios. Actualmente se dispone de pruebas incontestables de que Huxley tenía razón: la afinidad filogenética más estrecha de las aves se encuentra en los dinosaurios terópodos. De hecho, el único rasgo anatómico que se requiere para ligar a los antecesores de las aves con los terópodos son las plumas, y esto se logró con el descubrimiento de *Archaeop-*

teryx. Sin embargo, recientemente se han descubierto fósiles que complican el panorama del origen de las aves, renovando el debate sobre qué grupo de amniotas fue el antecesor de las aves.

En 1983, el descubrimiento en Texas de un pequeño reptil del Triásico con varias características de ave ha abierto un apasionado debate sobre el origen de las aves. Bautizado *Protoavis texensis* («primera ave tejana»), este controvertido fósil fue considerado por su descubridor como el fósil de ave más antiguo, 75 millones de años anterior a *Archaeopteryx*. No obstante, otros especialistas creen que este animal es en realidad un pequeño dinosaurio terópodo carnívoro, y ponen en duda la interpretación «aviar» de los rasgos de *Protoavis*. Por el momento, *Archaeopteryx* sigue manteniéndose en su rama como el primer ave de que se tiene noticia.

**Figura 30-2**

Evolución de las aves modernas. De los 27 órdenes actuales solamente se muestran los 9 mayores. El ave más antigua que se conoce, *Archaeopteryx*, vivió en el Jurásico superior, hace aproximadamente 147 millones de años. *Archaeopteryx* comparte muchos aspectos especializados de su esqueleto con los dinosaurios terópodos, y se considera que evolucionó dentro de su línea. La evolución de los modernos órdenes de aves se produjo de forma muy rápida durante los periodos Cretácico y Terciario inferior.

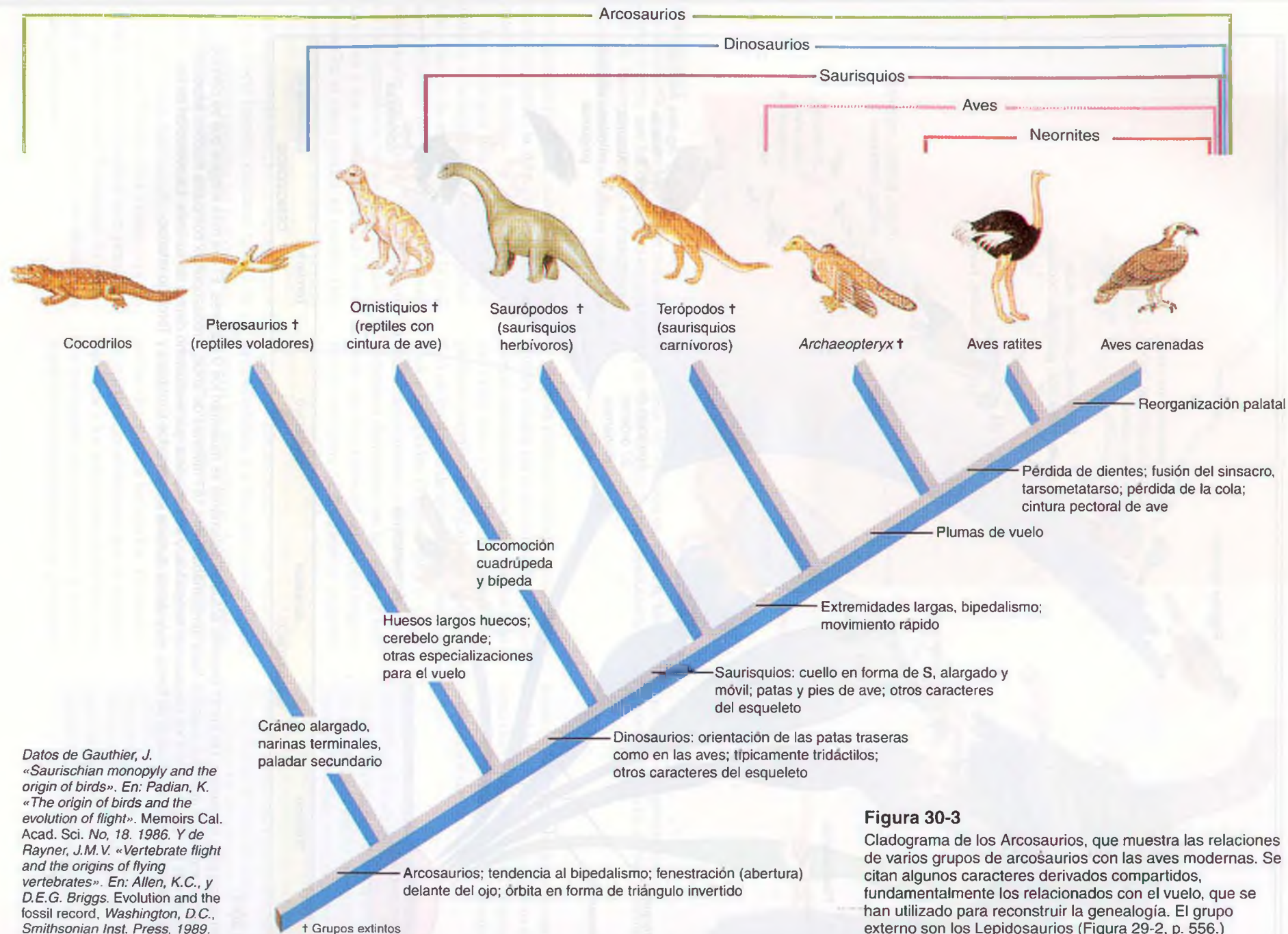


Figura 30-3

Cladograma de los Arcosauroides, que muestra las relaciones de varios grupos de arco-sauroides con las aves modernas. Se citan algunos caracteres derivados compartidos, fundamentalmente los relacionados con el vuelo, que se han utilizado para reconstruir la genealogía. El grupo externo son los Lepidosauroides (Figura 29-2, p. 556.)



Figura 30-4

Una de las más raras aves en una tierra extraña es el cormorán áptero de las islas Galápagos (*Nannopterum harrisi*) que aquí está secando sus alas después de una incursión de buceo en busca de comida. Es un excelente nadador que, a través del agua, se propulsa con sus patas para cazar peces y pulpos. El cormorán áptero es un ejemplo de ave carenada (tiene un esternón con quilla), que ha perdido la quilla y la capacidad para volar.

Las aves vivientes (Neornites) se dividen en dos grandes grupos: (1) **ratites** (L. *ratitus*, marcado como un eje, de *ratis*, eje), las grandes aves no voladoras (aves-truces, emúes, ñandúes, casuaris) y los kiwis, que tienen un esternón plano con músculos pectorales mal desarrollados, y (2) las **carenadas** (L. *carina*, quilla), las aves voladoras que presentan un esternón con quilla en el que se insertan los poderosos músculos del vuelo. Esta división se originó de la idea de que las aves no voladoras (avestruces, emúes, kiwis, ñandúes) representan una línea de descendencia separada que nunca adquirió la capacidad del vuelo. Hoy día se rechaza totalmente esta idea. Las ratites tipo avestruz han descendido claramente de antecesores voladores. Además, no todas las aves carenadas pueden volar y muchas de ellas carecen incluso de quilla (Figura 30-4). La incapacidad para el vuelo ha aparecido independientemente dentro de muchos grupos de aves; el registro fósil revela la existencia de chochines, palomas, papagayos, grullas, patos, alcas e incluso lechuzas incapacitadas para volar; los pingüinos no vuelan, pero usan sus alas para «volar en el agua» (p. 205). La pérdida de la capacidad de vuelo casi siempre ha evolucionado en islas en las que existen pocos

CARACTERÍSTICAS DE LA CLASE AVES

1. Cuerpo normalmente fusiforme, con cuatro regiones: cabeza, cuello, tronco y cola; **cuello desproporcionadamente largo** como órgano de equilibrio y ayuda en la recolección de alimento.
2. Dos pares de extremidades con las extremidades **anteriores normalmente adaptadas para el vuelo**; las posteriores modificadas de varias formas para posarse, andar y nadar; pie con cuatro dedos (2 ó 3 en algunos).
3. **Cobertura epidérmica formada por plumas y escamas en las patas**; tegumento fino con epidermis y dermis; sin glándulas sudoríparas; una glándula sebácea o aceitosa sobre la base de la cola, en la rabadilla; **plumas del oído rudimentarias**.
4. **Esqueleto totalmente osificado con cavidades neumáticas**; huesos del cráneo fusionados con un **cóndilo occipital**; mandíbulas cubiertas con **picos córneos; sin dientes**; costillas con salientes de refuerzo; **cola corta**; el esternón está bien desarrollado, con una quilla, o reducido, sin quillas; **un único hueso en el oído medio**.
5. Sistema nervioso bien desarrollado, con un **encéfalo** y 12 pares de nervios craneales.
6. Sistema circulatorio con un **corazón cuatripartito**, con **persistencia del cayado aórtico derecho**; sistema porta renal reducido; eritrocitos nucleados.
7. Endotérmicos.
8. Respiración mediante pulmones ligeramente expansibles, provistos de delgados **sacos aéreos** entre los órganos viscerales y el esqueleto; **siringe (aparato fonador)** próxima al punto de unión entre la tráquea y los bronquios.
9. Sistema excretor de riñón metanéfrico; los uréteres se abren en la cloaca; **no existe vejiga**; orina semisólida; ácido úrico como principal residuo nitrogenado.
10. Sexos separados; testículos pares, con los vasos deferentes desembocando en la cloaca; **las hembras sólo presentan el ovario y oviducto izquierdos**; órgano copulador en los patos, gansos, ratites y en pocos más.
11. Fecundación interna, **huevos amnióticos con mucho vitelo y cáscaras duras, calcáreas**; membranas embrionarias en el huevo durante el desarrollo; **incubación externa**; los jóvenes pueden ser activos en el momento de la eclosión (**precoces**) o estar desnudos e indefensos (**altriciales**); determinismo sexual en las hembras, que son heterogaméticas.

Los cuerpos de las aves no voladoras están rediseñados de forma espectacular. Todas las restricciones del vuelo han sido eliminadas. La quilla del esternón se pierde, así como los músculos poderosos de vuelo (hasta el 17 % del peso corporal en las aves voladoras) al tiempo que otros aparatos especializados de vuelo desaparecen. Como el peso corporal ya no es una restricción, las aves no voladoras tienden a ser grandes. Algunas aves no voladoras extinguidas eran enormes: los moas gigantes de Nueva Zelanda pesaban más de 225 kg, y el pájaro elefante de Madagascar, la mayor ave que haya existido jamás, posiblemente llegaba a los 450 kg y tenía 2 m de altura.

depredadores terrestres. Las únicas aves no voladoras que viven en los continentes hoy son las grandes ratites, tales como el avestruz, el ñandú, el casuario y el emú,

capaces de desarrollar grandes velocidades a la carrera para huir de sus enemigos. El avestruz puede correr a 70 km/h, y se pretende haber registrado velocidades de 96 km/h. La evolución y la dispersión de las aves no voladoras se tratan en las pp. 163 y 797, respectivamente.

FORMA Y FUNCIÓN

Del mismo modo que un avión debe ser diseñado y construido según condiciones aerodinámicas estrictas, si ha de volar, así deben las aves enfrentarse a los requisitos estructurales precisos que les permiten ser animales aéreos. Todas las adaptaciones especiales que se encuentran en los seres voladores contribuyen a dos cosas: más potencia y menos peso. El vuelo por parte del hombre se hizo posible cuando desarrolló una máquina de combustión interna y aprendió a reducir

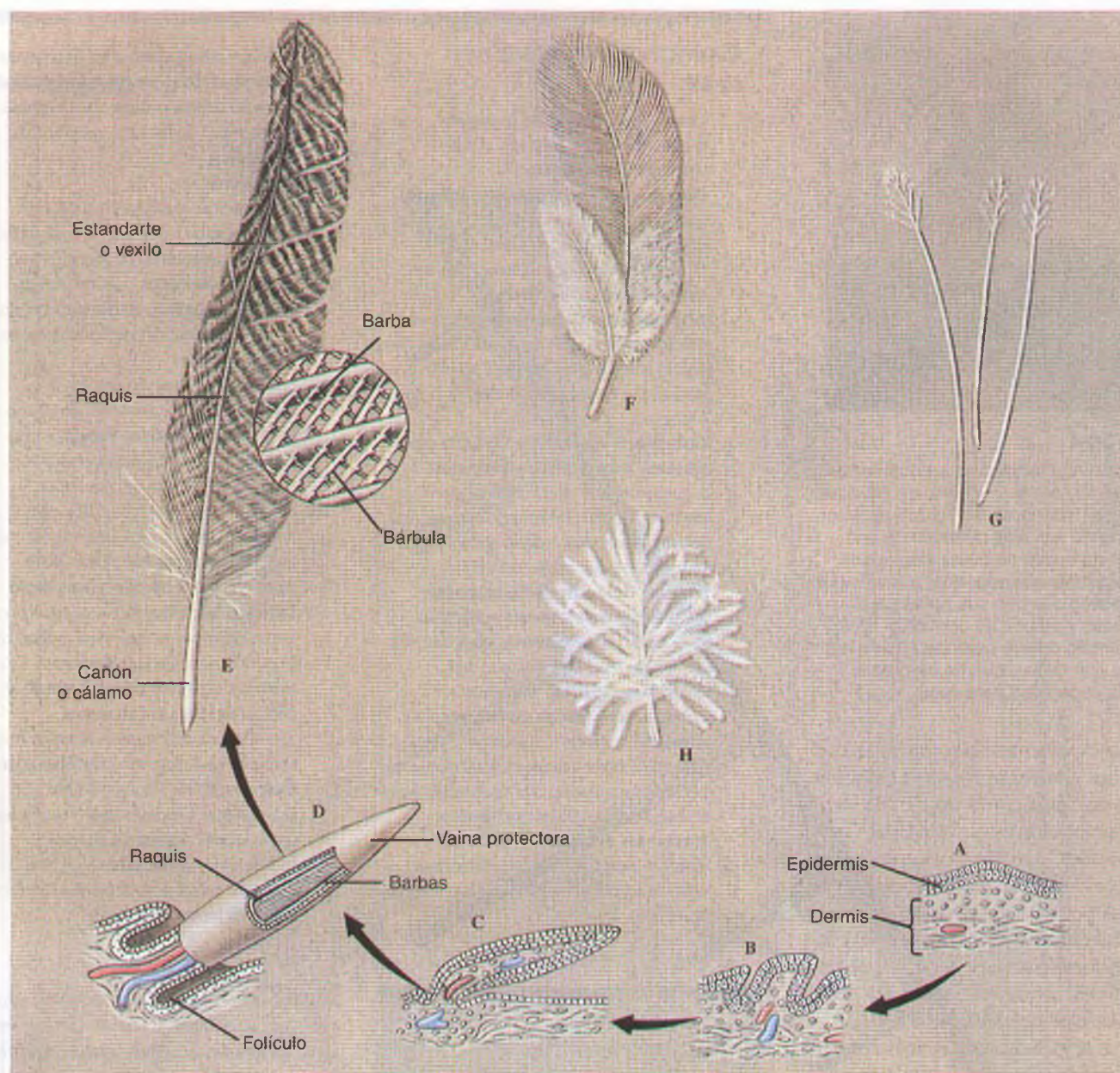


Figura 30-5.

Tipos de plumas de aves y su desarrollo. **A a E**, Estados sucesivos en el desarrollo de una pluma cobertera. El crecimiento se realiza dentro de una vaina protectora, **D**, que se rasga cuando el crecimiento ha terminado y permite desplegarse a la pluma madura. **F a H**, Otras variedades de plumas que incluyen una pluma cobertera con un raquis secundario, **F**, filoplumas, **G**, y una pluma de revestimiento o plumón, **H**.

la relación de peso a potencia hasta un punto crítico. Las aves hicieron esto hace millones de años, pero además hacen mucho más que volar: deben alimentarse y convertir la comida en un combustible de alta energía; escapar a los depredadores; deben ser capaces de reparar sus propios daños; y deben ser capaces de enfriarse en caso de que estén sobrecalentadas, o de calentarse cuando se encuentran en situaciones de mucho frío; y, lo más importante de todo, deben reproducirse.

PLUMAS

Una pluma es muy ligera y, sin embargo, posee una increíble rigidez y fuerza tensional. Las plumas más típicas son las de **contorno o coberteras**, que cubren y delimitan el cuerpo del ave. Una típica pluma cobertera consta de un **cálamo** hueco o escapo que está metido en un foliculo dentro de la piel y un **raquis** (eje), continuación del cálamo, portador de numerosas **barbas** (Figura 30-5). Las barbas están ordenadas de forma parale-

la y se disponen diagonalmente hacia afuera a ambos lados, para formar una superficie plana y extensa, que denominamos limbo o **estandarte** (vexillo). Pueden existir en él varios cientos de barbas.

Si la pluma es examinada con microscopio, cada barba parece ser una réplica en miniatura de la pluma, con numerosos filamentos paralelos llamados **bárbulas**, que se disponen a ambos lados de la barba y se extienden lateralmente a partir de ella. Puede haber hasta 600 bárbulas a ambos lados de una barba, lo que supo-

ne más de un millón de bárbulas para cada pluma. Las bárbulas de una barba se solapan con las bárbulas de una barba vecina, y de una forma tal que quedan enlazadas con gran tenacidad mediante pequeños ganchos. En caso de que dos barbas adyacentes se separasen, y se necesita una considerable fuerza para separar un estandarte, vuelven a unirse instantáneamente al pasar la pluma por las puntas de los dedos. El ave, por supuesto, hace esto con su pico y gran parte de su tiempo lo dedican al acicalamiento para mantener a las plumas en perfectas condiciones.

Tipos de plumas

Existen diferentes tipos de plumas en las aves, que realizan diferentes funciones. Las **plumas coberteras** (Figura 30-5E) dan al ave su forma externa y son el tipo que se ha descrito. Las coberteras que se extienden más allá del cuerpo y se utilizan en el vuelo se denominan **plumas de vuelo** (rectrices o timoneras y remeras). Las plumas protectoras o **plumón** (Figura 30-5H) son suaves penachos escondidos por debajo de las plumas coberteras. Son suaves porque sus bárbulas carecen de ganchos. Son especialmente abundantes en el pecho y el abdomen de las aves acuáticas y en los pollos de aves cinegéticas, y sirven principalmente para conservar el calor. Las **filoplumas** (Figura 30-5G) tienen aspecto de pelos o de plumas degeneradas; cada una de ellas es un débil raquis con un penacho de pequeñas barbas en el extremo. Son los «pelos» de una gallina desplumada, y no se les conoce función alguna. Las cerdas alrededor de las comisuras bucales de los vencejos y chotacabras son posiblemente filoplumas modificadas. Un cuarto tipo de pluma muy modificada, llamado **plumón polvera**, aparece en las garzas, avetoros, halcones y papagayos. Sus extremos se desintegran a medida que crecen, y van soltando un polvo con aspecto de talco, que ayuda a impermeabilizar las plumas y a proporcionarles brillo metálico.

Origen y desarrollo

Igual que una escama de reptil, de la que es homóloga, la pluma crece a partir de una elevación epidérmica superpuesta a una papila dérmica que la nutre (Figura

30-5A). Sin embargo, en vez de aplanarse igual que una escama, la pluma se enrolla como un cilindro o esbozo de pluma que se hunde en un folículo plumoso a partir del cual crecerá. Durante el crecimiento se añaden pigmentos (lipocromos y melanina) a las células epidérmicas. Conforme la pluma se hace más grande, y al final de su crecimiento, las barbas y el raquis, que eran blandos, se endurecen por el depósito de queratina. La funda protectora se rasga, lo que permite que salga el extremo de la pluma y se desplieguen las barbas.

Muda

Cuando está totalmente desarrollada una pluma, como un pelo de un mamífero, es una estructura muerta. La sustitución o muda de las plumas es un proceso muy ordenado. Con la excepción de los pingüinos o pájaros niño, que mudan en su totalidad en un determinado momento, las plumas son reemplazadas gradualmente para evitar la aparición de parches desprovistos de ellas. Las plumas remeras y timoneras son sustituidas en pares exactos, uno en cada lado del cuerpo, de tal manera que se mantenga el equilibrio (Figura 30-6). Los reemplazos aparecen antes de que el siguiente par se haya perdido, y la mayor parte de las aves pueden continuar volando sin mayores inconvenientes.

Figura 30-6

Águila pescadora, *Pandion haliaetus* (orden Falconiformes), posándose en el nido. Obsérvense las álulas (*flechas*). Las plumas se mudan según una secuencia estrictamente por pares, de modo que se mantiene el equilibrio durante el vuelo.



El llamativo color de las plumas es de dos tipos: pigmentario y estructural. Las plumas rojas, naranjas y amarillas han sido coloreadas por pigmentos (lipocromos) depositados en las barbillas de la pluma según se van formando. Los colores negro, pardo-rojizo y gris son producidos por otro pigmento, la melanina. Las plumas azules de arrendajos y roqueros no son debidas a pigmentos, sino a fenómenos de difracción de la luz de onda más corta producidos por una serie de partículas dentro de la pluma; esto se llama coloración estructural. Las plumas azules suelen superponerse sobre zonas de melanina que absorben algunas ondas luminicas, intensificando el azul. Tales plumas tienen el mismo aspecto, se las mire por donde se las mire. Los colores verdes son casi siempre una combinación de pigmentos amarillos y una estructura de pluma azul. Otro tipo de color estructural es el bello color iridiscente de muchas aves, que oscila desde el naranja, rojo o cobre hasta el verde, azul y violeta. El color iridiscente está basado en fenómenos de interferencia que refuerzan, debilitan o anulan las ondas luminicas. Los colores iridiscientes pueden cambiar con el ángulo de vista; el quetzal, por ejemplo, puede verse verde desde un punto y azul desde otro. Dentro del Reino Animal, sólo los peces de los arrecifes de coral rivalizan con las aves en intensidad y espectacularidad de colorido.

nientes durante el período de muda; solamente los patos y los gansos pierden a la vez todas sus plumas primarias, con lo que quedan incapacitados para el vuelo durante la fase de muda, llamada mancha. Muchos se preparan con antelación, trasladándose a lagos o charcas aisladas donde puedan encontrar alimento y escapar más fácilmente de los enemigos. Casi todas las aves mudan por lo menos una vez al año, normalmente a finales de verano, después de la estación de cría.

ESQUELETO

Una de las principales adaptaciones que permiten al ave volar es el poco peso de su esqueleto. Comparado con el de *Archaeopteryx*, el esqueleto de las aves modernas está muy modificado para el vuelo (Figura 30-7A). Mientras que *Archaeopteryx* tenía huesos macizos como los de los reptiles, los de las aves actuales son increíblemente ligeros, delicados y ocupados por cavidades neumáticas; sin embargo, estos huesos **neumatizados** (Figura 30-8) son fuertes. El esqueleto de una fragata, con una envergadura de 2,1 m pesa sólo 114 g, menos que el peso de la totalidad de sus plumas.

Como los arcosaurios, las aves evolucionaron a partir de antecesores con cráneos diápsidos (p. 554). Sin embargo, se han especializado tanto que es difícil detectar algún rasgo del estado diápsido original. El cráneo de una paloma es sólo el 0,21 % de su peso corporal; el cráneo de una rata, en contraste, pesa el 1,25 %. El cráneo de las aves está casi todo él fusionado en una pieza. La caja craneal y órbitas son grandes para acomodar un encéfalo prominente y grandes ojos que se necesitan para una coordinación motora rápida y una visión extraordinaria.

En *Archaeopteryx*, ambas mandíbulas tenían dientes en alvéolos, un carácter arcosaurio. Las aves actuales carecen de dientes, y poseen un pico córneo (queratinizado) alrededor de los huesos de las mandíbulas. La mandíbula inferior es un conjunto de varios huesos que se articulan sobre dos huesos móviles, los cuadrados. Esto hace posible una acción de doble encaje que permite abrir ampliamente la boca. La mayoría de las aves tienen cráneos cinéticos (los cráneos cinéticos de los lagartos se describen en la p. 561). La unión de la mandíbula superior

al cráneo es flexible; esto permite a la mandíbula superior moverse ligeramente, lo que aumenta la abertura. En algunas aves, como los loros y los periquitos, la mandíbula superior es especialmente flexible porque está articulada con el cráneo.

La columna vertebral de las aves está altamente especializada para el vuelo, con la rigidez como su característica más llamativa. La mayor parte de las vértebras, exceptuando las **cervicales** del cuello, se fusionan entre sí y con las de los huesos de la cintura pelviana para formar un eje rígido, pero ligero, que soporta las partes posteriores y da rigidez al ave durante el vuelo. Para contribuir a esta rigidez, las costillas en general suelen encontrarse fusionadas con las vértebras, la cintura pectoral y el esternón. Excepto en las aves no voladoras, el esternón está provisto de una quilla ancha y delgada, que es el lugar de inserción de los poderosos músculos del vuelo. Como *Archaeopteryx* carecía de esternón (Figura 30-7B) no había un anclaje para los músculos de vuelo. Ésta es la razón por la que *Archaeopteryx* no podía realizar batidos alares como las aves actuales. Sin embargo, sí tenía una fúrcula (el hueso de los deseos), a la que se habían unido suficientes músculos pectorales como para llevar a cabo vuelos débiles. Los huesos de las extremidades anteriores se han modificado enormemente para el vuelo. Son huecos, con lo que son menos pesados, y se reducen en número, ya que, en algunos casos, algunos también se fusionan entre sí. A pesar de estas alteraciones, el ala del ave es claramente una readaptación del apéndice básico de los tetrápodos del cual se origina (p. 535), y todos los elementos, antebrazo, brazo, muñeca y dedos, están representados en forma modificada (Figura 30-7). Las patas de las aves han sufrido modificaciones menos pronunciadas que las alas, ya que están todavía diseñadas principalmente para la marcha, aunque muchas sirven también para posarse y, ocasionalmente, algunas para nadar, como ocurría con sus antecesores arcosaurios.

SISTEMA MUSCULAR

Los músculos locomotores de las alas son relativamente voluminosos para responder a las demandas del vuelo. El mayor es el **pectoral**, que abate las alas durante el vuelo. Su antagonista es el músculo

supracoracoideo, que la eleva (Figura 30-9). Sorprendentemente, quizás, este último no está localizado en el dorso (cualquiera que se haya servido el lomo de un ave sabe que tiene muy poca carne), sino que está localizado por debajo del pectoral en el mismo pecho. Está anclado por un tendón a la rama superior del húmero, de tal manera que tira de él desde abajo, gracias a una ingeniosa disposición de «soga y polea». Ambos músculos se encuentran anclados a la quilla. De este modo y con la masa muscular situada en una zona baja del cuerpo, la estabilidad aerodinámica mejora considerablemente.

La principal masa muscular de la perna se localiza en el muslo, rodeando al fémur, aunque una masa menor se encuentra en el tibiotarso (la zanca)*. Tendones delgados pero fuertes se extienden hacia abajo a través de finas vainas hasta los extremos de los dedos del pie. Consecuentemente, los pies prácticamente carecen de músculo, lo que explica el aspecto delicado de la pata del ave. Esta disposición sitúa a la principal masa muscular cerca del centro de gravedad del ave, y, al mismo tiempo, permite gran agilidad de los pies, delgados y ligeros; y como éstos están principalmente compuestos de hueso, tendones y una dura y escamosa piel, resisten muy bien las bajas temperaturas. Cuando un ave se posa sobre una rama, se activa un curioso mecanismo de bloqueo de los dedos (Figura 30-10), evitando que el ave se suelte de su apoyo mientras está dormida. Este mismo mecanismo es el que provoca un cierre automático del talón de un halcón o de una lechuza cuando su pata choca contra el cuerpo de la víctima. La poderosa sujeción del ave de presa ha sido descrita por L. Brown**:

Quando un águila se agarra a conciencia, la mano de uno se queda agarrotada y resulta del todo imposible liberarla o simplemente aflojar el

* N. del T. Nótese que lo que en el lenguaje corriente se denomina «muslo» de las aves de corral no es la parte de la extremidad inferior en que se encuentra el fémur (el verdadero muslo, que en la pollería llamamos «contramuslo»), sino el tibiotarso. El error está tan extendido y asentado que resulta imposible de rectificar. ¿Quién pediría en un restaurante «pantorrillas de pollo en pepitoria»?

** Brown, L. 1970. *Eagles*. New York. Arco Publishing.

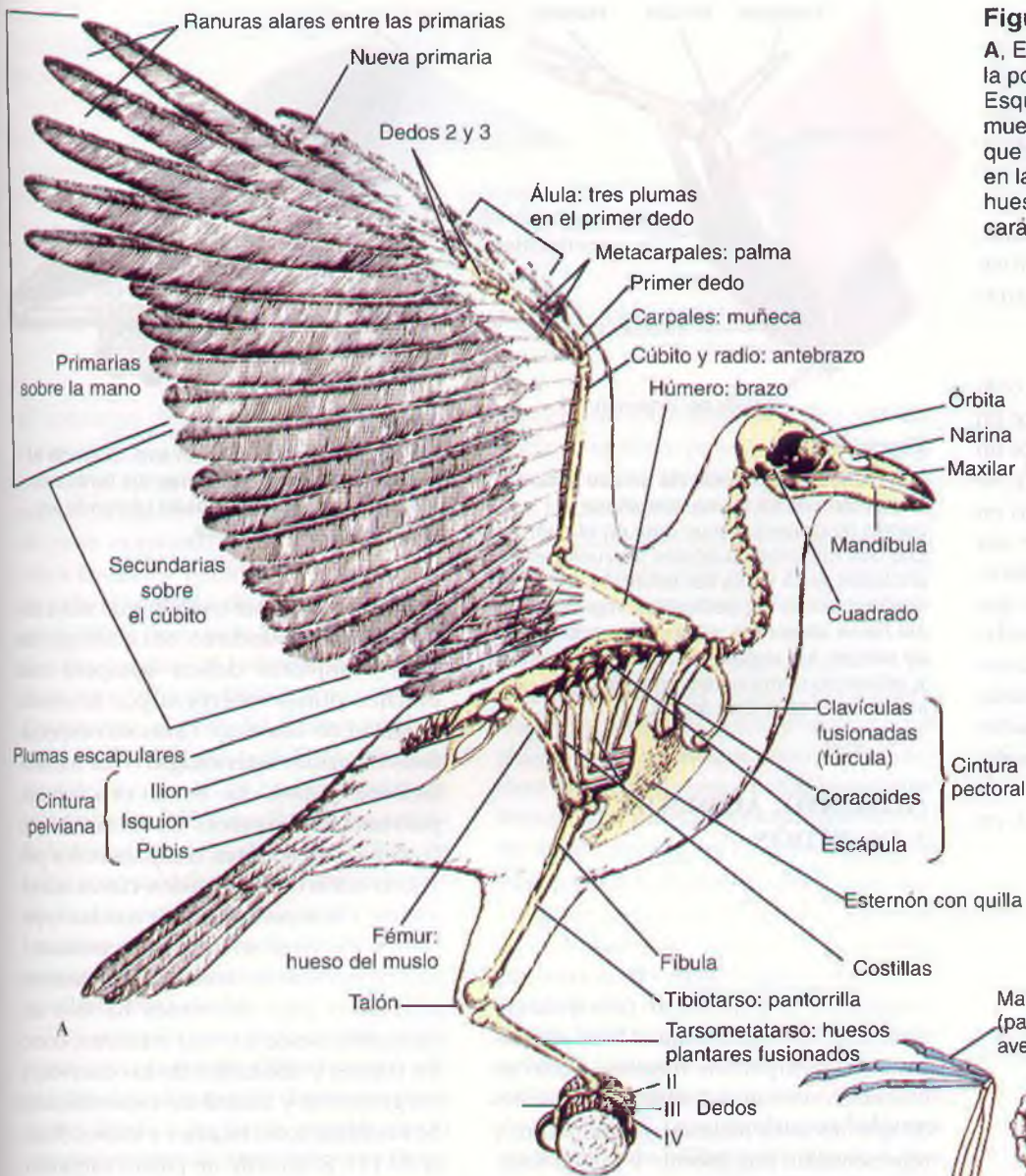
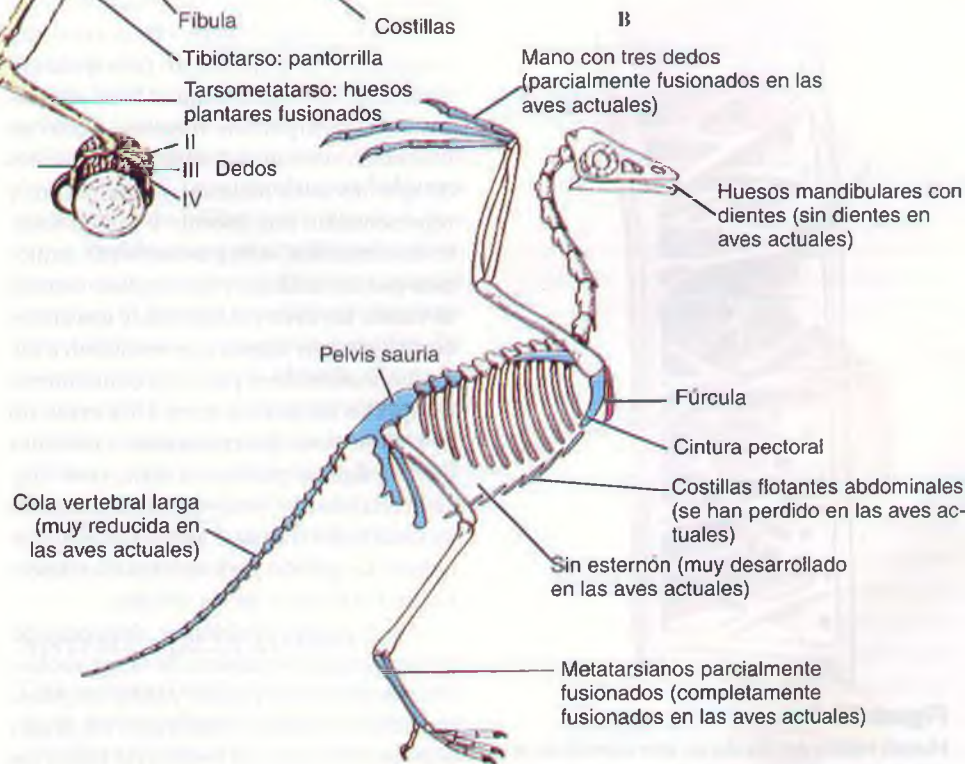


Figura 30-7

A, Esqueleto de un cuervo que muestra la posición de las plumas remeras. **B**, Esqueleto de *Archaeopteryx* en el que se muestran los huesos reptilianos (en azul) que se han perdido o modificado mucho en las aves modernas. La fúrcula (el hueso de los deseos, en rojo) es un carácter nuevo, propio de las aves.



Esqueleto de *Archaeopteryx*

pinzamiento de los dedos del águila con la otra mano. Sólo se puede esperar entonces a que el ave decida relajar la contracción y, mientras se espera, se dispone del suficiente tiempo para darse cuenta de que un animal así aprisionado, tal como un conejo, quedaría rápidamente paralizado, incapaz de respirar, y quizá, perforado de forma múltiple por las garras del agresor.

Las aves han perdido la larga cola reptiliana, que todavía era evidente en *Archaeopteryx*, y la han sustituido por un grupo de músculos sobre los que se insertan las plumas de la cola como en un alfilerero. Esta formación contiene una increíble variedad de pequeños músculos, más de 1000 en algunas especies, que controlan a las cruciales plumas caudales. Pero el sistema muscular más complejo de todos se encuentra en el cuello de las aves; los delgados y acordonados músculos subdivididos y entrelazados elaboradamente dotan al cuello de una increíble flexibilidad, desconocida en otros vertebrados.



Figura 30-8

Hueso hueco del ala de un ave canora en el que se muestran las estructuras de refuerzo y las oquedades que reemplazan a la médula del hueso. Tales huesos «neumatizados» son notablemente ligeros y fuertes.

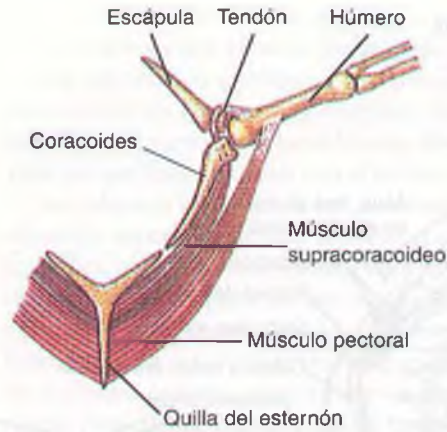


Figura 30-9

Los músculos del vuelo de un ave están dispuestos de tal forma que sitúan el centro de gravedad muy bajo en el cuerpo. Los dos mayores músculos de vuelo están anclados en la quilla del esternón. La contracción de los pectorales impulsa el ala hacia abajo. Así, cuando los pectorales se relajan, los supracoracoides se contraen y, actuando como un sistema de polea, impulsan el ala hacia arriba.

ALIMENTO, ALIMENTACIÓN Y DIGESTIÓN

Las aves han evolucionado a la par que los recursos alimentarios en casi todos los ambientes de la tierra. Al principio de su evolución, la mayor parte de las aves eran carnívoras y se alimentaban principalmente de insectos. Éstos estaban bien establecidos en la superficie terrestre, tanto en variedad como en número, mucho antes de que las aves hiciesen su aparición, y representaban una enorme y valiosa fuente de alimentos, sólo parcialmente explotada por los anfibios y los reptiles. Gracias al vuelo, las aves podían cazar insectos y llegar a ellos en lugares que resultaban totalmente inaccesibles para sus compañeros tetrápodos anclados a tierra. Hoy existe un ave para cazar prácticamente cualquier insecto; algunas perforan la tierra, otras buscan en la madera, otras se dedican a escrutar cada hoja o ramita e incluso las hay que tantean las galerías perforadas por los insectos en los troncos de los árboles.

Muchas aves también se alimentan de otros animales (lombrices de tierra, moluscos, crustáceos, peces, ranas, reptiles, mamíferos e incluso otras aves). Un grupo muy grande, casi un quinto de todas las aves, se alimenta de néctar. Algunas aves son omnívoras (a menudo denominadas **eurífagas** o «de amplio espectro trófico»),

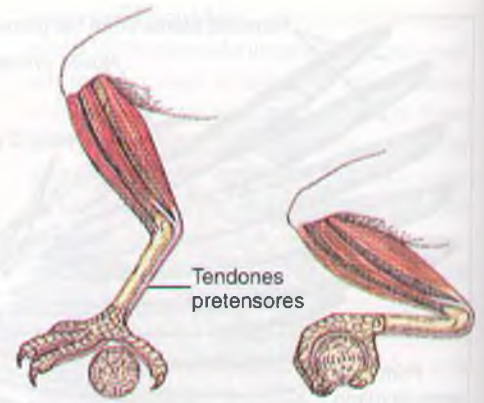


Figura 30-10

Mecanismo para posarse en una rama. Cuando el ave reposa sobre una rama, los tendones automáticamente se tensan cerrando los dedos alrededor de esta.

que pueden comer todo lo que sea estacionalmente abundante. Sin embargo, las aves omnívoras deben competir con muchos otros omnívoros por la misma variedad de alimento. Otras son especialistas (llamadas **estenófagas** o «de alimentación estricta»), que tienen una ventaja, pero también un precio. En el caso de que la comida se reduzca o desaparezca por alguna razón (enfermedades, climas adversos, etc.), la supervivencia de muchas especies puede verse seriamente amenazada.

Los picos de las aves están fuertemente adaptados para diferentes hábitos alimentarios, desde los más comunes, como los fuertes y abultados de los cuervos, a los grotescos y altamente especializados de los flamencos, tucanes y calaos (Figura 30-11). El pico de un pájaro carpintero es recto, duro y con aspecto de cortafíos. Sujeto a un tronco, sirviéndose también de su cola como soporte, un picamaderos puede perforar la madera para construir nidos o para dejar expuestas las galerías donde se encuentran los insectos; a continuación utilizan sus largas, erizadas y flexibles lenguas para capturar los insectos en sus propios escondrijos. El cráneo del picamaderos está especialmente engrosado para absorber los impactos de estos movimientos perforadores.

¿Cuánto comen las aves? Por una curiosa paradoja, la fase «comer como un pájaro» es sinónima de un apetito minúsculo; sin embargo, debido a su intenso metabolismo son animales voraces. Las aves pequeñas comen relativamente más que las grandes, ya que su tasa metabólica es también mayor. Esto se debe a que



Figura 30-11

Algunos picos de distintas aves, que muestran diferentes adaptaciones.

el consumo de oxígeno aumenta sólo como el 75 % del aumento de peso corporal. Por ejemplo, la tasa metabólica de reposo (oxígeno consumido por gramo de peso corporal) de un colibrí es 12 veces la de una paloma y 25 veces la de un gallo. Un colibrí de 3 g puede consumir el 100 % de su peso corporal en comida todos los días; un herrerillo de 11 g, un 30 %, y un gallo de 1880 g, sólo el 3,4 %. Obviamente, el peso del alimento consumido también depende del contenido de agua de la comida, ya que ésta no tiene valor nutritivo. Se calculó que un ampolis bohemio de 57 g devoraba 170 g de bayas acuosas del género *Cotoneaster* por día, lo que representa ¡tres veces su peso! Los pájaros granívoros de tamaños equivalentes quizá coman solamente 8 g de semillas sólidas diariamente.

Las aves procesan rápidamente su alimento con un equipo digestivo muy eficaz. Un alcaudón puede digerir un ratón en tres horas y las bayas pueden pasar completamente a lo largo del tracto digestivo de un mirlo en tan sólo 30 minutos. Además, las aves utilizan un alto porcentaje de la comida que ingieren. No hay dientes en la boca y las mal desarrolladas glándulas salivales segregan principalmente moco para humedecer la comida y la lengua coriácea y delgada. Hay pocas papilas gustativas, aunque casi todas las aves pueden tener sentido del gusto en mayor o menor medida. Los colibríes y otros tienen lenguas adhesivas, y los picamaderos las tienen terminadas en estiletes. A la corta **faringe** le sigue un largo, muscular y elástico **esófago** que comunica con el **estómago**. Muchas aves presentan en este punto una dilatación (**buche**) en el extremo inferior del esófago, que sirve como cámara receptora o de almacenamiento de alimentos.

En las tórtolas, las palomas y los loros,

el buche no solamente almacena comida, sino que también produce «leche» gracias a la descamación de las células epiteliales que lo tapizan. Esta «leche de buche» es regurgitada tanto por los machos como por las hembras en la boca de los jóvenes pichones, y tiene mucho mayor contenido graso que la leche de vaca.

El estómago en sí está dividido en un **proventrículo**, que segrega jugos gástricos, y una **molleja** muscular tapizada con placas cornificadas, que sirven como piedras de molino para triturar la comida. Para ayudar en el proceso de trituración, las aves ingieren pequeñas piedrecillas u objetos rugosos y duros que almacenan en la molleja. Ciertas aves de presa, como las lechuzas, forman en el proventrículo pelotas de materiales indigeribles o egagrópilas, por ejemplo con pieles y huesos, y las expulsan por la boca. En la unión del intestino con el recto aparecen un par de **ciegos** que pueden estar bien desarrollados. Dos **conductos biliares** de la **vesícula biliar** o del hígado y dos o tres **conductos pancreáticos** desembocan en el duodeno, o primer tramo del intestino. El **hígado** es relativamente grande y bilobulado. La porción terminal del sistema digestivo es la **cloaca**, que también recibe los conductos genitales y los uréteres; en las aves jóvenes, la pared dorsal de la cloaca contiene la **bolsa de Fabricio**, un órgano productor de linfocitos B, que son importantes en la respuesta inmunitaria (p. 682).

SISTEMA CIRCULATORIO

El plan general de la circulación de las aves no es sustancialmente diferente del de los mamíferos. El corazón cuatripartito es grande, y con paredes ventriculares fuertes; por tanto, las aves comparten con los mamíferos una separación total de las circulacio-



Pelicano
Red de
pesca



Loro
Rompe nueces



Flamenco
Filtra fango



Anhinga
Arponea peces



Águila
Desgarra carne



Figura 30-12

Sistema respiratorio de un ave.

A. Pulmones y sacos aéreos. Se muestra solamente un lado del sistema bilateral de sacos aéreos. **B.** Movimiento de un único volumen de aire a través del sistema respiratorio del ave. Se necesitan dos ciclos respiratorios completos para movilizar el aire a través del sistema.

nes respiratoria y sistémica. Sin embargo, es el cayado aórtico derecho, en vez del izquierdo como en los mamíferos, el que conduce a la aorta dorsal. Las dos venas yugulares en el cuello están conectadas por una vena transversa, que es una adaptación para desviar la sangre de una yugular a otra, a medida que se gira la cabeza. Las arterias braquiales y pectorales, de las alas y pecho, son increíblemente grandes.

La tasa de latidos cardíacos es extremadamente rápida, y al igual que en los mamíferos, hay una relación inversa entre

frecuencia cardíaca y peso corporal. Por ejemplo, un pavo tiene una tasa cardíaca en los momentos de descanso de 93 pulsaciones por minuto aproximadamente; un gallo, 250, y un chochín pequeño, 500 cuando está descansando, que puede aumentar a la increíblemente rápida tasa de 1000 pulsaciones por minuto durante la fase de ejercicio. La presión sanguínea en las aves es aproximadamente equivalente a la de los mamíferos de tallas similares.

La sangre de las aves contiene **eritrocitos nucleados biconvexos** que son ligeramente más grandes que los de los mamíferos. Los **fagocitos** o células ameboides móviles de la sangre son increíblemente activos y eficientes para la reparación de heridas, así como para la destrucción de microbios.

SISTEMA RESPIRATORIO

El sistema respiratorio de las aves difiere radicalmente de los pulmones de reptiles y mamíferos, y está maravillosamente adaptado para enfrentarse a las altas exigencias metabólicas del vuelo. En las aves, las finas ramificaciones de los bronquios, en lugar de terminar en alvéolos como en los mamíferos, se desarrollan como una especie de tubos, los **parabronquios**, a través de los cuales el aire fluye continuamente. También es exclusivo el desarrollado sistema de nueve **sacos aéreos** interconectados, situados por pares en el tórax y el abdomen, y que incluso se extienden mediante diminutos tubos dentro de las médulas de los huesos largos (Figura 30-12). Los sacos aéreos están conectados a los pulmones de tal forma que quizá el 75 % del aire inspirado pasa de largo por éstos y fluye directamente dentro de los sacos aéreos posteriores, que servirán como reservorios de aire fresco. Al espirar, este aire oxigenado es canalizado a través del pulmón y recogido en los sacos aéreos anteriores. De éstos fluye directamente al exterior. La secuencia de flujo se muestra en la Figura 30-12. La ventaja de tal disposición es obvia: los pulmones reciben aire fresco, tanto durante la inspiración como durante la espiración. Una corriente casi continua de aire oxigenado pasa a través del sistema de parabronquios altamente vascularizados. Aunque muchos detalles del sistema

respiratorio de las aves no se conocen totalmente en la actualidad, está claro que se trata de un sistema más eficaz que el de cualquier otro vertebrado.

La enorme eficacia del sistema respiratorio de las aves se pone de manifiesto en el caso de los gansos de cabeza barrada que migran rutinariamente sobre las montañas del Himalaya; han sido vistos volando sobre el Everest (8848 m), en condiciones de hipoxia grave. Alcanzan altitudes de 9000 metros en menos de un día, sin el proceso de aclimatación que resulta imprescindible en las personas sólo para acercarse a las estribaciones del Everest.

Además de la respiración como principal función, el sistema de sacos aéreos ayuda a enfriar al ave durante un ejercicio prolongado. Una paloma, por ejemplo, produce aproximadamente 27 veces más calor cuando vuela que cuando está posada. Los sacos aéreos presentan numerosos divertículos, que se extienden dentro de los principales huesos neumáticos de las cinturas pectorales y pelvianas, de las alas y de las patas posteriores. Al contener aire recalentado, proporcionan una considerable capacidad de flotación al ave.

SISTEMA EXCRETOR

Los riñones pares, metanéfricos, relativamente grandes, están sujetos a la pared dorsal del abdomen, en una depresión contra las vértebras sacras y la pelvis. El riñón está compuesto de muchos miles de **nefronas**, cada una de las cuales consta de un corpúsculo renal y un túbulo renal. La orina se forma corrientemente a través de una filtración glomerular, seguida de modificación selectiva del filtrado en el túbulo (los detalles de esta secuencia están descritos en las pp. 662 a 665). La orina pasa a la **cloaca** a través de los **uréteres**, sin que exista vejiga urinaria.

Las aves, igual que los reptiles, excretan sus desechos nitrogenados en forma de ácido úrico en vez de urea, una adaptación que se originó con la evolución del huevo con cáscara (amniótico). En el huevo con cáscara, todos los productos de excreción deben permanecer en el interior de ésta junto con el embrión. Si se produjera urea, se podría acumular en

la solución, llegando a alcanzar rápidamente niveles tóxicos. El ácido úrico, sin embargo, cristaliza fuera de la solución y puede ser almacenado sin peligro dentro de la cáscara. Así, de una necesidad embrionaria se llega a una virtud adulta. Dado que el ácido úrico presenta una baja solubilidad, un ave puede excretar 1 g de ácido úrico con sólo 1,5 ó 3 ml de agua, mientras que en un mamífero puede necesitar hasta 60 ml de agua para excretar 1 g de urea. La concentración del ácido úrico se produce prácticamente en su totalidad dentro de la cloaca, donde se combina con materias fecales y se reabsorbe el agua. Así, a pesar de tener riñones mucho menos eficaces como órganos concentradores de solutos que los de los mamíferos, las aves pueden excretar ácido úrico casi 3000 veces más concentrado que en la sangre. Incluso los riñones más eficaces de los mamíferos, los de ciertos roedores desérticos, pueden excretar urea solamente 25 veces más concentrada que la plasmática.

Las aves marinas (y también las tortugas marinas) han desarrollado una original solución para excretar las grandes cantidades de sal ingerida con el alimento y con el agua que beben. El agua marina contiene aproximadamente un 3% de sal y es tres veces más salada que los fluidos corporales de un ave; sin embargo, el riñón del ave no puede concentrar sal en la orina por encima del 0,3 %. El problema se soluciona gracias a la presencia de **glándulas salinas** que se localizan una sobre cada ojo (Figura 30-13). Estas glándulas son capaces de excretar una solución altamente concentrada de cloruro sódico, casi el doble de la concentración del agua marina. La solución sale por las narinas externas o internas, lo que proporciona a las gaviotas, los petreles y otras aves marinas un moqueo perpetuo. El tamaño de las glándulas salinas en muchas aves depende de la cantidad de sal que ingieran con la dieta. Por ejemplo, una raza de azulones que vivía en un hábitat semimarinero en Groenlandia tenía glándulas de la sal 10 veces mayores que las de los azulones corrientes habitantes de aguas dulces.

SISTEMAS NERVIOSO Y SENSORIAL

Los sistemas nervioso y sensorial de un ave reflejan de forma precisa los proble-

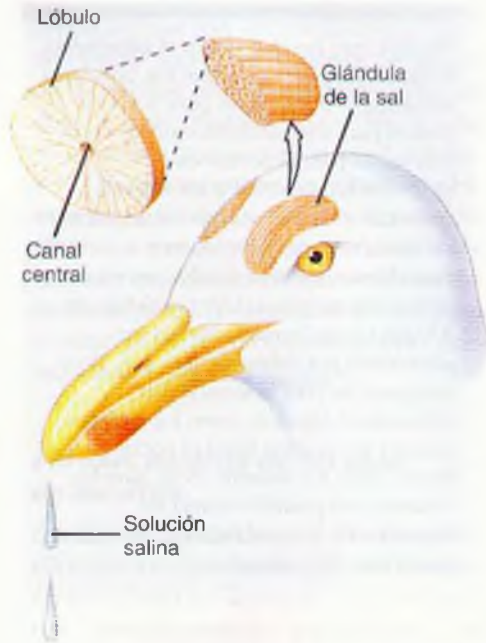


Figura 30-13

Glándulas salinas de un ave marina (gaviota). Hay una glándula salina por encima de cada ojo. La glándula está formada por una serie de lóbulos dispuestos paralelamente. Uno de estos lóbulos se ha dibujado en sección transversal muy aumentada. La sal es segregada a los numerosos túbulos dispuestos radialmente y, a continuación, fluye hacia un canal central que conduce a la nariz.

mas complejos del vuelo y una existencia de tipo eminentemente visual, a la que se deben la alimentación, el apareamiento, la defensa del territorio, la incubación y el cuidado de la prole, así como poder distinguir correctamente al amigo del enemigo. El encéfalo de un ave tiene **hemisferios cerebrales** bien desarrollados, **cerebelo** y un **techo mesencefálico (lóbulos ópticos)** (Figura 30-14). La corteza cerebral, que en los mamíferos se convierte en el principal centro de coordinación, es delgada, no está plegada y se encuentra poco desarrollada en general en las aves, pero el núcleo del cerebro, el llamado **cuerpo estriado**, se ha dilatado hasta convertirse en el primer centro integrador del encéfalo y controla actividades tales como la deglución, el canto, el vuelo y casi todas las actividades reproductoras instintivas. Las aves relativamente inteligentes, como los cuervos y los loros, tienen grandes hemisferios cerebrales, que superan con mucho a los que poseen aves menos inteligentes, como los gallos o las palomas. El

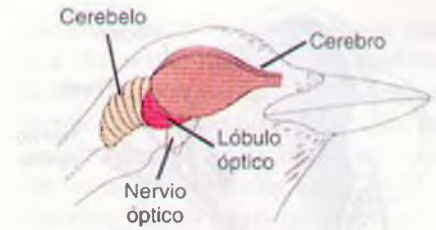


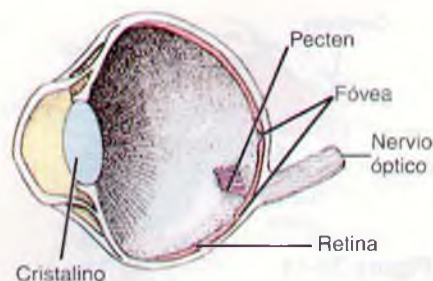
Figura 30-14

Encéfalo de ave en el que se muestran las principales divisiones.

cerebelo es un centro de coordinación vital, donde el sentido de la posición muscular, el del equilibrio, y las impresiones visuales son ensamblados y utilizados para coordinar el movimiento y el equilibrio. Los **lóbulos ópticos**, estructuras que sobresalen lateralmente en el cerebro medio, forman un aparato de asociación visual comparable a la corteza visual de los mamíferos.

Excepto en las aves no voladoras, en los patos y en los buitres, los sentidos del gusto y del olfato están mal desarrollados. Esta deficiencia, sin embargo, queda más que compensada por el buen sentido auditivo y la extraordinaria visión de estos animales, la más aguda de todo el Reino Animal. Igual que en los mamíferos, el oído de las aves está formado por tres regiones: (1) el **oído externo**, un canal conductor de los sonidos que se extiende hasta la **membrana timpánica**; (2) el **oído medio**, con una **columela** cilíndrica que transmite las vibraciones, y (3) el **oído interno**, donde se localiza el órgano de audición, la **cóclea**. La cóclea de las aves es mucho más corta que la cóclea enrollada de los mamíferos y, sin embargo, las aves pueden oír aproximadamente el mismo rango de frecuencias sonoras que los humanos. De hecho, el oído de las primeras supera ampliamente al oído de los segundos en su capacidad para diferenciar cambios de intensidad y para responder a rápidas fluctuaciones de tono.

El ojo de las aves se parece al de otros vertebrados en la estructura general, pero es relativamente más grande, menos esférico y casi inmóvil; en vez de girar sus ojos, las aves giran sus cabezas con sus cuellos largos y flexibles para abarcar la totalidad del campo visual. La **retina** (Figura 30-15), sensible a la luz, tiene una rica y estructurada provisión de bastones (para visión nocturna o crepuscular) y conos (para visión en color). Los conos predominan en

**Figura 30-15**

El ojo del halcón tiene todos los componentes estructurales del ojo de mamífero, además de una estructura aplanada peculiar, el pecten, que se supone sirve para nutrir la retina. La extraordinaria buena visión del halcón se atribuye a la extrema densidad de conos en su fóvea: 1,5 millones por fóvea, comparada con 0,2 millones en el caso del hombre.

las aves diurnas y las bastones son más numerosos en las aves nocturnas. Una característica diferencial del ojo de las aves es el «pecten» o peine, un órgano altamente vascularizado, anclado a la retina cerca del nervio óptico e inmerso dentro del humor vítreo (Figura 30-15). Se piensa que el pecten proporciona nutrientes y oxígeno al ojo. Debe hacer más, pero su función sigue siendo enigmática.

La posición de los ojos en la cabeza del ave está relacionada con su género de vida. Las formas herbívoras, que deben evitar a los depredadores, tienen los ojos localizados lateralmente para obtener una amplia visión del entorno; las aves de presa, como los halcones y las lechuzas, tienen los ojos dirigidos hacia adelante. En las aves rapaces y en algunas otras, la **fóvea**, la región retiniana de visión más aguda, queda localizada en una profunda depresión que hace necesario que el ave enfoque exactamente sobre el objetivo. Muchas aves, además, tienen dos fóveas en sus retinas (Figura 30-15): una central, para visiones monoculares agudas, y otra posterior para visión binocular. La chocha perdiz posiblemente puede ver binocularmente, tanto hacia delante como hacia atrás. Se cree que la agudeza visual de un halcón es ocho veces superior a la del hombre (lo cual le permite ver claramente un conejo agazapado a dos kilómetros) y la capacidad de una lechuza para ver en la oscuridad es más de 10 veces la capacidad de los humanos. Las aves tienen buena visión cromática, especialmente hacia los extremos rojos del espectro.

Muchas aves pueden ver en el ultravioleta, lo que las capacita para percibir caracteres ambientales inaccesibles para nosotros pero sí para los insectos (como las flores con «guías para el néctar» en el ultravioleta, que atraen a los insectos polinizadores). Varias especies de patos, colibríes, martines pescadores y paseriformes canoros pueden ver en el ultravioleta próximo (UV) por debajo de 370 nm (el ojo humano filtra la luz ultravioleta por debajo de 400 nm). ¿Para qué usan las aves la sensibilidad ultravioleta? Algunos, como los colibríes, pueden ser atraídos hacia el néctar de las flores, como los insectos. Pero, para los restantes, los posibles beneficios derivados de la sensibilidad al ultravioleta son objeto de conjeturas.

VUELO

¿Qué desencadenó la evolución del vuelo en las aves, esa capacidad para elevarse libres sobre la tierra que prácticamente todo ser humano ha soñado con poder realizar en algún momento? La evolución hacia el vuelo fue el resultado de una serie de presiones selectivas complejas. El aire era un hábitat relativamente inexplorado, repleto de insectos voladores que podían servir de alimento. El vuelo también ofrecía la posibilidad de huida frente a tetrápodos terrestres, y la oportunidad de viajar lejos y rápidamente para establecer nuevas áreas de cría, así como para beneficiarse de un clima anual perpetuamente favorable, emigrando al Norte o al Sur, según las estaciones.

Las pruebas paleontológicas son demasiado escasas para proporcionarnos un registro histórico del origen del vuelo, pero esto debió haber ocurrido en una de dos formas: las aves empezaron a volar bien porque trepaban hacia un lugar elevado y planeaban hacia abajo o bien por levantarse desde el suelo batiendo sus extremidades en el aire. La hipótesis llamada «teoría cursora» o «del suelo arriba» sugiere que las aves fueron corredoras terrícolas con alas primitivas que usaban para capturar insectos. Con protoalas cada vez mayores, el animal corredor fue capaz de elevarse en el aire. La teoría más ampliamente aceptada, conocida como «modelo arbóreo» o «de los árboles abajo», sugiere que las aves pasaron por un aprendizaje arbóreo trepador,

saltando entre los árboles, dejándose caer a modo de paracaidas, planeando y, por último, volando de forma activa. Algo, desde luego, es indudable: las plumas fueron un requisito absoluto para el vuelo. El origen evolutivo de las plumas es anterior al del vuelo; las plumas aparecieron por su capacidad termorreguladora, e hicieron posible la subsiguiente evolución del vuelo. No tiene base alguna la idea de que los antecesores de las aves volaban con ayuda de membranas, como los murciélagos, y que posteriormente desarrollaron plumas.

El ala de las aves como sistema elevador

El ala de las aves es un plano de sustentación sujeto a las leyes conocidas de la aerodinámica. El ala del ave es aerodinámica en sección transversal, con una superficie inferior ligeramente cóncava y con unas pequeñas plumas estrechamente acopladas donde el margen anterior choca contra el aire (Figura 30-16). El aire fluye suavemente sobre el ala, provocando la ascensión con mínimas fuerzas de resistencia. Parte de la elevación se produce por presión positiva contra la superficie inferior de ala. Pero en la cara superior, donde la corriente de aire debe desplazarse más rápido y durante un trayecto más largo sobre la superficie convexa, se crea una presión negativa que equivale a más de dos tercios de la ascensión total.

La relación de elevación-resistencia de un plano de sustentación viene determinada por el ángulo (o borde) de ataque y por la velocidad del aire (Figura 30-16). Un ala que transporta una determinada carga puede pasar a través del aire con altas velocidades y un pequeño ángulo de ataque, o bajas velocidades y mayores ángulos de ataque; pero a medida que disminuye la velocidad, se alcanza un punto en que el ángulo de ataque llega a ser demasiado grande. Aparecen entonces turbulencias en la superficie superior, se anula la ascensión, y el animal entra en barrena. Esto puede ser retrasado o evitado situando una pequeña **ranura alar** por delante del margen anterior, de tal manera que la capa de aire rápido queda dirigida a lo largo de toda la superficie superior del ala. Las ranuras alares se usan todavía en aviones que viajan a bajas velocidades.

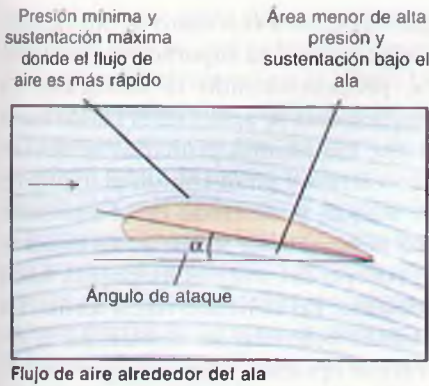


Figura 30-16

Patrones de aire formados por un plano de sustentación o ala, moviéndose desde la derecha a la izquierda. A baja velocidad, el ángulo de ataque (α) debe aumentar para mantener la elevación, pero esto aumenta la amenaza de barrena. Las figuras superiores muestran cómo evitar la barrena por baja velocidad, mediante hendiduras alares. El vórtice del extremo del ala (*abajo*), una turbulencia que tiende a desarrollarse a altas velocidades, reduce la eficacia del vuelo. El efecto se minimiza en las alas que caen hacia atrás y son apuntadas.

En las aves se han desarrollado dos tipos de ranuras alares: (1) el **álula**, un grupo de pequeñas plumas situadas sobre el dedo pulgar (Figuras 30-6 y 30-7), que proporciona una ranura a mitad del ala, y (2) **ranuras entre las plumas primarias**, que dejan hendiduras en los extremos del ala. En una serie de aves canoras, este último conjunto supone un mecanismo de ranuras antibarrena para la mitad externa, aerodinámicamente más importante, del ala.

Formas básicas de las alas de las aves

Las alas varían en tamaño y forma debido a que la explotación efectiva de diferentes hábitat ha impuesto unos requisitos aerodinámicos específicos. Se reconocen fácilmente cuatro tipos de alas*.

Alas elípticas. Las aves que deben maniobrar en hábitat forestales, como los gorriónes, los mosquiteros, las tórtolas, los picamaderos y las urracas (Figura 30-17A), tienen alas elípticas. Este tipo tiene una **relación de tipo bajo** (relación entre longitud y anchura media). Las alas del Spitfire, un caza británico de la Segunda Guerra Mundial altamente maniobrable, tienen un contorno casi idéntico al del ala de un gorrión. Las alas elípticas están provistas de numerosas ranuras entre las plumas primarias, lo que evita entrar en barrena durante un giro agudo, vuelo a baja velocidad, y despegues y aterrizajes frecuentes. Cada pluma primaria aislada se comporta como una miniala estrecha con un ángulo de ataque alto, que proporciona mucha elevación a baja velocidad. La alta maniobrabilidad del ala elíptica está ejemplificada por el diminuto chochín que, en caso de ser asustado, puede cambiar de curso en 0,03 segundos.

Alas de alta velocidad. Las aves que se alimentan al vuelo, tales como las golondrinas, los colibríes y los vencejos, o aquellas que hacen grandes migraciones, como los chorlitos, las limícolas, las golondrinas marinas y las gaviotas (Figura 30-17B), tienen alas descendentes en dirección caudal que se afinan hacia su

extremo. Son de sección bastante plana, con una relación de tipo moderadamente alto y carecen de las digitaciones características del grupo precedente. Esta inclinación hacia atrás y la amplia separación de las puntas reducen los vórtices del extremo del ala, unas turbulencias que generan resistencia al avance y que tienden a desarrollarse a altas velocidades justamente en las puntas. Este tipo de ala es aerodinámicamente eficaz para el vuelo rápido, pero no puede mantener fácilmente a un pájaro en el aire a bajas velocidades. Las aves más rápidas, tales como las limícolas, que se ha calculado alcanzan velocidades de 175 km por hora, pertenecen a este grupo.

Alas de planeo. Las aves planeadoras oceánicas tienen alas con **relaciones de tipo alto**, parecidas a las de los aviones planeadores para vuelo sin motor (veleros). Este grupo incluye a los albatros, las fragatas y los alcatraces (Figura 30-17C). Tales alas largas y estrechas carecen de ranuras y están adaptadas para un planeo dinámico a altas velocidades, generador de una gran elevación. Tienen la más alta eficacia aerodinámica de todas las alas, pero son menos maniobrables que las anchas y hendidas alas de los planeadores terrestres. Los planeadores dinámicos han aprendido a aprovechar los muy regulares vientos marinos utilizando corrientes de aire adyacentes de diferentes velocidades.

Alas con alta capacidad elevadora. Los buitres, halcones, águilas, lechuzas y águilas pescadoras (Figura 30-17D) son depredadores que llevan cargas pesadas; tienen alas con muchas hendiduras terminales, con álulas y con un pronunciado combamiento, todo lo cual promueve una alta capacidad de elevación a bajas velocidades. Muchas de estas aves son planeadoras terrestres, con alas amplias y hendidas, que suponen una respuesta adecuada para la maniobrabilidad requerida en un planeo estático en las caprichosas corrientes que se forman sobre la tierra.

Vuelo batido

La forma básica del vuelo es tan compleja que todavía no ha sido posible analizarla completamente; sin embargo, las aves jóvenes vuelan casi perfectamente desde

* Saville, D. B. O. 1957. Adaptive evolution in the avian wing. *Evolution* 11:212-224.

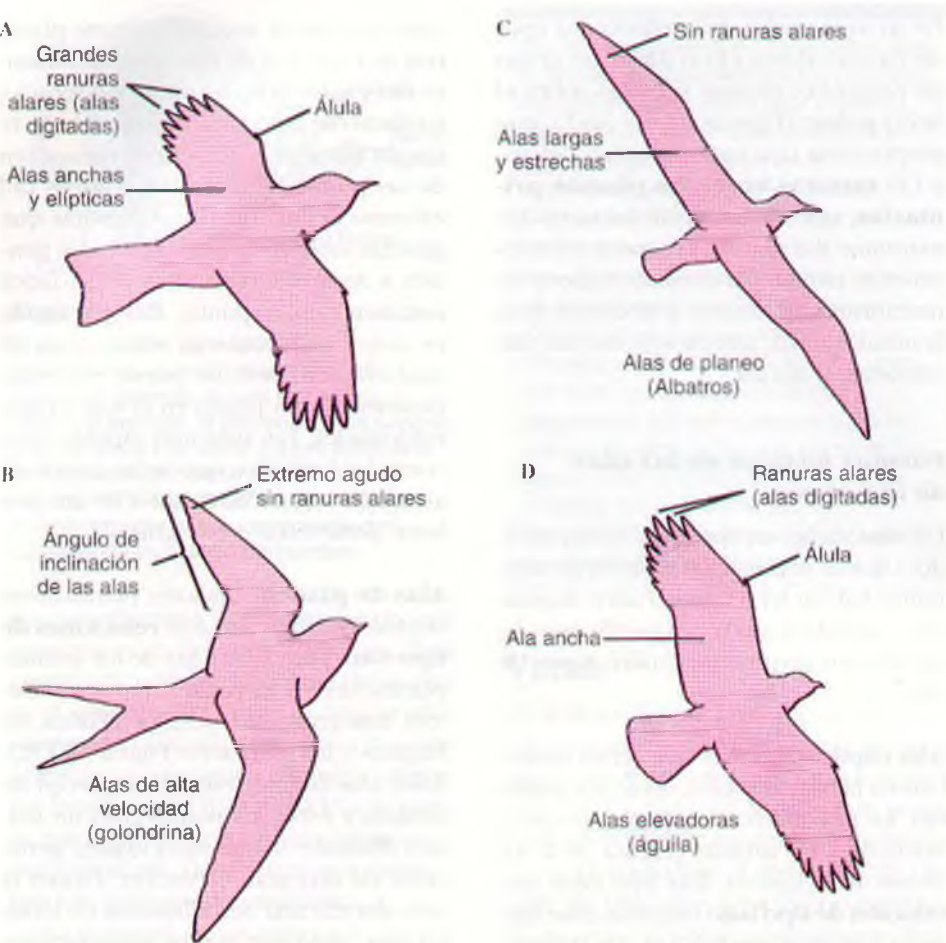


Figura 30-17 Cuatro formas básicas de alas de aves.

su vuelo inicial. Hace más de un siglo, un zoólogo inglés crió golondrinas jóvenes en un espacio tan reducido que no podían extender sus alas completamente. Sin embargo, cuando las soltó, a una edad en que las golondrinas normalmente vuelan, lo hicieron inmediatamente y sin haber practicado.

Se requieren dos fuerzas para el vuelo batido: una fuerza *ascendente* que soporte el peso del cuerpo y un *empuje* horizontal que haga avanzar al ave contra las fuerzas de fricción. En el vuelo batido, las plumas primarias del extremo del ala originan la acometida, mientras que las plumas secundarias del interior del ala,

que no se mueven tanto ni tan rápido, actúan como una superficie aerodinámica, proporcionando la elevación. La mayor fuerza se aplica en el batido hacia abajo. Las plumas primarias se doblan hacia arriba y giran con un gran ángulo de ataque, penetrando en el aire como una hélice (Figura 30-18). El ala entera (y el cuerpo del ave) es empujada hacia adelante. En el batido hacia arriba, las plumas primarias se doblan en la dirección opuesta, de forma que sus superficies superiores giran en un ángulo positivo de ataque para producir la acometida, precisamente como las superficies inferiores hicieron en el batido hacia abajo. Se necesita un batido poderoso hacia arriba para el vuelo suspendido, como el de los colibríes, y es importante para el despegue rápido y vertical de pequeños pájaros con alas elípticas.

MIGRACIÓN Y NAVEGACIÓN

Las ventajas de la migración quedaron expuestas en la introducción a este capítulo. Por supuesto, no todas las aves migran, pero muchas de las especies americanas y europeas sí lo hacen, y los viajes bianuales de algunas de ellas son realmente extraordinarios. La migración supone la mayor de las aventuras en la vida de un ave, pero también el mayor de los riesgos.

RUTAS MIGRADORAS

La mayor parte de las aves voladoras tienen rutas bien establecidas que recorren el Norte y el Sur. Como la mayor parte de las aves (y de otros animales) viven en el hemisferio Norte, donde se con-

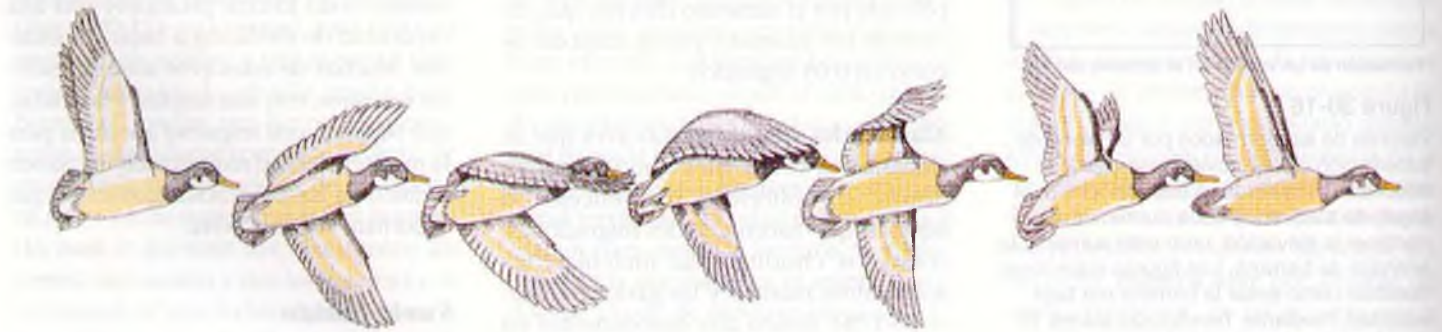


Figura 30-18 En un vuelo batido normal de voladores fuertes, como los patos, las alas baten hacia abajo y hacia delante totalmente extendidas. La acometida se realiza mediante las plumas primarias del extremo del ala. Para empezar el batido hacia arriba el ala se dobla, llevándola hacia arriba y hacia adelante. El ala entonces se extiende, lista para el siguiente batido hacia abajo.

centra la mayor parte de la masa continental del planeta, casi todas invernan en el Sur y pasan el verano en el Norte. De las aproximadamente 4000 especies de aves migradoras (un poco menos de la mitad del total), la mayor parte crían en las latitudes más nortenas del hemisferio; el porcentaje de emigrantes en Canadá es mucho mayor que el porcentaje de emigrantes en México, por ejemplo. Algunas utilizan diferentes rutas en el otoño y en la primavera (Figura 30-19); otras, especialmente algunas especies acuáticas, completan sus rutas migradoras en un tiempo muy corto. Muchas, sin embargo, se toman el viaje con más tranquilidad, parando a menudo para alimentarse. Sabemos que algunas currucas y especies afines tardan entre 50 y 60 días en migrar desde sus cuarteles de invernada en Centroamérica a sus áreas de cría en Canadá.

No todos los miembros de una especie migran en el mismo momento; existe bastante variación y, de esta forma, mientras que algunas aves se pueden encontrar concluyendo su cría, otras de la misma especie pueden no haber llegado aún a las zonas estivales. Muchas de las especies de menor tamaño migran por la noche y se alimentan durante el día, y muchas aves vadeadoras y nadadoras migran tanto de día como de noche. La altura a la que vuelan varía bastante. Las aves migradoras tienden a volar más alto sobre el agua que sobre tierra, y más también por la noche que durante el día.

Muchas aves se guían por señales terrestres, tales como ríos y costas, pero otras no dudan en volar directamente sobre grandes extensiones de agua en sus rutas. Algunas tienen vías de migración

muy amplias, mientras que otras, como algunas limícolas, están restringidas a vías muy estrechas y se mantienen muy cerca de las costas debido a sus necesidades alimentarias.

Algunas especies son conocidas por sus migraciones de larga distancia. El charrán ártico es el campeón de esta categoría, ya que se reproduce en el círculo Polar Ártico e inverna en las regiones antárticas. El charrán realiza un circuito en la ruta de migración desde Norteamérica, pasando sobre las costas de Europa y de África, y luego hacia sus cuarteles de invierno, un viaje que puede muy bien superar los 18 000 km. Otras aves que crían en Alaska siguen una línea mucho más directa a lo largo de la costa del Pacífico de ambas Américas.

Muchas aves canoras también hacen grandes viajes migradores (Figura 30-19). África es una zona de invernada favorita para muchas aves europeas; otras muchas vuelan hasta ella incluso desde la misma Asia Central.

ESTÍMULO PARA LA MIGRACIÓN

Los humanos sabemos desde hace siglos que el ciclo reproductor de las aves está estrechamente relacionado con las estaciones. Sólo en los últimos 60 años, sin embargo, se ha demostrado que el alargamiento de los días a finales de invierno y principios de primavera estimula el desarrollo de las gónadas y la acumulación de grasa, cambios internos importantes que predisponen a las aves para migrar hacia el Norte. Existen pruebas de que el aumento de la longitud del día estimula la actividad del lóbulo anterior de la hipófisis,

haciéndolo entrar en actividad. La secreción de la hormona hipofisaria gonadotrópica, a su vez, pone en marcha una serie compleja de cambios fisiológicos y etológicos que tienen como resultado el crecimiento de las gónadas, reposición de grasas, migración, cortejo y comportamientos de apareamiento y cría de los jóvenes.

ORIENTACIÓN DURANTE LA MIGRACIÓN

Numerosos experimentos sugieren que la mayor parte de las aves se orientan fundamentalmente por la vista. Las aves reconocen señales topográficas terrestres y siguen rutas migradoras familiares, un comportamiento al que contribuye la migración en bandos, durante la cual los recursos navegatorios y la experiencia de las aves más viejas se aprovechan en beneficio de todas; pero además de la navegación visual, las aves hacen uso de una serie de mecanismos orientativos que tienen a su disposición. Por ejemplo, las aves tienen un sentido innato del tiempo y de la dirección muy preciso. Y hay estudios recientes que añaden credibilidad a la vieja y muy debatida hipótesis de que las aves pueden detectar el campo magnético de la Tierra y viajar utilizándolo. Todos estos recursos son innatos e instintivos, aunque las capacidades de navegación aérea del ave pueden mejorar con la experiencia.

Experimentos recientes de los ornitólogos alemanes G. Kramer y E. Sauer y del americano S. Emlen han demostrado convincentemente que las aves pueden navegar con orientación celeste: el sol de día y las estrellas de noche. Utilizando jaulas circulares especiales, Kramer con-

Figura 30-19

Migraciones del bobolink y del chorlito dorado. El bobolink realiza desplazamientos anuales de 22 500 km entre los lugares de cría en Norteamérica y sus zonas de invernada en la Argentina, un trayecto increíble para un ave de tan pequeño tamaño. Aunque la zona de cría se ha extendido a colonias en las zonas occidentales, estas aves no toman ningún tipo de atajo, sino que siguen apegadas a la antigua ruta que bordea toda la costa oriental. El chorlito dorado realiza una migración circular volviendo por el Atlántico en su migración hacia el Sur durante el otoño, pero ascendiendo a través de Centroamérica y el valle del Mississippi, ya que las condiciones ecológicas de la zona son más favorables para él en ese momento.



A principios de los años 70, W. T. Keeton demostró que la capacidad de retorno de las palomas se destruía o se alteraba de forma significativa si se sujetaban pequeños imanes en su cabeza o si se producían pequeñas fluctuaciones en el campo geomagnético. Pero hasta muy recientemente la naturaleza y posición del receptor magnético en las palomas continuó siendo un misterio. Se han descubierto depósitos de una sustancia magnética llamada magnetita (Fe_3O_4) en la musculatura cervical de las palomas y los gorriones migradores de cabeza blanca. Se ha sugerido que si este material se acoplara a receptores musculares sensibles, la estructura serviría como una brújula que capacitaría a las aves para detectar y orientar sus migraciones dentro del campo magnético terrestre.

cluyó que las aves poseen un sentido temporal incorporado, que les permite mantener una dirección de brújula con referencia al Sol, independientemente de la hora del día (Figura 30-20). Esto se

denomina **orientación solar azimutal** (*azimuth*, portador de la brújula del Sol). Los ingeniosos experimentos de Sauer y Emlen con planetarios sugieren que algunas aves, posiblemente muchas, son capaces de detectar y navegar siguiendo el eje de la Estrella Polar, alrededor del cual parecen girar las constelaciones.

Algunos interesantes hechos de la navegación de las aves todavía se resisten a una explicación racional. Muchas, indudablemente, utilizan una combinación de mecanismos ambientales e innatos para migrar. La migración es un asunto serio; el blanco normalmente es pequeño y la selección natural elimina automáticamente a aquellos individuos que cometen errores durante sus migraciones, dejando sólo a los mejores navegantes para propagar la especie.

COMPORTAMIENTO SOCIAL Y REPRODUCCIÓN

Dice el adagio que «Dios los cría y ellos se juntan», y muchas aves son indudable-

mente criaturas altamente sociales. Especialmente durante la estación reproductora, las aves marinas se congregan a veces en colonias gigantescas para anidar y criar a sus pollos (Figura 30-21). Las aves terrestres, con algunas excepciones, como los estorninos o las grajillas, tienden a ser menos gregarias que las aves marinas durante la cría, y buscan el aislamiento para sacar adelante a sus polluelos. Pero estas mismas especies, que durante la cría se apartan de sus congéneres, pueden agregarse para migrar o alimentarse. La sociabilidad ofrece ventajas: protección mutua contra los enemigos, mayor facilidad para encontrar pareja, menor oportunidad para que los individuos se pierdan durante la migración y amontonamiento como medida de protección contra bajas temperaturas nocturnas durante la migración. Algunas especies, como los pelicanos (Figura 30-22), pueden utilizar un comportamiento cooperativo altamente organizado para pescar. En ningún momento son más evidentes las interacciones sociales de las aves que durante la

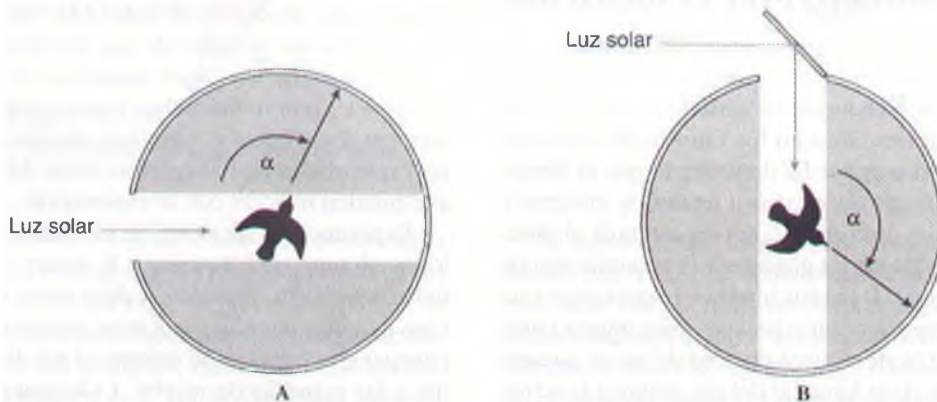


Figura 30-20

Experimentos de Gustav Kramer con brújula solar de navegación en estorninos. **A**, En una caja circular, con una ventana, el ave aletea para alinearse en la misma dirección que seguiría si estuviese libre. **B**, Cuando el auténtico ángulo del sol es reflejado en un espejo, el ave mantiene la misma posición relativa con respecto al sol. Esto demuestra que estas aves utilizan el sol como una brújula. El ave navega correctamente durante el día, cambiando su orientación con el sol a medida que el sol se mueve en el firmamento.



Figura 30-21

Parte de una colonia de alcatraces nortños, *Morus bassanus*, donde se muestra el extremadamente reducido espacio entre los individuos de esta especie altamente social. Orden Pelecaniformes.



Figura 30-22

Comportamiento cooperativo para pescar de los pelicanos blancos, *Pelecanus onocrotalus*. **A**, Los pelicanos dibujan una herradura para agrupar peces. **B**, Entonces se zambullen simultáneamente para capturar los peces con su bolsa gular. (Las fotos fueron tomadas con dos segundos de intervalo).

estación de cría, cuando establecen territorios, eligen pareja, construyen sus nidos, incuban los huevos y crían sus polluelos.

SISTEMA REPRODUCTOR

En el macho, los **testículos** pares y los conductos accesorios son similares a los que aparecen en muchos otros vertebrados. Desde los **testículos**, los **vasos deferentes** conducen a la cloaca. Antes de la descarga, el espermatozoide se almacena en la **vesícula seminal**, el extremo distal dilatado del vaso deferente. Esta vesícula seminal puede agrandarse tanto durante la estación de cría con espermatozoide almacenado que cause una protuberancia local. Las altas temperaturas corporales que tienden a inhibir la espermatogénesis en los testículos son compensadas por el efecto de enfriamiento de los sacos aéreos abdominales. Los testículos de las aves sufren tan gran desarrollo en la estación de cría, que pueden aumentar su tamaño hasta 300 veces, para después encogerse hasta tamaños muy pequeños. Algunas aves, como los patos y los gansos, tienen un **órgano copulador** grande y bien desarrollado (pene) provisto de un canal en su porción dorsal para la transferencia de espermatozoide. Sin embargo, la mayoría de las aves carecen de pene, y la cópula consiste en la aposición de cloacas, normalmente mientras el macho se encuentra sobre el dorso de la hembra (Figura 30-23). Algunos vencejos copulan en vuelo.



Figura 30-23

Cópula en aves. En las especies de aves más evolucionadas, el macho carece de pene. El macho copula situándose sobre el dorso de la hembra, presionando su cloaca contra la de ésta y transfiriendo así el espermatozoide.

En la hembra de la mayoría de las aves sólo se desarrolla el ovario izquierdo y su oviducto; los derechos desaparecen o se convierten en estructuras vestigiales. Los huevos expulsados del ovario son recogidos por el extremo expandido del oviducto, llamado **infundíbulo** (Figura 30-24). El oviducto conduce posteriormente hacia la cloaca. A medida que los huevos descienden por el oviducto, se les va añadiendo la **albúmina** o clara procedente de glándulas especiales; más abajo, en el oviducto, también se segregan alrededor del huevo la **fárfara**, la **cáscara** y los pigmentos de ésta. La fecundación tiene lugar en la porción superior del oviducto pocas horas antes de que se añadan las capas de albúmina, fárfara y cáscara. El espermatozoide se mantiene vivo en el oviducto de la hembra durante muchos días después de un solo acoplamiento. Los huevos de gallina muestran buena fertilidad durante cinco o seis días después de la cópula, pero tras esto, la fertilidad cae en picado. Ocasionalmente, un huevo de gallina puede continuar fértil 30 días después del apareamiento.

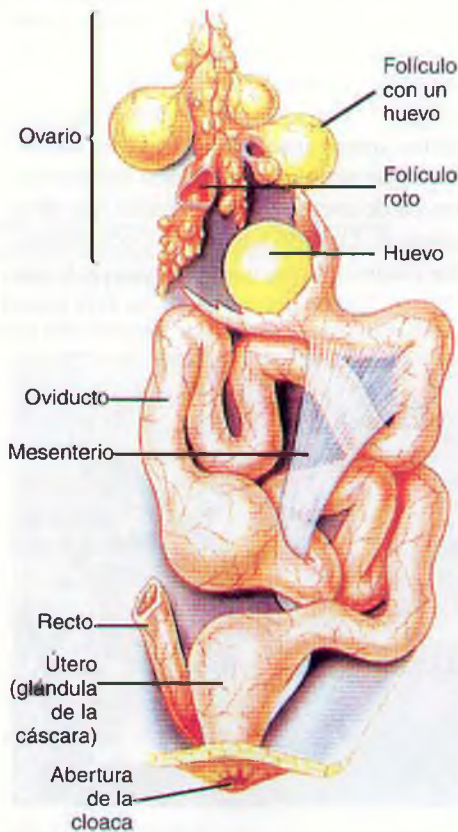


Figura 30-24

Sistema reproductor de un ave hembra.

SISTEMAS DE APAREAMIENTO

Los dos tipos más comunes de relación sexual en los animales son: la **monogamia**, en la cual un individuo se aparea con un solo compañero en cada estación de cría, y la **poligamia**, en la que un individuo copula con dos o más congénitos en cada estación. La monogamia es rara en la mayor parte de los grupos animales, pero en las aves suele ser la regla general: más del 90 % de las aves son monógamas, e incluso en algunas especies, como los cisnes y gansos, las parejas son para toda la vida y a menudo permanecen juntas durante todo el año. La monogamia estacional, sin embargo, es más común en la mayor parte de las aves migratorias, que se emparejan durante la estación de cría pero que llevan vidas independientes durante el resto del año.

El término «**poligamia**» («muchos casamientos») se utiliza cuando el sexo del individuo con varias parejas no queda especificado. La forma más corriente de poligamia es la poliginia («muchas hembras»), en la cual un macho se aparea con más de una hembra. Mucho más rara es la poliandria («muchos machos»), en la que una hembra se aparea con más de un macho en cada estación de cría.

Una razón de por qué la monogamia es más corriente entre las aves que en otros animales como los mamíferos es que las hembras de las aves no están equipadas, como las de aquéllos, con un reservorio incorporado de alimento para los jóvenes. De esta forma, la capacidad de ambos sexos para proporcionar cuidados parentales, especialmente alimentos para los jóvenes, es más similar en las aves que en los mamíferos. Un ave hembra elegirá a aquel macho cuya dedicación a los cuidados de la pollada pueda ser alta, e intentará evitar un macho que ya se haya acoplado con otra hembra, pues éste, en el mejor de los casos, solamente podría dividir su tiempo entre sus dos compañeras, o incluso dedicar más atención a la otra hembra. De este modo las hembras refuerzan la monogamia.

La monogamia en las aves también está potenciada por la necesidad del macho de asegurarse y defender un territorio antes de que pueda atraer a la hembra. El macho

puede cantar mucho para anunciar su presencia a las hembras y para evitar que otros machos penetren en sus dominios. La hembra vaga de un territorio a otro buscando un macho cuyo área de aprovisionamiento ofrezca las mejores oportunidades para el éxito reproductor. Normalmente, un macho es capaz de defender un área que proporciona los recursos suficientes para una hembra en cría.

La forma más común de poligamia en las aves, cuando aparece, es la **poliginia** («muchas hembras»), en la que un macho se aparea con más de una hembra. En muchas especies de gallos de las praderas, los machos se congregan en un lugar colectivo de cortejo, el **lek**, dividido en territorios privados, cada uno de los cuales está agresivamente defendido por un macho en pavoneo (Figura 30-25). No hay nada de valor en el «lek» para la hembra, con excepción del macho, y todo lo que él le puede ofrecer son sus genes, ya que sólo las hembras cuidan de la prole. Normalmente existe un macho dominante y varios machos subordinados en el «lek». La competencia entre ellos por las hembras es intensa, pero éstas parecen elegir al macho dominante para aparearse, ya que presumiblemente, el rango social está correlacionado con la calidad genética.

CRÍA Y CUIDADO DE LOS JÓVENES

Para reproducirse, todas las aves ponen huevos que deben ser incubados por uno o por ambos progenitores. La mayor parte

de los huevos de los pájaros (orden Passeriformes) necesitan unos 14 días para eclosionar; sin embargo, los patos y los gansos necesitan por lo menos el doble de ese período. La mayor parte de la labor de incubación recae sobre la hembra, aunque en muchos casos, la pareja comparte la tarea y, ocasionalmente, es sólo el macho el que realiza la incubación.

La mayor parte de las aves construyen algún tipo de nido en el que crían la prole. Algunas simplemente ponen sus huevos en la tierra o en rocas, y no hacen intento alguno por construir un nido; otras, en cambio, los construyen muy elaborados, como por ejemplo, los nidos pendulares de las oropéndolas, los cubiertos de líquenes de los colibríes (Figura 30-26) y de los papamoscas, los nidos de arcilla con forma de chimenea que fabrican las golondrinas, los flotantes de algunos somormujos, o los gigantescos acúmulos de los pavos australianos. La mayor parte de las aves realizan un considerable esfuerzo para esconder sus nidos de los enemigos. Los pájaros carpinteros y muchas aves canoras los sitúan en huecos de los árboles o en otras cavidades; los martines pescadores excavan túneles en los taludes que bordean los ríos y las aves de presa construyen sus nidos en árboles altos y frondosos o sobre acantilados inaccesibles. Algunas aves, como el cuco europeo y ciertas oropéndolas americanas, no construyen nidos, sino que simplemente ponen sus huevos en los de aves de menor tamaño que ellos mismos. Cuando sus huevos eclosionan, los padres adoptivos se encargan de la cría



Figura 30-26

El colibrí de cola ancha, *Selasphorus platycercus* alimentando a sus polluelos en el nido construido con ramas y telas de telaraña y decorado externamente con líquenes. La hembra construye el nido, incubaba los huevos del tamaño de un guisante y cría a los jóvenes sin la ayuda del macho. Estos pequeños pájaros, aparentemente frágiles pero decididos, realizan arduas migraciones estacionales entre Canadá y México.

de los jóvenes, que desplazan a sus propias crías.

Las aves recién emergidas del huevo son de dos tipos: **precoces** y **altriciales**. Los pollos precoces, tales como los de las codornices, las galliformes, los patos y la mayor parte de las aves acuáticas, están cubiertos con plumón en el momento del nacimiento, y pueden correr o nadar tan pronto como su plumaje se seca (Figura 30-27). Los pollos altriciales, en cambio, nacen desnudos y desamparados, permaneciendo en el nido durante una semana o más. Los pollos de ambos tipos necesitan de todas formas el cuidado de sus padres durante un tiempo en el que son alimentados, vigilados y protegidos de la lluvia y el sol. Los padres de las especies altriciales deben llevar comida a sus jóvenes casi constantemente, ya que la mayor parte de los pollos suelen comer diariamente más que su propio peso. Este enorme consumo de alimento explica el rápido crecimiento de las crías y su rápida salida del nido. La comida de los pollos, dependiendo de la especie, incluye lombrices de tierra, insectos, semillas y fruta. Las tortolas y las palomas son peculiares por alimentar a sus jóvenes con «leche de buche», una mezcla cremosa de células descamadas del epitelio del buche paterno.

El éxito en la cría es muy bajo en muchas aves, especialmente en las especies altriciales (véase el párrafo siguiente). Una investigación llevada a cabo sobre 170 nidos de aves altriciales determinó que úni-



Figura 30-25

El macho dominante del gallo de las praderas, *Centrocercus urophasianus*, rodeado por varias gallinas que han sido atraídas por sus maniobras de cortejo.

**Altricial**

Pollo triguero de un día

**Precoz**

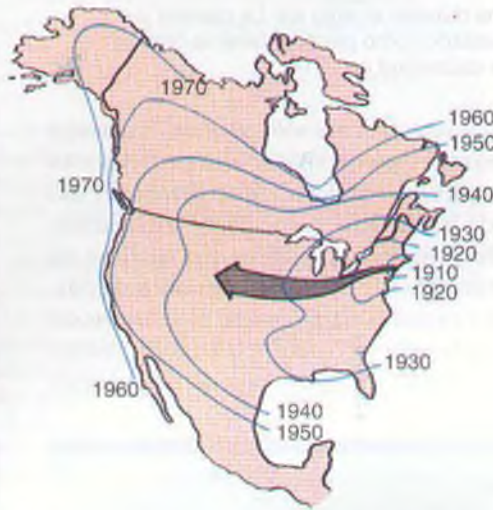
Pollo de un día de bonasa americana

Figura 30-27

Comparación de un pollo altricial de un día con otro de la misma edad, pero precoz. El triguero altricial nace prácticamente desnudo, ciego y desamparado. La bonasa americana, que es un ave precoz, está cubierta de plumón, alerta, con fuertes patas y capaz de alimentarse por sí misma.



A



B

Figura 30-28

A, Estornino, *Sturnus vulgaris*. Los estorninos son omnívoros. Comen principalmente insectos en la primavera y en el verano, pero cambian a frutas silvestres durante el otoño. B, Colonización de Norteamérica por parte del estornino pinto, después de una introducción de 120 aves en el Central Park de Nueva York en 1890. Existen en la actualidad quizás unos 100 millones de estorninos sólo en los Estados Unidos, testimonio del gran potencial reproductor de las aves.

camente el 21 % produjo por lo menos un pollo. El censo anual de aves indica que actualmente las nidadas con éxito son menos aún. De las muchas causas que conducen al fracaso reproductor, la depredación por parte de serpientes, mofetas, ardillas, córvidos y otros es el principal factor, especialmente en entornos rurales o suburbanos. Las aves de presa posiblemente tienen mucho mayor porcentaje de éxito en su reproducción que los pájaros.

POBLACIONES DE AVES

Las poblaciones de aves, como las de cualquier otro grupo animal, varían de

tamaño de un año para otro. Los búhos navales, por ejemplo, están sujetos a ciclos de población que siguen bastante bien los ciclos de sus recursos alimentarios, fundamentalmente los roedores. Los topillos y lemmings de las regiones norteañas tienen unos ciclos bastante regulares de abundancia cada cuatro años; en los momentos de máxima densidad, las poblaciones de depredadores, como los zorros, las comadrejas y los ratoneros, al igual que los propios búhos navales, aumentan porque existe abundante comida para la cría de sus jóvenes. Tras el colapso de las poblaciones de roedores, los búhos navales se desplazan hacia el

sur tratando de buscar fuentes alternativas de alimento. Ocasionalmente, aparecen grandes cantidades en el sur de Canadá y en el norte de los Estados Unidos, donde por no tener en absoluto miedo al hombre, son fácil blanco de los cazadores desaprensivos.

Ocasionalmente, las actividades humanas han supuesto cambios espectaculares en la distribución de las aves. Tanto los estorninos (Figura 30-28) como los gorriones han sido accidental o deliberadamente introducidos en numerosos países, siendo ahora dos de las especies de aves más abundantes en el mundo, con la excepción de la gallina doméstica.

El hombre es también responsable de la extinción de muchas aves; desde 1695 han desaparecido más de 80 especies. Muchas murieron de forma natural, víctimas de cambios en su hábitat o de competiciones con especies mejor adaptadas, pero algunas han sido cazadas hasta la extinción, entre ellas las tórtolas pasajeras que tan sólo hace un siglo nublaban los cielos norteamericanos en tal cantidad que se estimaban en miles de millones (Figura 30-29).

Hoy día, la caza de aves es un buen negocio en Estados Unidos y Canadá, y aunque los cazadores matan anualmente millones de aves de interés cinegético, ninguna de las 74 especies de aves legalmente cazadas se ve amenazada. Los intereses de la caza, gracias a la adquisición de grandes humedales como refugios o

El envenenamiento por plomo de las aves acuáticas es un efecto colateral de la caza. Antes de la promulgación, retrasada durante largo tiempo, de leyes federales en los Estados Unidos que obligan al uso de munición sin plomo para toda la caza de pluma a partir de 1991, las armas de fuego dispersaron más de 3000 toneladas anuales de plomo solamente en los Estados Unidos. Cuando las aves acuáticas tragan los perdigones, que toman por semillas, éstos son revueltos y degradados en la molleja, lo que facilita la absorción de plomo por la sangre. El envenenamiento por plomo paraliza o debilita a las aves, conduciéndolas a la muerte por inanición. Actualmente las aves siguen muriendo a causa del plomo acumulado durante años.



Figura 30-29

Caza deportiva de tórtolas pasajeras en Louisiana durante el siglo XIX. La cacería y el deporte desmedidos redujeron la población demasiado como para sostener la colonia reproductora. La última tórtola pasajera murió en cautividad en 1914.

santuarios de las aves migratorias, han beneficiado probablemente por igual a las aves de interés cinegético que al resto.

Es especialmente preocupante el repentino declive de los passeriformes de Estados Unidos y el sur de Canadá. Los ornitólogos y los amantes de los pájaros han registrado la escasez actual de muchas especies de pájaros que eran

abundantes hace sólo 40 años. Hay varias razones para explicar este descenso. La agricultura intensiva, que permite el uso de herbicidas, pesticidas y fertilizantes, ha privado a los pájaros que nidifican en tierra de sus habituales territorios de cría. La excesiva fragmentación de las masas de bosque en todos los Estados Unidos ha hecho que los nidos de las especies

de bosque queden más expuestos a depredadores como los arrendajos, los mapaches y las zarigüeyas, y a parásitos como los cucos. La rápida desaparición de las selvas tropicales (aproximadamente 170 000 km² al año, una superficie equivalente al estado de Washington*) está privando a unas 250 especies de pájaros migradores de sus áreas de invernada. De todas las amenazas a largo plazo para las poblaciones de pájaros, la deforestación tropical es la más grave y la de más difícil solución. Si la tasa de deforestación se acelera en los próximos años, como probablemente ocurra, las selvas tropicales de todo el mundo habrán desaparecido hacia el 2040 (Terborgh, 1992).

Algunas aves, como los petirrojos, los estorninos y los gorriones, pueden acomodarse a estos cambios e incluso prosperar. Pero para la mayoría son letales. Terborgh (1992) advierte que a menos que tomemos la iniciativa de administrar inteligentemente nuestros recursos naturales, pronto nos enfrentaremos a la primavera silenciosa que predijo Rachel Carson hace 30 años.

* Brown, L. R. 1993. State of the world 1993. New York, W. W. Norton & Company.

CLASIFICACIÓN DE LAS AVES ACTUALES*

La clase Aves está formada por más de 9600 especies distribuidas en 27 órdenes de aves vivientes y unos pocos órdenes fósiles. Quedan muy pocas especies por descubrir. Los primeros cuatro órdenes (o cinco según el sistema de clasificación) son las **ratites** o aves no voladoras (avestruces, nandúes, casuaris, emúes y kiwis), aunque, como ya hemos notado anteriormente, la incapacidad para el vuelo no está restringida a estos órdenes. Los restantes 23 órdenes son de **aves carenadas** (que poseen esternón con quilla).

Clase Aves

Subclase Arquicornitas (G. *archaios*, antiguo + *ornis*, ave). Aves extintas del Jurásico tardío y principios del Cretácico, con muchos caracteres primitivos. *Archaeopteryx*.

Subclase Neornites (G. *neos*, nuevo + *ornis*, ave). Aves extintas y actuales con esternón bien desarrollado y generalmente con quilla; cola reducida; metacarpianos y algunos carpianos fusionados. Del Cretácico a la actualidad.

Superorden Paleognados (G. *palaos*, antiguo + *gnathos*, mandíbula). Aves modernas con paladar de tipo arcosaurio. Ratites (con esternón sin quilla) y tinamios (con esternón aquillado).

(continúa)

* La clasificación tradicional que se presenta aquí, denominada taxonomía morfológica, está basada en la comparación detallada de caracteres compartidos derivados, de tipo anatómico, entre los grupos de aves y en cada uno de ellos. Se ha propuesto una nueva, y aún controvertida clasificación basada en el grado de semejanza del DNA de las aves actuales, que según sus autores, representa las auténticas relaciones filogenéticas mucho mejor que la clasificación morfológica tradicional. La taxonomía bioquímica ha producido varios reordenamientos sorprendentes. La más llamativa es la completa revisión del orden Ciconiiformes, que ahora incluye a pinguinos, colimbos, somormujos, albatros y aves de presa, todos ellos previamente situados en órdenes independientes. Los estudios de hibridación de DNA demuestran el estrecho parentesco de estos grupos, cuyas verdaderas afinidades genéticas están enmascaradas por evolución divergente. La taxonomía bioquímica, actualmente en revisión por la American Ornithological Union, producirá con seguridad una revisión significativa de la taxonomía tradicional, que ha sido el punto de referencia durante más de un siglo. La clasificación bioquímica de Sibley y Ahlquist (1990) ha sido comparada con la clasificación morfológica tradicional por Procter y Lynch (1993).



Figura 30-30

Avestruz africano, *Struthio camelus*. La mayor de todas las aves actuales. Orden Estrucioniformes.

CLASIFICACIÓN DE LAS AVES ACTUALES (continuación)

Orden Estrucioniformes (L. *struthio*, avestruz + *forma*, forma): **avestruces**. El avestruz africano (*Struthio camelus*) (Figura 30-30) es la mayor ave viviente, con algunos individuos que alcanzan 2,4 m de altura y pesan 135 kg. Los pies tienen sólo dos dedos de distinto tamaño cubiertos con cojinetes, que les permiten viajar rápidamente a través de terreno arenoso.

Orden Reiformes (G. mitología, *Rhea*, madre de Zeus + *forma*): **ñandúes**. Estas aves no voladoras están restringidas a Sudamérica, y a menudo se les denomina avestruces americanos.

Orden Casuariformes (neolatino: *Casuarus*, género tipo + *forma*): **casuarios, emúes**. Cuatro especies de aves no voladoras que se encuentran en Australia, Nueva Guinea y otras pocas islas. Algunos ejemplares pueden alcanzar una altura de 1,5 m.

Orden Apterigiformes (G. *a*, sin + *pteryx*, ala + *forma*): **kiwis**. Son aves no voladoras del tamaño de una gallina, que se encuentran solamente en Nueva Zelanda. Hay tres especies que pertenecen al género *Apteryx*. Sólo aparece un mero vestigio del ala. El huevo es extremadamente grande para el tamaño del ave.

Orden Tinamiformes (neolatino: *Tinamus*, género tipo + *forma*): **tinamúes**. Aves terrestres voladoras de América Central y del Sur. Tienen aspecto de gallos de pradera. Unas 60 especies.

Superorden Neognatas (G. *neos*, nuevo + *gnathos*, mandíbula). Aves modernas, con paladar flexible.

Orden Esfenisciformes (G. *spheniskos*, diminutivo de *sphen*, cuña, aludiendo a la cortadad de las alas + *forma*): **pingüinos o pájaros niño**. Tienen los pies palmeados y son animales marinos meridionales, desde la Antártida hasta las islas Galápagos. Aunque son aves carenadas, utilizan sus alas como remos más que para el vuelo. Unas 17 especies.

Orden Gaviformes (L. *gavia*, ave, posiblemente gaviota + *forma*): **colimbos**. Los colimbos son extraordinarios buceadores y nadadores, con cortas patas posteriores y cuerpos robustos. Viven exclusivamente de peces y de pequeños animales acuáticos. El conocido colimbo grande (*Gavia immer*) se encuentra principalmente en las aguas de Norteamérica y Eurasia.

Orden Podicipediformes (L. *podex*, trasera + *pes*, *pedis*, pie): **zampullines**. Buceadores paticortos, con dedos de las patas lobuladas. El somormujo patialbo (*Podilymbus podiceps*) es un ejemplo común de este orden. Los zampullines son comunes en las viejas charcas, donde construyen sus nidos flotantes a modo de balsa. Distribución mundial.

Orden Procelariiformes (L. *procella*, tempestad + *forma*): **albatros, petreles, fulmares y pardelas**. Son aves marinas con picos tubulares. Por envergadura alar (más de 3,6 m en algunos), los albatros son las mayores de las aves voladoras. *Diomedea* es un género corriente de albatros. Distribución mundial.

Orden Pelecaniformes (G. *pelekan*, pelicano + *forma*): **pelicanos, cormoranes, alcatraces**, etc. Son aves ictiófagas con una bolsa gular y con los cuatro dedos incluidos dentro de una membrana común. Principalmente coloniales. Distribución mundial, especialmente en los trópicos.

Orden Ciconiformes (L. *ciconia*, cigüeña + *forma*): **garzas, avetoros, cigüeñas, ibices, espátulas y flamencos** (Figura 30-31). Son aves coloniales vadeadoras, dotadas de largos cuellos y de largas patas. Una representante corriente en el este de Estados Unidos es la gran garza azul (*Ardea herodias*), que frecuenta los pantanos y las charcas. Unas 90 especies. Distribución mundial.

Orden Anseriformes (L. *anser*, ganso + *forma*): **cisnes, gansos y patos**. Los miembros de este orden presentan anchos picos con crestas filtradoras en sus márgenes, una membrana digital que queda limitada a los dedos anteriores, y un largo esternón con una baja quilla. Unas 150 especies. Distribución mundial.

Orden Falconiformes (L. *falco*, halcón + *forma*): **águilas, halcones, buitres, cernícalos, cóndores y ratoneros**. Aves de presa diurnas. Todas son robustas voladoras con muy buena visión. Unas 270 especies. Distribución mundial.

Orden Galliformes (L. *gallus*, gallo + *forma*): **codornices, gallos de las praderas, faisanes, perdices nivales, pavos, gallinas**. Son aves vegetarianas con fuertes picos y robustas patas. Dentro de este grupo se encuentran algunas de las aves cingéticas más estimadas. El colín de cola blanca (*Colinus virginianus*) se encuentra por toda la mitad oriental de Estados Unidos. El gallo de bosque (*Bonasa umbellus*), mal llamado perdiz, habita también la misma región, sólo que en los bosques en vez de en las zonas abiertas y en los campos de grano que la codorniz y el colín frecuentan. Unas 250 especies. Distribución mundial.

(continúa)



Figura 30-31
Grupo de flamencos, *Phoenicopterus ruber*, en un lago alcalino del este de África. Orden Ciconiformes.



Figura 30-32
Gaviotas reidoras, *Larus atricilla*, en vuelo. Orden Caradriformes.



Figura 30-33

Pinzón *Geospiza fuliginosa*, uno de los famosos pinzones de Darwin, de las Islas Galápagos. Orden Paseriformes.

CLASIFICACIÓN DE LAS AVES ACTUALES (continuación)

Orden Gruiformes (L. *grus*, grulla + forma): **grullas, rascones, fochas, gallinas de agua.** Son aves de pradera o de pantanos. Unas 215 especies. Distribución mundial.

Orden Charadriiformes (neolatino: *Charadrias*, género de los chorlitos + forma): **gaviotas, ostreros, chorlitos, limícolas, charranes, chochas, perdices, vuelvepedras, avocetas, falaropos, skuas, alcas, frallecillos, etc.** Todas son aves de costa. Son buenos voladores y normalmente coloniales. Unas 330 especies. Distribución mundial.

Orden Columbiformes (L. *columba*, paloma + forma): **tórtolas y palomas.** Todas tienen cortos el cuello y las patas y el pico fino. Unas 290 especies. Distribución mundial.

Orden Psittaciformes (L. *psittacus*, loro + forma): **cacatúas, papagayos y loros.** Aves con la mandíbula articulada y móvil. Unas 320 especies. Distribución pantropical.

Orden Cuculiformes (L. *cuculus*, cuco + forma): **cucos, correcaminos.** El cuco común (*Cuculus canorus*) pone sus huevos en los nidos de aves de menor tamaño, que luego le crían a los polluelos. Los cucos americanos, de pico negro y pico amarillo, normalmente crían su prole. Distribución mundial.

Orden Estrigiformes (L. *strix*, autillo + forma): **búhos y lechuzas.** Son depredadores nocturnos de grandes ojos, poderosos picos y patas y vuelo silencioso. Unas 135 especies. Distribución mundial.

Orden Caprimulgiformes (L. *caprimulgus*, chotacabras + forma): **chotacabras.** Las aves de este grupo son nocturnas y crepusculares con pequeñas y débiles patas, y amplias bocas bordeadas de cerdas prominentes. Algunos chotacabras (*Antrostomus vociferus*) son corrientes en los bosques de los estados del Este y otros (*Chordeiles minor*) normalmente se ven y oyen volando por las noches alrededor de edificios en las ciudades. Unas 95 especies. Distribución mundial.

Orden Apodiformes (G. *apous*, carente de patas + forma): **vencejos, colibríes.** Son pequeñas aves con patas cortas y rápido batido alar. El conocido vencejo de las chimeneas norteamericanas (*Chaetura pelagia*) fija su nido en las chimeneas por medio de la saliva. Un vencejo de China (*Collocalia*) construye un nido de saliva que es utilizado por los chinos para fabricar la famosa sopa de nidos de golondrina. La mayor parte de los colibríes se encuentran en los trópicos, pero hay 14 especies en los Estados Unidos, de las cuales sólo una, el colibrí de garganta de rubí, se encuentra en la parte este del país. Unas 400 especies. Distribución mundial.

Orden Coliiformes (G. *kolias*, picamaderos verde + forma): **aves ratón.** Son un pequeño grupo de aves de relaciones inciertas. Restringidas al sur de África.

Orden Trogoniformes (G. *trogon*, masticar + forma): **trogones.** Aves de vivos colores. Unas 35 especies. Distribución pantropical.

Orden Coraciiformes (Neolatino: *coracii*, del griego *koraktas*, un tipo de chova + forma): **martines pescadores, calaos, etc.** Estas aves tienen fuertes y prominentes picos y un plumaje de vivos colores. En la mitad oriental de los Estados Unidos vive el martín pescador de collar (*Megasceryle alcyon*), común en la mayor parte de los cursos de agua de cualquier tipo. Excava un nido en un agujero situado en la parte alta de un talud o acantilado que bordea la orilla del río. Unas 200 especies. Distribución mundial.

Orden Piciformes (L. *picus*, picamaderos, pájaro carpintero + forma): **picamaderos, tucanes, indicadores, etc.** Las aves de este orden tienen un pico altamente especializado y dos de los dedos dirigidos hacia adelante y dos hacia atrás. Todos anidan en cavidades. Existen muchas especies de picamaderos en Norteamérica; los más corrientes son los de vientre rojo, cabeza roja, y pico amarillo. El mayor de todos es el picamadero pileado, que habita en las zonas más profundas de la espesura. Distribución mundial.

Orden Paseriformes (L. *passer*, gorrión + forma): **pájaros, aves canoras** (Figura 30-33). Este orden contiene 56 familias que representan el 60 % de todas las aves, y es sin lugar a dudas el más numeroso. La mayor parte de ellas tiene una siringe bien desarrollada. Sus pies están adaptados para posarse sobre delgadas ramas y troncos. Los jóvenes son altriciales. A este orden pertenecen muchas aves con canto melodioso, como la alondra, el ruiseñor, el mirlo, el petirrojo, etc. Otras especies de este orden, tales como la golondrina, la uraca, el estornino o el cuervo, no tienen canto alguno digno de mención. Más de 5000 especies. Distribución mundial.

Resumen

Las más de 9000 especies de aves vivientes son vertebrados endotérmicos ovíparos, cubiertos con plumas, que presentan las extremidades anteriores modificadas como alas. Están estrechamente relacionados con un grupo de dinosaurios del Mesozoico con varios caracteres aviares, los terópodos. El ave fósil más antiguo que se conoce, *Archaeopteryx*, del período Jurásico, tenía muchos rasgos reptilianos y era casi idéntico a ciertos dinosaurios terópodos, excepto por la presencia de plumas. Probablemente no estaba en la línea directa hacia las aves actuales, sino que debe considerarse como su grupo hermano.

Las adaptaciones de las aves para el vuelo son de dos tipos básicos: las que reducen peso corporal y las que producen mayor potencia para el vuelo. Las plumas, distintivo de las aves, son derivados complejos de las escamas reptilianas, y combinan ligereza con fuerza, impermeabilidad y alta capacidad aislante. El peso corporal se reduce, además, por la eliminación de algunos huesos, fusión de otros (para proporcionar rigidez para el vuelo) y por la presencia en muchos huesos de espa-

cios aéreos o cavidades neumáticas. El pico ligero y córneo, que reemplaza a las pesadas mandíbulas y dientes de los reptiles, sirve como mano y boca para muchas aves, y se ha adaptado de varias formas para los diferentes tipos de dieta.

Las adaptaciones que proporcionan potencia para el vuelo incluyen una tasa metabólica alta y temperatura corporal ligada a una dieta altamente energética; un sistema respiratorio muy eficaz, que consiste en un sistema de sacos aéreos dispuestos para pasar aire a través de los pulmones tanto durante la inspiración como en la espiración; músculos poderosos de vuelo y de las patas, situados cerca del centro de gravedad del ave, y una circulación eficaz y de alta presión.

Las aves tienen muy buena vista, buen oído y poco desarrollado el sentido del olfato, aunque su coordinación para el vuelo es extraordinaria. Los riñones metanefricos producen ácido úrico como principal producto nitrogenado.

Las aves vuelan aplicando los mismos principios aerodinámicos que un aeroplano,

y utilizando un equipo similar: alas para apoyo y elevación, y cola para giros y aterrizajes; también utilizan hendiduras alares para controlar el vuelo a bajas velocidades. La ausencia de vuelo en las aves es rara, pero ha evolucionado independientemente en varios órdenes, normalmente en islas donde los depredadores terrestres son escasos o faltan; todas ellas proceden de antecesores voladores.

La migración de las aves implica movimientos regulares entre los cuarteles de verano y las regiones de invernada. La migración de primavera hacia el Norte, en donde existe más comida disponible para los polluelos, permite mayor éxito reproductor. Se utilizan muchos tipos de señales para orientarse durante la migración, incluyendo el sentido innato para la dirección y la capacidad de navegar utilizando el Sol, las estrellas y el campo magnético terrestre.

La conducta social altamente desarrollada de las aves se manifiesta en una serie de vividos cortejos, selección de compañeros de apareamiento, comportamiento territorial, incubación y cuidado de los polluelos.

Cuestionario

1. Explique el significado del descubrimiento del *Archaeopteryx*. ¿Por qué este fósil prueba, fuera de dudas, que las aves están relacionadas con los reptiles?
2. Las aves se dividen en dos grandes grupos: ratites y carenadas. Explique qué significan estos términos, y comente brevemente la aparición de la incapacidad para el vuelo en las aves.
3. Todas las adaptaciones especiales de las aves contribuyen a dos condiciones esenciales para el vuelo, mayor fortaleza y menor peso. Atribuya cada una de las siguientes características a una u otra condición esencial (o a ambas): plumas, esqueleto, distribución muscular, sistema digestivo, sistema circulatorio, sistema respiratorio, sistema excretor, sistema reproductor.
4. ¿Cómo eliminan las aves marinas el exceso de sal?
5. ¿De qué manera los ojos y los oídos de las aves están especializados para su tipo de vida?
6. Explique cómo está diseñada el ala de las aves para proporcionar elevación. ¿qué rasgos de diseño ayudan a impedir que el ave entre en barrena a bajas velocidades de vuelo?
7. Describa las cuatro formas básicas de las alas de las aves. ¿Cómo están correlacionados la forma de las alas con el tamaño del ave y el tipo de vuelo (ya sea batido o de planeo)?
8. ¿Cuáles son las ventajas de la migración estacional para las aves?
9. Describa los diferentes recursos de navegación que las aves pueden utilizar en la migración de larga distancia.
10. ¿Qué ventajas tiene la agregación social entre las aves?
11. Más del 90 % de las aves son monógamas. Explique por qué la monogamia es mucho más frecuente entre las aves que entre los mamíferos.
12. Describa brevemente un ejemplo de poliginia en las aves.
13. Defina los términos precoz y altricial referidos a las aves.
14. Cite algunos ejemplos de cómo las actividades humanas han sido dañinas para las aves.

Bibliografía

Véase también la Bibliografía general, de la Parte III, p. 631.

- Burton, R. 1985. Bird behavior. New York, Alfred A. Knopf, Inc. *Compendio sobre el comportamiento de las aves, bien escrito y bien ilustrado.*
- Emlen, S. T. 1975. The stellar-orientation system of a migratory bird. *Sci. Am.* **233**:102-111. (Aug.). *Describe investigaciones fascinantes en torno a la capacidad que manifiestan los pinzones azules para orientarse por las estrellas.*
- Feduccia, A. 1980. The age of birds. Cambridge, Mass., Harvard University Press. *Resumen semipopular pero actualizado de la evolución de las aves. Texto e ilustraciones excelentes.*
- Norbert, U. M. 1990. Vertebrate flight. New York, Springer-Verlag. *Estudio detallado de los mecanismos, fisiología, morfología, ecología y evolución del vuelo. Además de los pájaros, incluye a los murciélagos.*
- Proctor, N. S., and P. J. Lynch. 1993. Manual or ornithology: avian structure and function New Haven, Connecticut. Yale University Press.
- Sibley, C. G., and J. E. Ahlquist. 1990. Phylogeny and classification of birds: a study in molecular evolution. New Haven, Yale University Press. *Una completa aplicación de las técnicas del DNA al problema de la filogenia de las aves.*
- Terborgh, J. 1992. Why American songbirds are vanishing. *Sci. Am.* **266**:98-104 (May). *El número de aves canoras ha descendido notablemente. El autor analiza las razones.*
- Terres, J. K. 1980. The Audubon Society encyclopedia of North American birds. New York, Alfred A. Knopf, Inc. *Asequible, lleno de rigor y profusamente ilustrado.*
- Waldvogel, J. A. 1990. The birds eye view. *Am. Sci.* **78**:342-353 July-Aug.). *Las aves poseen capacidades visuales inalcanzables para los humanos. ¿Cómo podemos saber lo que ven realmente?*
- Wellnhofer, P. 1990. Archaeopteryx. *Sci. Am.* **262**:70-77 (May). *Descripción del fósil quizá más importante de los que se han descubierto.*
- Welty, J. C. and L. Baptista. 1988. The life of birds, ed. 4. Philadelphia, Saunders College Publishing. *De los mejores textos de ornitología; estilo brillante y excelente ilustración.*

31

Los mamíferos

*Filo Cordados**Clase Mamíferos***El pelo no es cosa de cuento**

Hay un cuento para niños que relata la historia de un osito que no tenía pelo. De ser cierto, el pobre animal no sólo no sería un oso, sino ni siquiera un mamífero. Porque el pelo es una característica tan exclusiva de los mamíferos como las plumas lo son de las aves. Si un animal tiene pelo, es un mamífero; si no lo tiene, puede ser cualquier otra cosa. Es cierto que muchos mamíferos acuáticos son casi por completo pelones (las ballenas, por ejemplo) pero normalmente se puede encontrar pelo (a veces con un poco de esfuerzo), al menos en forma vestigial en algún lugar del cuerpo del adulto. A diferencia de las plumas, que proceden de las escamas de los reptiles, el pelo de los mamíferos es una estructura epidérmica completamente nueva. Los mamíferos lo utilizan como protección contra los elementos, como coloración defensiva, como aislante antihumedad y para la flotación, y como señal de aviso; han transformado el pelo en las sensibles vibrisas del hocico y en las agudas púas del

erizo. Quizás lo más importante de todo sea que el pelo proporciona a los mamíferos aislamiento térmico, lo que les permite disfrutar de las ventajas de la homeotermia. Y los animales endotérmicos se benefician de ello en todos los climas y en épocas incluso sin sol, porque su aislamiento protector, que pueden controlar, les hace independientes del clima.

Por supuesto, el pelo es solamente uno de los caracteres que, en conjunto, definen a los mamíferos y que nos ayudan a comprender su éxito evolutivo. Entre ellos encontramos una placenta muy perfeccionada para nutrir al embrión; glándulas mamarias para hacer lo propio con el recién nacido, y un sistema nervioso sorprendentemente avanzado, que supera con creces lo conocido en cualquier otro grupo de animales. Sin embargo, es poco probable que, incluso con esta formidable dotación de adaptaciones, los mamíferos hubieran triunfado como lo han hecho de no tener pelo. ■

POSICIÓN EN EL REINO ANIMAL

Los mamíferos actuales son descendientes del linaje de los amniotas sinápsidos, que aparecieron en el período Pérmico. La línea de los sinápsidos se caracteriza por la condición primitiva de tener una sola abertura temporal en el cráneo. Los mamíferos modernos son endotérmicos y homeotermos, tienen el cuerpo total o parcialmente cubierto de pelo y poseen glándulas mamarias que secretan leche para la nutrición de las crías. Estos caracteres derivados, junto con rasgos distintivos del esqueleto, un sistema nervioso muy desarrollado y una conducta individual y social muy compleja, distinguen a los mamíferos del resto de los amniotas. Su plasticidad genética y sus numerosas adaptaciones derivadas han capacitado a los mamíferos para ocupar cualquier ambiente terrestre capaz de albergar vida.

APORTACIONES BIOLÓGICAS

1. Los mamíferos comparten con las aves la **endotermia** y la **homeotermia**, que permiten un alto nivel de actividad nocturna y la ocupación de hábitat con bajas temperaturas a lo largo de todo el año, algo prohibido para los vertebrados ectotérmicos.
2. La **placenta** en los mamíferos placentarios permite a las crías en

desarrollo alimentarse y crecer en un entorno protegido durante el período más vulnerable de sus vidas. Tras el nacimiento, los jóvenes continúan alimentándose del producto de las **glándulas mamarias**. Un largo período de cuidados y educación paralelos permiten a las crías adquirir los recursos necesarios para la supervivencia.

3. La **especialización de los dientes** de los mamíferos para diferentes funciones ha permitido la evolución de muchas especializaciones alimentarias en estos animales. El **paladar secundario**, que separa las vías de paso del aire y del alimento, permite a los mamíferos mantener y degradar parcialmente la comida en la boca sin interrumpir la respiración.
4. El cerebro altamente desarrollado, especialmente el gran **neocórtex**, ha dotado a los mamíferos de una memoria notable y de las capacidades de aprendizaje rápido y de respuesta adecuada a problemas nuevos. Los **órganos sensoriales** y los **sentidos especiales**, particularmente los del oído, el olfato y el tacto, constituyen una fuente de información ambiental que, con sus correspondientes centros cerebrales, dotan a los mamíferos de una capacidad de percepción y respuesta inigualadas en el Reino Animal.

Los mamíferos, con su sistema nervioso altamente desarrollado y con numerosas adaptaciones ingeniosas, ocupan prácticamente todos los ambientes que en la Tierra pueden soportar vida. Aunque no son un grupo grande (4450 especies, comparadas con las más de 9000 de aves, aproximadamente 24 600 de peces y 800 000 de insectos), la clase Mamíferos (Mammalia) (L. *mamma*, teta) es, en conjunto, el grupo de mayor diferenciación biológica de todo el Reino Animal. Muchas posibilidades, que permanecen más o menos latentes en otros vertebrados, han sido altamente desarrolladas por los mamíferos. Los mamíferos son increíblemente diversos en tamaños, formas y funciones. Su tamaño varía entre el de un diminuto murciélago descubierto recientemente, de sólo 1,5 g de peso, y las ballenas, algunas de las cuales superan las 100 Tm.

Sin embargo, a pesar de su adaptabilidad y en algunos casos debido a ella, los mamíferos se han visto afectados por

la presencia del hombre, mucho más que cualquier otro grupo de animales. Hemos domesticado numerosos mamíferos para alimento y vestido, como bestias de carga y como animales de compañía. Utilizamos millones de mamíferos todos los años en la investigación biomédica. Hemos introducido mamíferos extraños en hábitat nuevos, ocasionalmente con resultados beneficiosos, aunque son mucho más frecuentes los desastres inesperados. La historia nos ofrece numerosas señales de aviso, pero continuamos exterminando valiosas poblaciones de mamíferos de forma irresponsable. La industria ballenera está amenazada de colapso total a causa del exterminio de su propio recurso, un ejemplo clásico de autodestrucción en el mundo moderno, donde sectores en competencia por una industria, únicamente se preocupan de recoger el máximo beneficio hoy, sin importarles para nada el suministro mañana. En algunos casos, la destrucción de un recurso valioso ha sido deliberada,

como ocurrió con la política oficialmente sancionada (y trágicamente acertada), de exterminación del bison durante las guerras indias para matar de hambre a los indios de las praderas. Aunque la caza comercial ha declinado, una población humana en perpetuo aumento, con la consiguiente destrucción de los hábitat silvestres, ha atacado y desfigurado la fauna de mamíferos. Aproximadamente 300 especies y subespecies de mamíferos están consideradas en peligro de extinción por la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza y los Recursos Naturales (IUCN), incluyendo todos los cetáceos, los felinos (excepto los domésticos), las nutrias y los primates (excepto el hombre).

En 1986 entró en vigor una moratoria internacional sobre todo tipo de caza comercial de ballenas. Sin embargo, algunos países que se habían opuesto a la moratoria, principalmente Japón, continúan matando cientos de ballenas cada año bajo el eufemismo de la «caza científica».

Vamos dándonos cuenta poco a poco de que nuestra presencia en este planeta es uno de los productos más poderosos de la evolución orgánica, y nos hace responsables del carácter de nuestro ambiente natural. Ya que nuestro bienestar ha estado y continúa estando muy cercanamente ligado al de otros mamíferos, es preciso, en nuestro beneficio, conservar el ambiente natural donde todos los mamíferos, incluidos nosotros, vivimos. Necesitamos recordar que la naturaleza puede pasar sin nosotros, pero que nosotros no podemos sobrevivir sin la naturaleza.

ORIGEN Y EVOLUCIÓN DE LOS MAMÍFEROS

El linaje evolutivo de los mamíferos desde sus antecesores amniotas más remotos es quizás la transición mejor documentada en la historia de los vertebrados. Podemos seguir, mediante el registro fósil, la transformación a lo largo de 150 millones de años desde pequeños animales ectotérmicos y sin pelo hasta los mamíferos actuales, endotérmicos y peludos. El cráneo, y especialmente los dientes, son los fósiles más abundantes, y es fun-

damentalmente con estas estructuras con las que podemos identificar la ascendencia evolutiva de los mamíferos.

La estructura del techo del cráneo nos permite identificar tres grandes grupos de amniotas que divergieron durante el período Carbonífero del Paleozoico: los **sinápsidos**, los **anápsidos** y los **diápsidos** (p. 554). El grupo de los sinápsidos, que incluye a los mamíferos y sus antecesores, tiene un par de aberturas en el techo del cráneo para la inserción de los músculos de las mandíbulas (Figura 31-2). Éste fue el primer linaje de amniotas que se dispersó ampliamente por hábitat terrestres. El grupo de los anápsidos se caracteriza por cráneos macizos, e incluye a las tortugas (quelonios) y sus antepasados. Los diápsidos tienen dos pares de aberturas en el techo del cráneo (Figura 29-2, p. 556), y este grupo contiene a dinosaurios, lagartos, serpientes, cocodrilos, aves y sus antecesores.

Los primeros sinápsidos se diversificaron en distintos tipos de herbívoros y carnívoros, a menudo denominados colectivamente **pelicosaurios** (Figuras 31-1 y 31-2). Estos primeros sinápsidos fueron los amniotas más abundantes a principios del Pérmico. Los pelicosaurios tienen un aspecto general semejante a los lagartos, pero este parecido es falso. Los pelicosaurios no están relacionados con los lagartos, que son diápsidos, ni forman un grupo monofilético. Uno de los primeros grupos sinápsidos, los carnívoros esfenacodontinos, está evolutivamente más estrechamente ligado a los **terápsidos** (Figura 31-2), el único grupo sinápsido que sobrevivió más allá del Paleozoico. En los terápsidos se observa por primera vez una locomoción erecta, con extremidades erguidas situadas bajo el cuerpo. Como la estabilidad se redujo al elevar al animal del suelo, el centro cerebral de la coordinación muscular, el cerebelo, pasó a tener mayor importancia. Los terápsidos se diversificaron como formas herbívoras y carnívoras, pero la mayor parte desaparecieron durante la gran extinción de finales del Pérmico.

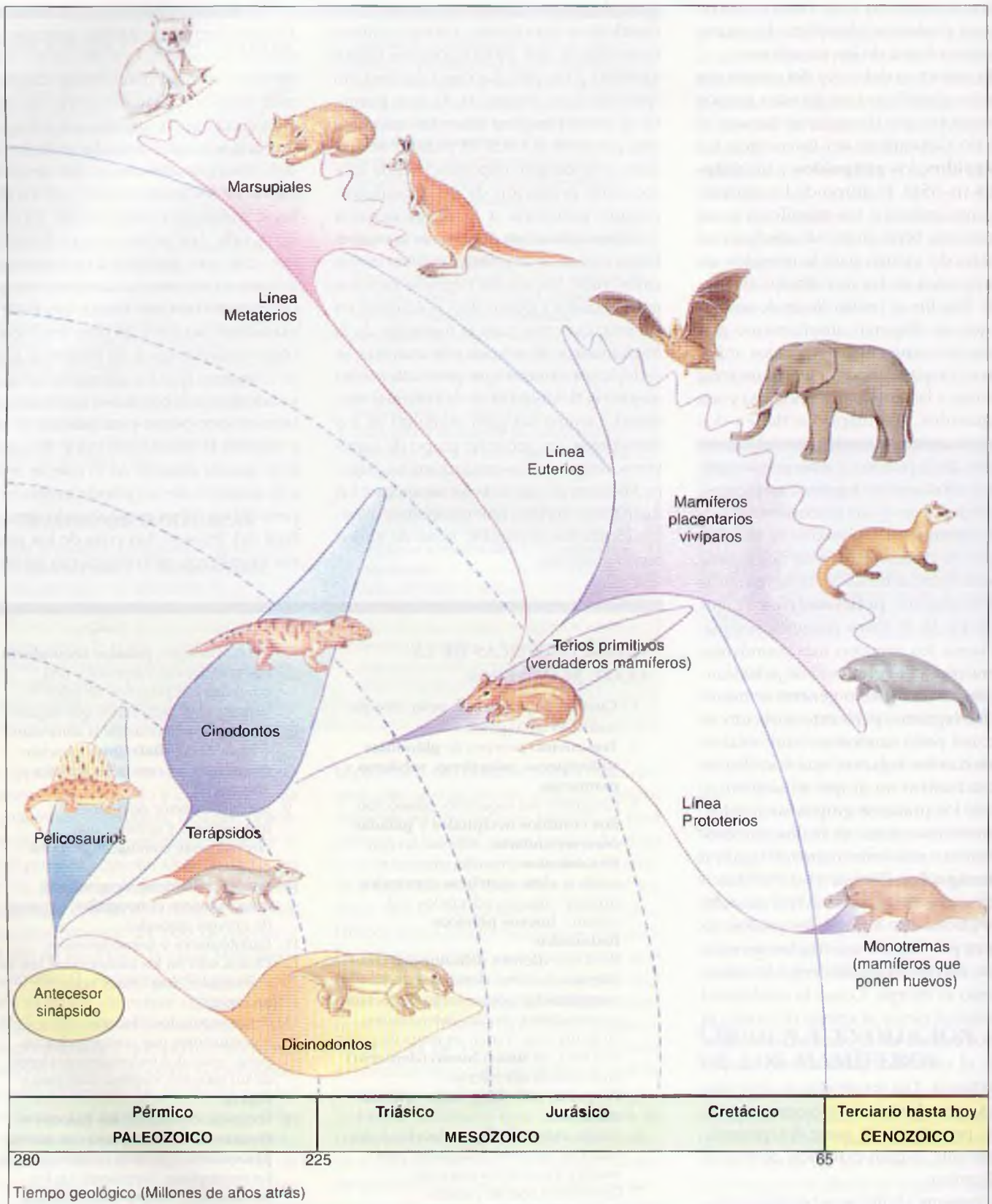
Solamente el último subgrupo evolutivo, los **cinodontos**, sobrevivió y pasó al Mesozoico. Los cinodontos desarrollaron varios caracteres novedosos, como una alta tasa metabólica, que permitió una vida más activa; un aumento de la

musculatura mandibular, que produjo una mordedura más fuerte; varios cambios esqueléticos, que proporcionaron mayor agilidad y un paladar óseo secundario (paladar duro, Figura 31-3), que permitía al animal respirar mientras mantenía una presa en la boca. El paladar secundario sería de gran importancia en la subsecuente evolución de los mamíferos, porque permitiría a las crías respirar mientras mamaban. Junto con la mejora biomecánica de la postura erguida en los cinodontos, los huesos largos se hicieron más delgados y desarrollaron salientes en las articulaciones para la inserción de la musculatura. El número de costillas se redujo, un cambio que probablemente mejoró la flexibilidad de la columna vertebral. Dentro del gran conjunto de los cinodontos, un pequeño grupo de carnívoros, denominados tritelerodontos (Figura 31-2), es el que más se asemeja a los mamíferos, con los que comparten diversos caracteres derivados, tanto dentarios como craneales.

Los primeros mamíferos de finales del Triásico fueron pequeños animales del tamaño de ratones, con un cráneo relativamente grande, mandíbulas diseñadas para masticar y un nuevo tipo de dentición en el que los dientes son remplazados una sola vez (dentaduras de leche y definitiva), a diferencia del primitivo patrón de los amniotas en el que los dientes se sustituyen continuamente a lo largo de la vida. Los primeros mamíferos fueron casi con seguridad endotérmicos, aunque su temperatura corporal era probablemente bastante menor que la de los mamíferos actuales. El pelo era esencial como aislamiento, y su presencia implica asimismo que las glándulas sebáceas y sudoríparas deben haber aparecido también en este punto para lubricar el pelo e impedir la pérdida de calor. El registro fósil guarda silencio en lo que se refiere a la aparición de las glándulas mamarias, pero deben haber evolucionado antes del final del Triásico. Las crías de los primeros mamíferos probablemente salían de

CARACTERÍSTICAS DE LA CLASE MAMÍFEROS

1. **Cuerpo cubierto con pelo**, aunque reducido en algunos.
2. **Tegumento** provisto de **glándulas sudoríparas, odoríferas, sebáceas y mamarias**.
3. Caracteres del esqueleto: **cráneo con dos cóndilos occipitales y paladar óseo secundario**; oído medio con **tres osículos** (martillo, yunque y estribo); **siete vértebras cervicales** (excepto algunos edentados y el manatí); **huesos pélvicos fusionados**.
4. Boca con **dientes difiodontos** (dientes de leche, deciduos, reemplazados por un juego de dientes permanentes); dientes heterodontos en la mayoría (varían en estructura y función); un **único hueso (dentario)** en la mandíbula inferior.
5. **Párpados móviles y oído externo carnoso**.
6. Cuatro extremidades (reducidas o que faltan en algunos), adaptadas para muchos tipos de locomoción.
7. Circulación con un corazón tetracameral, **aorta izquierda persistente y eritrocitos no nucleados** y bicóncavos.
8. Sistema respiratorio pulmonar con alvéolos y una caja de resonancia para la voz (laringe); **paladar secundario** (un paladar óseo anterior y una continuación posterior de tejido blando, el paladar falso) que separa las vías respiratorias de la alimentaria (Figura 31-3); **diafragma** muscular que separa las cavidades torácica y abdominal.
9. Sistema excretor de riñones metanefricos y uréteres que normalmente comunican con una vejiga.
10. Encéfalo altamente desarrollado, especialmente el **neopallio**; 12 pares de nervios craneales.
11. Endotérmicos y homeotérmicos.
12. Cloaca sólo en los monotremas (en los marsupiales, una cloaca poco profunda).
13. Sexos separados; órganos reproductores que comprenden un pene, testículos (normalmente dentro de un escroto), ovarios, oviductos y vagina.
14. Fecundación interna; **los huevos se desarrollan en un útero con unión placentaria** (placenta rudimentaria en los marsupiales, inexistente en los monotremas); **membranas fetales (amnios, corion, alantoides)**; determinación sexual debida a los machos (heterogaméticos).
15. Jóvenes alimentados con la **leche de las glándulas mamarias**.

**Figura 31-1**

Evolución de los principales grupos de sinápsidos. El linaje de los sinápsidos, caracterizados por una abertura temporal lateral, comenzó con los pelicosauros, reptiles mamíferoides del Pérmico. Los pelicosauros sufrieron una extensa radiación, y desarrollaron cambios en las mandíbulas, dientes y forma corporal, que presagiaron los caracteres de los futuros mamíferos. Esta tendencia continuó en sus sucesores, los terápsidos, especialmente en los cinodontos. En el Triásico, una línea de cinodontos dio lugar a los Terios, los verdaderos mamíferos. El registro fósil, tal como se interpreta actualmente, indica que los tres grupos de mamíferos modernos (monotremas, marsupiales y placentarios) derivan del mismo origen. La gran radiación de los modernos órdenes de placentarios se produjo durante los periodos Cretácico y Terciario.

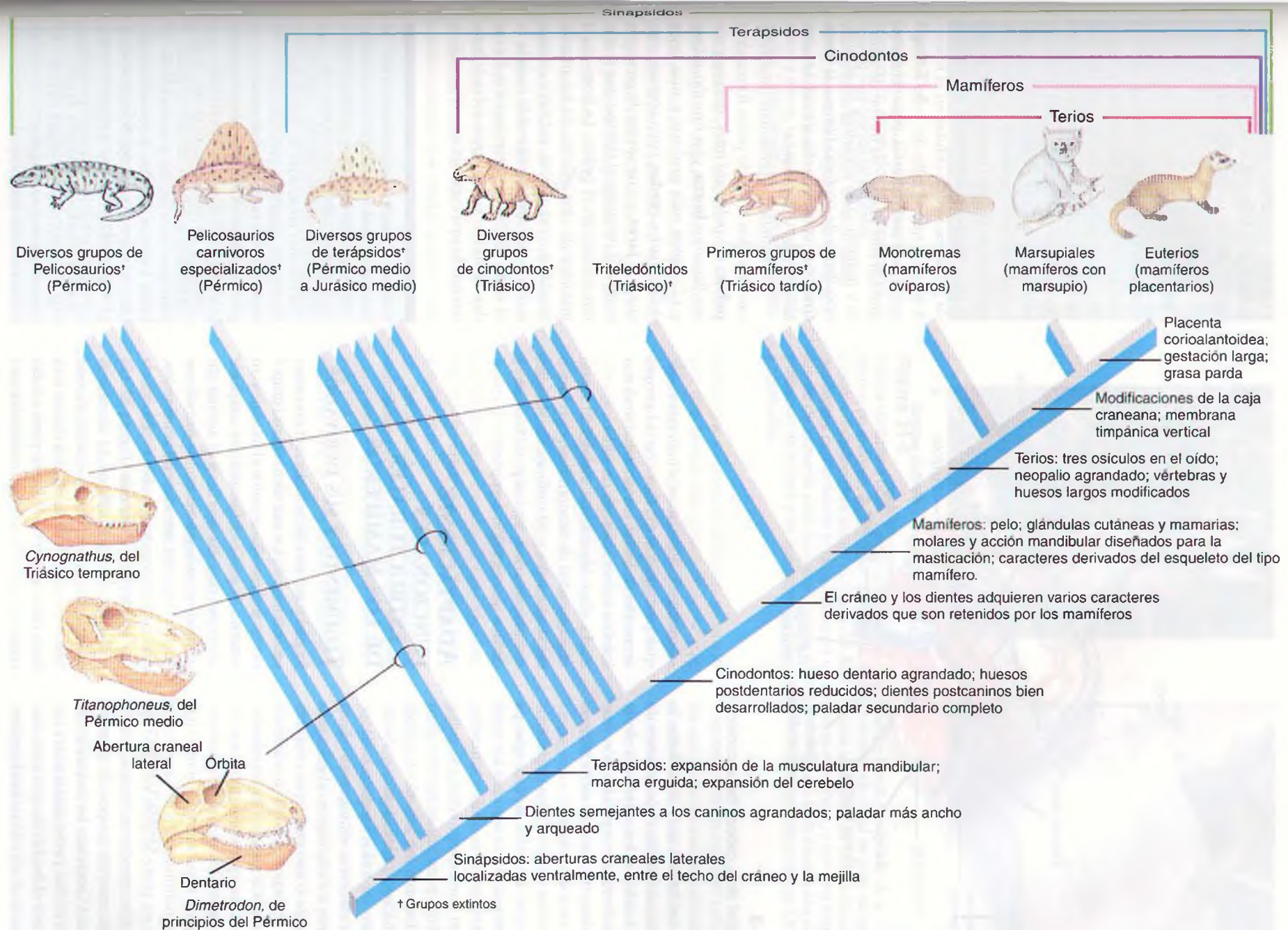
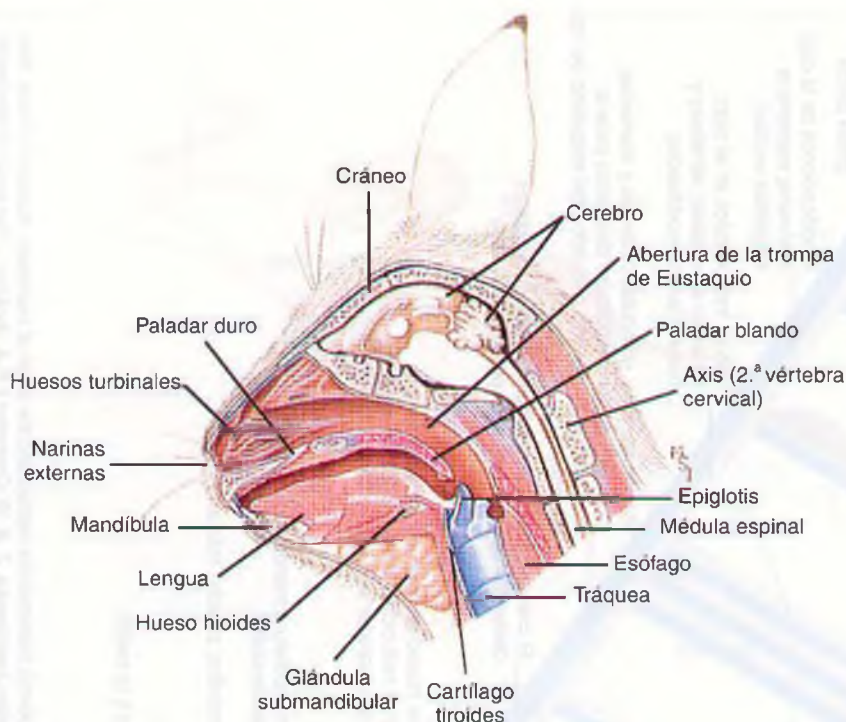


Figura 31-2

Cladograma abreviado de los sinápsidos, que hace hincapié en los orígenes de los caracteres importantes de los mamíferos (mostrados a la derecha del cladograma). Los grupos extintos se indican con una cruz. Los cráneos muestran un progresivo aumento del tamaño del dentario con respecto a otros huesos en la mandíbula inferior.

Datos de T. S. Kemp, *Mammal-like reptiles and the origin of mammals*. Academic Press, New York, 1982; Kielan-Jaworowska, Z. A. W. Crompton y F. A. Jenkins, «The origin of egg-laying mammals» en *Nature*, 326:871-873 (1987); Gauthier, J., A. G. Kluge, y T. Rowe, «Amniote phylogeny and the importance of fossils» in *Cladistics* 4: 105-209 (1988); R. L. Carroll, *Vertebrate paleontology and evolution*. W. H. Freeman, New York, 1988; y Pough, F. H., J. B. Heiser, y W. N. McFarland, *Vertebrate life*, ed. 3. New York, Macmillan Publishing Company, 1989.

**Figura 31-3**

Sección sagital de la cabeza de un conejo.

huevo en un estado muy inmaduro, lo que las hacía totalmente dependientes de la leche, el calor y los cuidados de la madre. Esta forma de reproducción persiste actualmente en los monotremas (ornitorrincos y equidnas).

Sorprendentemente, los primeros mamíferos del Triásico medio, que ya habían desarrollado casi todos los nuevos atributos de los mamíferos modernos, tuvieron que esperar otros 150 millones de años para alcanzar su gran diversidad. Durante ese período, los dinosaurios se hicieron abundantes y diversos, mientras que todos los grupos sinápsidos no mamíferos se extinguieron. Pero los mamíferos sobrevivieron, al principio probablemente como pequeñas criaturas nocturnas, semejantes a las musarañas. Después, en el Cretácico y especialmente en el Eoceno, que comenzó hace 54 millones de años, los mamíferos comenzaron su rápida expansión. La gran radiación de los mamíferos en el Cenozoico se atribuye en parte al gran número de ambientes que quedaron vacíos por la extinción de muchos grupos de amniotas al final del Cretácico. La radiación de los mamíferos fue provocada, casi con seguridad, por el hecho de que eran animales ágiles, endotérmicos, inteligentes,

adaptables y que daban a luz crías vivas, que protegían y nutrían con su propia secreción de leche, en vez de abandonar huevos vulnerables en un nido.

La clase Mamíferos incluye 21 órdenes: un orden de Monotremas, otro orden de Marsupiales y 19 órdenes de Mamíferos placentarios. En las p. 625 a 628 se da una clasificación completa.

ADAPTACIONES FUNCIONALES Y ESTRUCTURALES DE LOS MAMÍFEROS

TEGUMENTO Y SUS DERIVADOS

La piel y sus modificaciones son un carácter distintivo de los mamíferos como grupo. Como intermediaria entre el animal y su entorno, la piel está fuertemente adaptada al género de vida que lleva el animal. En general, es más gruesa en los mamíferos que en cualquier otra clase de vertebrados, aunque como en todos ellos está formada por **epidermis** y **dermis** (Figura 32-1B, p. 636). En los mamíferos, la dermis es mucho más gruesa que la epidermis; esta última es relativamente fina allí donde está bien protegida por el pelo, pero en las zonas en que está sujeta a mucho contac-

to y desgaste, como, por ejemplo, en las palmas y en las plantas, sus capas se espesan y cornifican con queratina.

Pelo

Este es una característica especial de los mamíferos, aunque los humanos no seamos seres particularmente peludos, y en las ballenas el pelo está reducido a unas pocas cerdas sensoriales en el hocico. Un pelo crece a partir de un folículo, el cual, aunque es una estructura epidérmica, se hunde en la dermis (Figura 32-1B, p. 636). El pelo crece continuamente por una rápida proliferación de células en el folículo. A medida que el tallo del pelo es empujado hacia arriba, hay nuevas células que quedan privadas de su fuente de alimento y mueren, convirtiéndose en el mismo tipo denso de proteína fibrosa, la **queratina**, que constituye las garras, las uñas, las pezuñas y las plumas.

Los mamíferos presentan característicamente dos tipos de pelos formando el **pelaje**: (1) pelos aislantes, densos y suaves llamados **borra**, con función aislante, y (2) pelos más gruesos y más largos denominados **cerdas**, cuyo conjunto constituye la **jarra**, y que sirven de protección contra el desgaste al tiempo que confieren coloración al pelaje. La borra atrapa una capa de aire aislante; en los animales acuáticos, como focas, nutrias y castores, es tan densa que es imposible mojarla. En el agua, los pelos de protección, las cerdas, se mojan y se pliegan sobre la borra, formando una capa aislante (Figura 31-4).

Un pelo es algo más que una fibra de queratina. Está formado por tres capas: la médula o canal central, la corteza con los gránulos de pigmento próximos a la médula y la cutícula externa compuesta de escamas imbricadas. El pelo de los diferentes mamíferos presenta una considerable variabilidad de estructuras. Puede carecer de corteza, tal como ocurre con los pelos de los ciervos, o puede faltarle la médula, como es el caso de los pelos huecos rellenos de aire del glotón, tan apreciados por las gentes del Norte para forrar las pezuñas de los animales de tiro debido a que resisten la congelación. Los pelos de los conejos y de otros están cubiertos por escamas para engancharse entre sí cuando se presionan. El pelo rizado, como el de las ovejas, crece a partir de folículos curvados.



Figura 31-4

Castor americano, *Castor canadensis* mordiendo un álamo temblón. Este roedor, el segundo más grande (el capibara sudamericano es mayor), tiene un pelaje espeso, resistente al agua, que consiste en cerdas fuertes y largas que cubren la borra sedosa y densa, tan apreciada en la industria peletera. Orden Roedores, familia Castóridos.



A



B

Figura 31-5

Liebre variable o nival, *Lepus americanus* con el pelaje pardo de verano, A, y con el pelaje blanco de invierno, B. Durante el invierno, un crecimiento adicional de pelo en las patas posteriores hace más ancho el apoyo del animal sobre la nieve. Las liebres nivales son residentes corrientes de la taiga (bosques de coníferas nortefios), y son una importante fuente de alimento para los linces, zorros y otros carnívoros. Las fluctuaciones de la población de liebres y de sus depredadores están íntimamente relacionadas. Orden Lagomorfos.

Cuando un pelo alcanza una determinada longitud, deja de crecer. Normalmente permanece en el folículo hasta que comienza a crecer uno nuevo, momento en que este viejo pelo cae. En los hombres, el pelo es reemplazado y mudado a lo largo de toda la vida. En la mayor parte de los mamíferos existen, en cambio, mudas periódicas de toda la capa pilosa.

En los casos más simples, tales como los de los zorros y las focas, el pelaje se muda una vez cada año durante los meses de verano. La mayor parte de los mamíferos tienen dos mudas anuales, una en primavera y otra en otoño. El pelaje de verano es siempre mucho menos espeso que el de invierno y, normalmente, también presenta un color diferente. Algunos carnívoros mustélidos nortefios, como el armiño, tienen pelajes blancos en invierno y pelajes pardos en verano. Se pensó en otros tiempos que el pelaje blanco de los animales árticos conservaba el calor corporal al reducir la pérdida por radiación, pero investigaciones recientes han demostrado que los pelajes blancos y negros irradian calor igual de bien. El blanco invernal de los animales árticos es, simplemente, un camullaje en un entorno nevado. La liebre variable de Norteamérica tiene tres mudas anuales: la blanca librea invernal es reemplazada por una librea estival

parda, que a su vez es sustituida en otoño por una librea más gris, la cual se cae rápidamente, dejando ver la capa blanca invernal (Figura 31-5). Los pelajes blancos de los mamíferos árticos en invierno (leucocromía) no deben ser confundidos con el albinismo, causado por unos genes recesivos que bloquean la formación de pigmento. Los albinos poseen ojos rojos y una piel rosada, mientras que los animales árticos, con sus pelajes de invierno, tienen ojos oscuros y, con frecuencia, los extremos del hocico, orejas, patas y cola, negros.

Fuera del Ártico, la mayor parte de los mamíferos presentan colores discretos de carácter protector. A menudo, las especies están marcadas con coloraciones disruptivas que les permiten ocultarse y pasar inadvertidos en su entorno natural. Ejemplos de este tipo pueden ser las manchas de los leopardos y de los cervatillos, o el listado de los tigres. Otros mamíferos, tales como las mofetas, señalan su presencia con coloraciones de advertencia (aposemáticas).

El pelo de los mamíferos se ha modificado para determinadas funciones. Las cerdas de los suidos, las vibrisas de los hocicos de la mayor parte de los mamíferos, así como las espinas de los puercoespines y sus parientes son buenos ejemplos. Las **vibrisas**, con frecuencia llamadas

«bigotes», son en realidad pelos sensoriales que proporcionan un sentido táctil muy sensible a muchos mamíferos. El menor movimiento de una vibrisa genera impulsos en los terminales nerviosos que se reciben en áreas sensoriales especiales del encéfalo. Las vibrisas son particularmente largas en los animales fosores y nocturnos.

Los puercoespines, los erizos y los equidnas, al igual que otros pocos mamíferos, han desarrollado una eficaz y peligrosa cobertura espinosa; las púas del puercoespín americano se rompen por su base en el momento de chocar contra algo y, ayudadas por diminutos ganchos dirigidos hacia atrás, pueden penetrar profundamente en el cuerpo de sus víctimas. Para que los animales más pugnaces, como por ejemplo los perros, aprendan más rápidamente con quién están tratando, los puercoespines hacen cascabelear sus espinas y las exhiben de forma prominente con sus blancas marcas hacia los agresores (Figura 31-6).

Cuernos y astas

En los mamíferos pueden observarse tres tipos de cuernos, o de sustancias córneas. Los **auténticos cuernos**, que presentan los **rumiantes** tales como los bovinos y las ovejas, son vainas huecas de epidermis queratinizada, que se disponen alre-



Figura 31-6

Los perros son víctimas frecuentes de la impresionante cobertura espinosa de los puercoespines. A menos que se extraigan (normalmente por un veterinario), las púas pueden continuar hundiéndose en la carne, causando gran dolor y pueden incluso producir la muerte a su víctima.

dedor de un núcleo de hueso que sale del cráneo. Normalmente, los cuernos no se mudan ni son ramificados, aunque a veces pueden estar muy curvados, y se encuentran en ambos sexos.

Las **astas** de la familia de los ciervos son totalmente óseas cuando están completamente formadas. Durante su crecimiento anual, las astas se desarrollan por debajo de una cobertura de piel muy suave y altamente vascularizada que se denomina **terciopelo** (Figura 31-7).

La escalada en el comercio de productos derivados del rinoceronte, especialmente sus cuernos, durante las tres últimas décadas ha colocado a los rinocerontes africanos y asiáticos al borde de la extinción. El cuerno de rinoceronte es muy apreciado en China como febrífugo y en el tratamiento de enfermedades cardíacas, renales y cutáneas; en la India se le considera un afrodisíaco. Estas supuestas facultades médicas no tienen la mínima base farmacológica. No obstante, la principal utilización de los cuernos de rinoceronte es la fabricación de empuñaduras de lujo para dagas en Oriente Medio. Debido a su forma fállica, las dagas de cuerno de rinoceronte son un regalo tradicional en los ritos de pubertad. Entre 1969 y 1977, y solamente en Yemen del Norte, se importaron 8000 cuernos de rinoceronte, lo que supone el sacrificio de otros tantos animales.

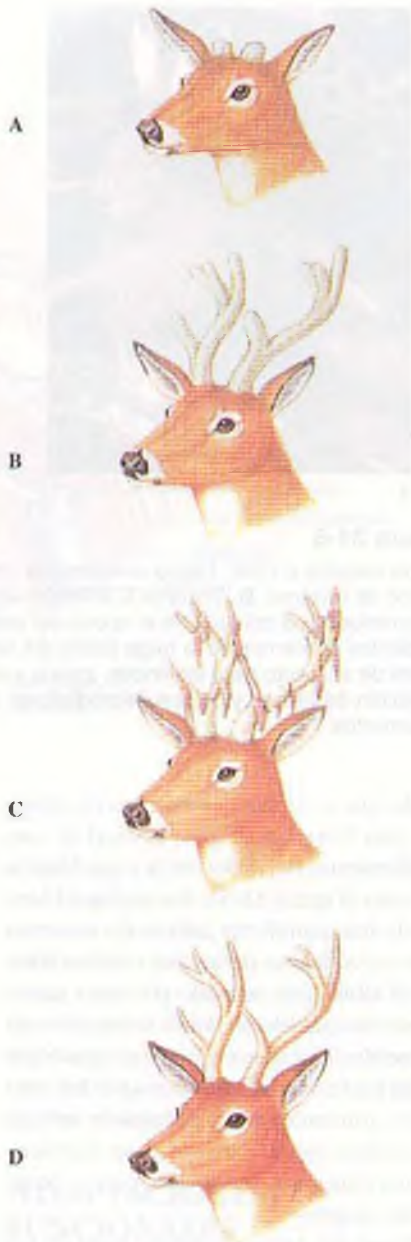


Figura 31-7

Crecimiento anual de las astas de los ciervos. **A**, Aastas que comienzan su crecimiento a finales de primavera estimuladas por las gonadotropinas hipofisarias. **B**, El hueso crece muy rápidamente hasta que se detiene por una rápida elevación de producción de testosterona en los testículos. **C**, La piel (terciopelo) muere y es mudada. **D**, Los niveles de testosterona alcanzan un máximo durante la estación de cría en el otoño. Las astas son mudadas en enero, a medida que descienden los niveles de testosterona.

Cuando el crecimiento de las astas se ha completado, justo antes de la época de celo, los vasos sanguíneos se constriñen, y el ciervo desgasta este terciopelo rasgando el asta contra los árboles. Las astas

se pierden después de cada estación de cría. Pocos meses después aparecen nuevos esbozos que anuncian el siguiente conjunto de astas. Durante varios años, cada nuevo par de astas supone un desgaste del metabolismo mineral, ya que, durante la época de cría, un gran alce o ciervo debe acumular 25 kg o más de sales de calcio a partir de su dieta vegetal.

El **cuerno del rinoceronte** es el tercer tipo de cuerno. Fibras córneas de aspecto de pelo se originan en papilas dérmicas, y son cementadas juntas para formar un solo cuerno.

Glándulas

Los mamíferos tienen la mayor variedad de glándulas tegumentarias de todos los vertebrados. La mayoría se pueden encuadrar en una de estas cuatro categorías: sudoríparas, odoríferas, sebáceas y mamarias. Todas son derivados de la epidermis.

Las **glándulas sudoríparas** son glándulas tubulares, simples y muy plegadas, que aparecen en bastantes partes del cuerpo en la mayor parte de los mamíferos. No existen en otros vertebrados. Pueden distinguirse dos tipos de glándulas sudoríparas: ecrinas y apocrinas (Figura 31-8). Las **glándulas ecrinas** segregan un sudor acuoso que, cuando se evapora sobre la superficie de la piel, absorbe el calor de ésta y la enfría. Aparecen en regiones carentes de pelo, especialmente en las palmas y plantas de manos y pies, en la mayor parte de los mamíferos, aunque en los caballos y muchos primates también están dispersas por todo el cuerpo. Pueden estar muy reducidas o incluso faltar en los roedores, los conejos, las ballenas y otros mamíferos.

Las **glándulas apocrinas**, el segundo tipo de glándula sudorípara, son mayores que las glándulas ecrinas y tienen los conductos más largos y retorcidos. Su zona secretora se localiza en la dermis y se hunde profundamente en la hipodermis. Siempre desembocan en el folículo de un pelo o donde ha existido uno. Se desarrollan aproximadamente en la época de la pubertad, y están restringidas (en la especie humana) a las axilas, zona púbica, pechos, canales auditivos externos, prepucio, escroto y alguna otra zona. Su secreción no es acuosa como el sudor ordinario (glándula ecrina), sino lechosa, blanquecina o amari-

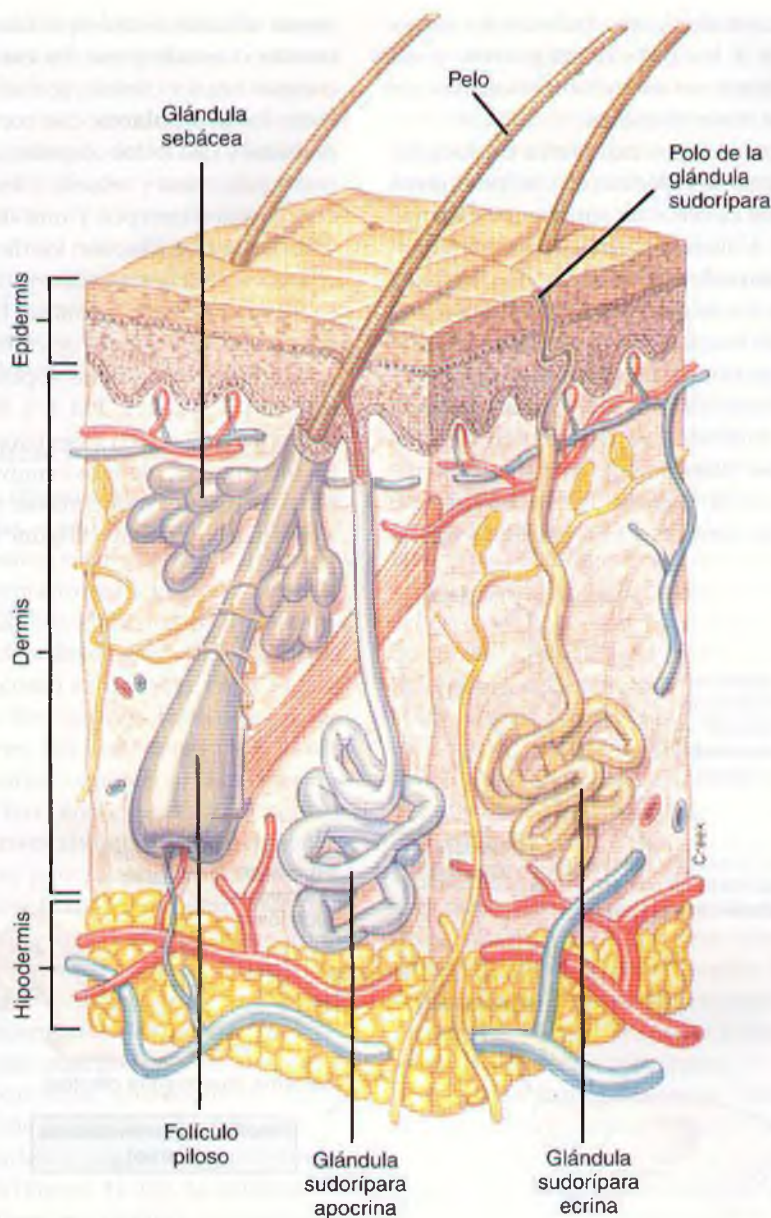


Figura 31-8

Glándulas de la piel del hombre. Las glándulas sebáceas producen sebo que lubrica el pelo y la piel. Hay dos tipos de glándulas sudoríparas. Las glándulas ecrinas son las más comunes y secretan un sudor acuoso que enfría la piel cuando se evapora. Las glándulas apocrinas, de distribución más limitada, producen una secreción lechosa que no está implicada en la regulación de la temperatura, pero que desempeña un cierto papel en la atracción sexual.

lenta, y se seca sobre la piel formando una película con aspecto de plástico. Las glándulas apocrinas no tienen nada que ver con la regulación térmica, pero su actividad se sabe que está relacionada con determinados aspectos del ciclo sexual, entre otras posibles funciones.

Las **glándulas odoríferas** existen prácticamente en todos los mamíferos, con localización y funciones bastante variadas. Son utilizadas en la comunicación con miembros de la misma especie

para marcar territorios, para señales de aviso y para defensa. Estas glándulas se localizan en las regiones orbitarias, metatarsianas e interdigitales (ciervos); por detrás de los ojos y en los carrillos (pikas y marmotas); en las regiones prepucciales del pene (ratas almizcleras, castores y muchos cánidos); en la base de la cola (zorros y lobos); en la región occipital (dromedarios), y en la región anal (mofetas, armines y comadrejas). Estas últimas, las más olorosas de todas las glándulas,

se abren a través de conductos en el ano; sus secreciones pueden ser descargadas con fuerza a una distancia de varios metros. Durante la época de cría, muchos mamíferos producen fuertes olores para atraer al sexo opuesto. La especie humana también está dotada de glándulas odoríferas, pero la civilización nos ha enseñado a que nos desagraden nuestros propios olores, lo que ha estimulado un lucrativo negocio de desodorantes que produce una cantidad increíble de jabones y otra serie de compuestos para enmascarar los olores.

Las **glándulas sebáceas** están íntimamente asociadas con los folículos pilosos, aunque algunas son libres y se abren directamente sobre la superficie. El tapizado celular de la propia glándula se descarga durante el proceso de secreción, por lo que debe ser renovado a la siguiente ocasión. Estas células glandulares se dilatan con acumulaciones grasas y, posteriormente, mueren y son expelidas como una mezcla grasienta, denominada sebo, dentro del folículo piloso. Llamada a veces «grasa educada», porque no se vuelve rancia, sirve para mantener el pelo y la piel dúctiles y lustrosos. La mayor parte de los mamíferos tiene glándulas sebáceas por todo el cuerpo; en la especie humana son más numerosas en el cuero cabelludo y en la cara.

Las **glándulas mamarias**, que dan nombre a los mamíferos, son posiblemente glándulas apocrinas modificadas. Independientemente de su origen evolutivo, aparecen en todas las hembras de los mamíferos y, en forma rudimentaria, en todos los machos. Se desarrollan con un engrosamiento de la epidermis que forma una línea mamaria a lo largo de ambos lados del abdomen en el embrión. En ciertas partes de estas crestas aparecen mamas, mientras que en las partes intermedias la cresta desaparece totalmente. En las mujeres, las glándulas mamarias empiezan a aumentar de tamaño en la pubertad, debido a la acumulación de grasa, y alcanzan su máximo desarrollo aproximadamente hacia los veinte años. Los pechos o mamas sufren un desarrollo adicional durante el embarazo. En otros mamíferos, las glándulas mamarias se hinchan sólo periódicamente, cuando están turgentes por la leche durante el embarazo y subsiguiente período de cría de los jóvenes.

ALIMENTO Y NUTRICIÓN

Los mamíferos han explotado una gran variedad de fuentes de alimento; algunos requieren dietas altamente especializadas, mientras que otros son oportunistas que sobreviven con alimentación muy diversa. En conjunto, los hábitos alimentarios y la estructura física están íntimamente ligados. Las adaptaciones de un mamífero para ataque y defensa, así como sus especializaciones para encontrar, capturar, masticar, tragar y digerir comida, determinan sus hábitos y su forma.

Los dientes, quizás más que cualquier otra característica física, revelan el estilo de vida de un mamífero (Figura 31-9). Todos los mamíferos tienen dientes, con

excepción de algunas ballenas, los monotremas y los osos hormigueros, y sus modificaciones están correlacionadas con lo que come el animal.

Conforme los mamíferos evolucionaban durante el Mesozoico, se produjeron grandes cambios en sus dientes y mandíbulas. A diferencia de la dentición uniforme, **homodonta**, de los reptiles, los dientes de los mamíferos se modifican para realizar funciones específicas, como cortar, masticar, sujetar, desgarrar, triturar, etc. Los dientes diferenciados de esta manera en el individuo se denominan **heterodontos**. Normalmente se distinguen cuatro tipos de dientes: los **incisivos**, con coronas simples y con extremos ligeramente

afilados, están especializados para morder o mordisquear; los **caninos**, con coronas largas y cónicas, se usan para perforar; los **premolares**, con coronas comprimidas y una o dos cúspides, están diseñados para cortar y rebanar, y los **molares**, con grandes cuerpos y una disposición variable de cúspides, son los dientes especializados para la trituración y masticación. La fórmula dentaria primitiva, que expresa el número de dientes de cada tipo en la mitad de las mandíbulas superior e inferior, es $I\ 3/3, C\ 1/1, PM\ 4/4, M\ 3/3$. Los miembros del orden Insectívoros (como las musarañas), algunos omnívoros y los carnívoros, son los que más se aproximan a este patrón primitivo (Figura 31-9).

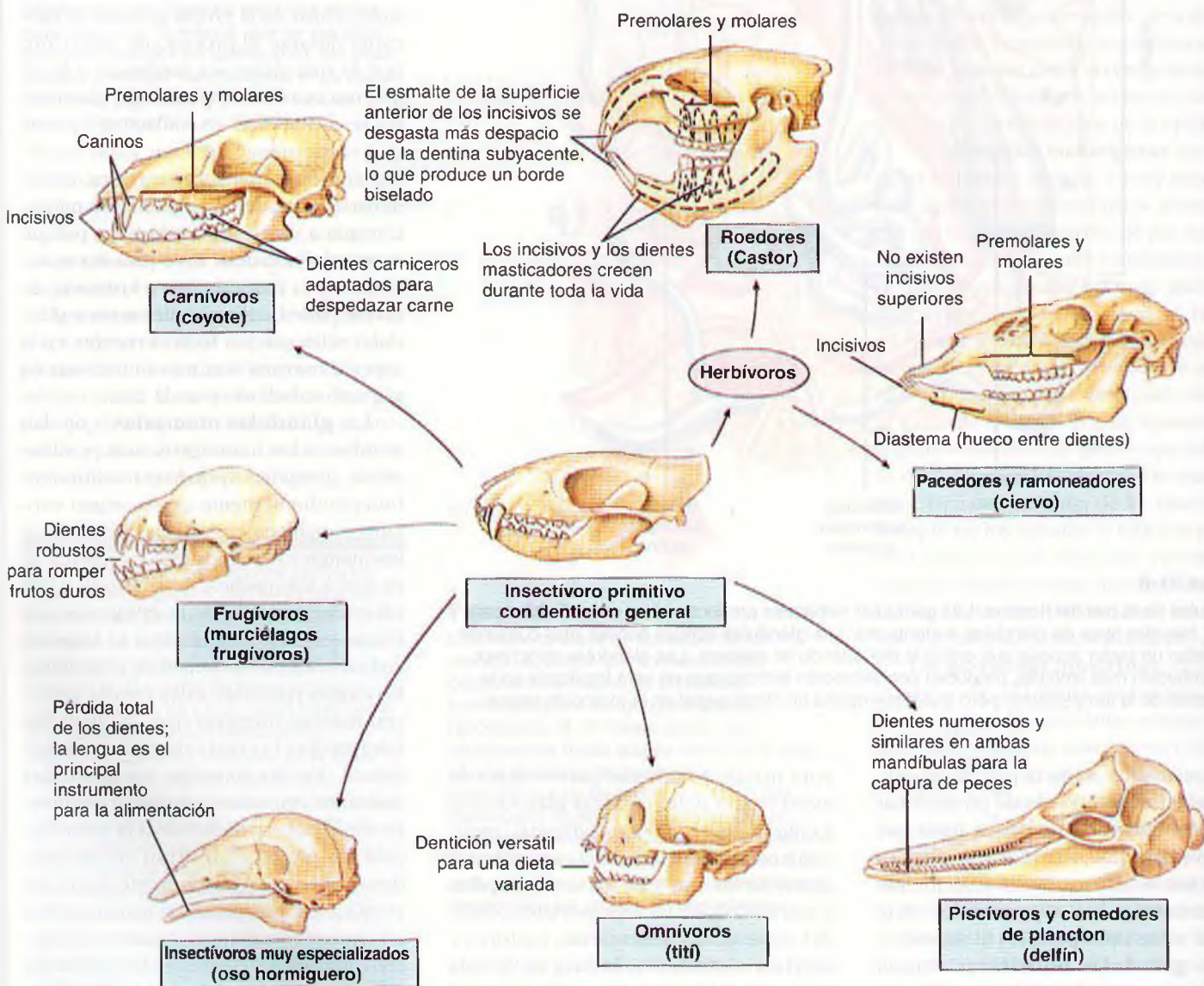


Figura 31-9

Especializaciones alimentarias de los principales grupos tróficos de mamíferos euterios. Los primeros euterios eran insectívoros; todos los demás tipos proceden de ellos.

A diferencia de los reptiles, los mamíferos no reemplazan continuamente sus dientes a lo largo de su vida. La mayoría tiene solamente dos juegos de dientes; un juego temporal, **de leche** o **deciduo**, que es sustituido por un juego permanente cuando el cráneo ha crecido lo suficiente como para albergar a todos los dientes. Solamente los incisivos, los caninos y los premolares son deciduos; los molares pertenecen a la dentición definitiva, y deben durar toda la vida.

Especializaciones alimentarias

El sistema digestivo de un mamífero (los dientes, las mandíbulas, la lengua y el tubo digestivo) están adaptados a su régimen alimentario particular. De acuerdo con sus hábitos alimentarios, los mamíferos pueden dividirse en varios **grupos tróficos** como se muestra en la Figura 31-9. Los tres grupos básicos son los insectívoros, los herbívoros y los carnívoros, aunque también se han desarrollado muchas otras especializaciones.

Los **insectívoros** son pequeños mamíferos, generalmente oportunistas, que se alimentan de una gran variedad de pequeños invertebrados, como lombrices y caracoles, además de insectos. Son ejemplos las musarañas, los topos, los osos hormigueros y muchos murciélagos. Como ingieren muy poca materia vegetal con fibra, que requiere largos procesos de fermentación, los insectívoros tienden a poseer un tracto intestinal corto (Figura 31-10). La calificación de insectívoro no siempre es exacta, ya que diversos carnívoros y omnívoros incluyen muchas veces insectos en sus dietas. Incluso muchos roedores, considerados herbívoros, pueden tener una dieta mixta de larvas de insectos, semillas y frutas.

Los animales **herbívoros** forman dos grupos principales: aquellos que **pacen** o que **ramonean**, como los ungulados (caballos, cerdos, ciervos, antílopes, bovinos, ovejas y cabras), y los **mordisqueadores**, como los roedores y los conejos y liebres. En los herbívoros suelen desaparecer los caninos, mientras que los molares, adaptados para la trituración, son amplios y de altas coronas. Los roedores tienen incisivos en forma de cortafíos que crecen durante toda la vida, y que deben ser desgastados continua-

mente para mantener equilibrado su constante crecimiento (Figura 31-9).

Los mamíferos herbívoros tienen una serie de adaptaciones interesantes debido a su dieta de origen vegetal. La **celulosa**, el hidrato de carbono estructural de las plantas, es un alimento potencialmente nutritivo, compuesto de largas cadenas de unidades de glucosa. Sin embargo, las moléculas de glucosa en la celulosa están unidas por un tipo de enlace químico que pocas enzimas pueden atacar. Ningún vertebrado sintetiza enzimas que puedan romper celulosa; sin embargo, los herbívoros almacenan una microflora de bacterias anaeróbicas y protozoos en grandes cámaras de fermentación en el tubo digestivo. Estas bacterias y protozoos sí rompen y metabolizan la celulosa, dejando libres una serie de ácidos grasos, azúcares y almidones, que el mamífero puede absorber y utilizar.

En algunos herbívoros, tales como los caballos y cebras, los conejos y liebres, los elefantes y muchos roedores, el tubo digestivo tiene un divertículo lateral bien desarrollado denominado **ciego**, que sirve como cámara de fermentación y área de absorción (Figura 31-10). Las liebres, los conejos y algunos roedores comen a menudo sus propias heces (**coprofagia**) con lo cual someten el alimento dos veces a la acción fermentativa de las bacterias intestinales.

Los **rumiantes** (bueyes, bisontes, búfalos, cabras, antílopes, ovejas, ciervos, jirafas y okapis) tienen un enorme **estómago con cuatro cámaras** (Figura 31-10). Cuando un rumiante come, la hierba pasa por el esófago hasta la **panza**, donde es descompuesta por bacterias y protozoos y se van formando pequeñas bolas de alimento. En los momentos de tranquilidad, el rumiante regurgita estas pelotas a la boca, donde las masca lenta y deliberadamente para triturar la fibra. Una vez tragado de nuevo, el alimento vuelve a la panza, donde es digerido por las bacterias celulolíticas. La pulpa pasa a la **redecilla**, y a continuación al **libro**, donde se reabsorben agua, nutrientes solubles y productos microbianos. El resto llega al auténtico **estómago** (llamado **cuajar**), donde se segregan las enzimas proteolíticas y tiene lugar la digestión normal.

Los herbívoros, en general, tienen tractos digestivos grandes y largos, y

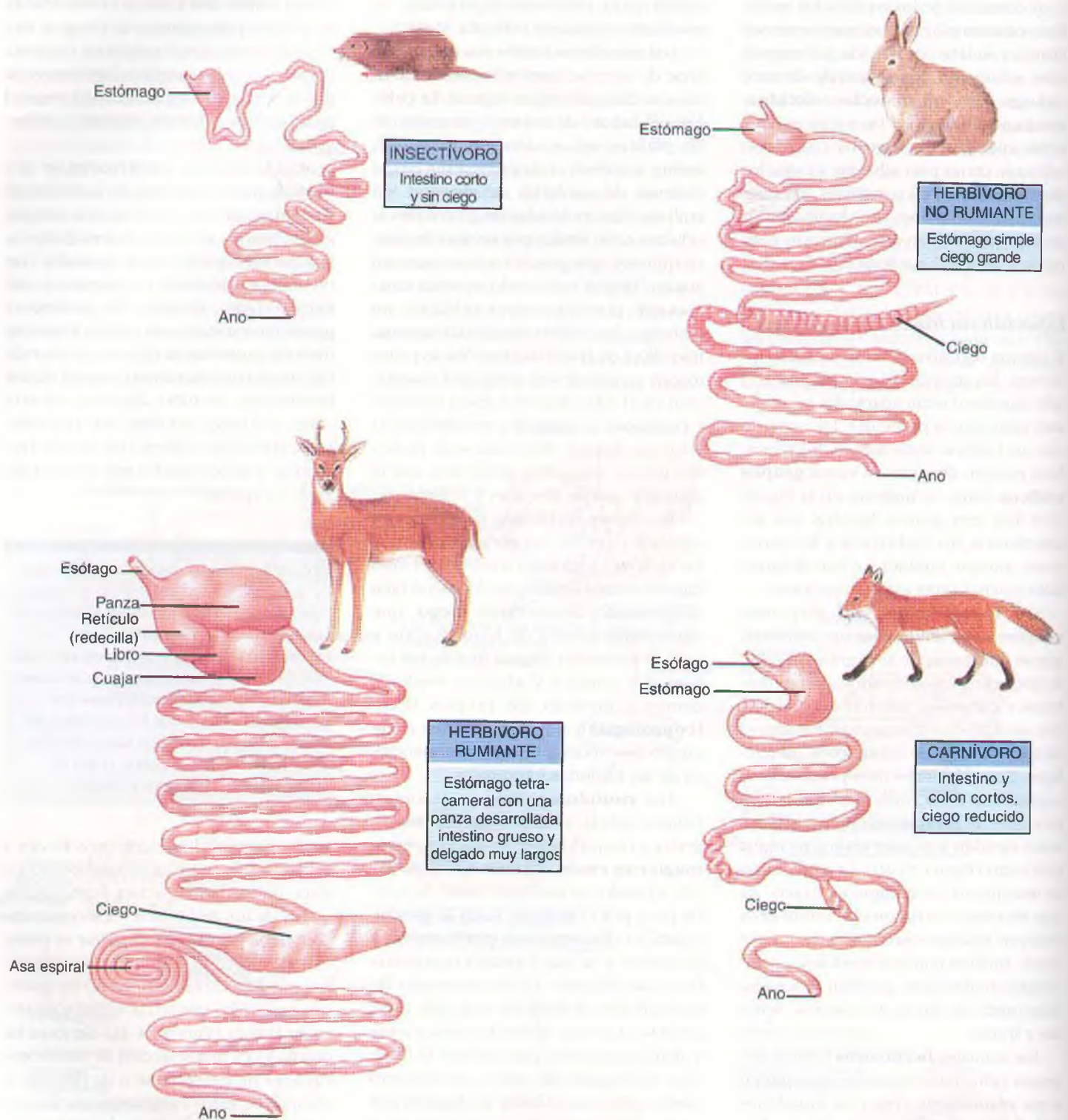
deben comer una cantidad considerable de plantas para sobrevivir. Un gran elefante africano, con 6 toneladas de peso, debe consumir aproximadamente cada día de 135 a 150 kg de materia vegetal para obtener suficiente alimento y sobrevivir.

Los mamíferos **carnívoros** se alimentan principalmente de herbívoros. Este grupo incluye a zorros, comadrejas, gatos, perros, glotones, leones y tigres. Los carnívoros están bien equipados con dientes perforadores y cortantes, y con extremidades dotadas de poderosas garras para matar a sus presas. Como su dieta de proteínas se digiere mucho más fácilmente que la comida vegetal de los herbívoros, su tubo digestivo es más corto, y el ciego, si existe, más pequeño. Los carnívoros comen con menor frecuencia, y tienen mucho más tiempo para jugar y explorar.

Obsérvese que los términos «insectívoros» y «carnívoros» tienen dos usos diferentes en los mamíferos para describir el tipo de dieta y para denotar órdenes taxonómicos específicos. Por ejemplo, no todos los carnívoros pertenecen al orden Carnívoros (muchos marsupiales son carnívoros) y no todos los miembros del orden Carnívoros comen carne. Muchos son oportunistas y algunos, como el panda, son vegetarianos estrictos.

En general, los carnívoros llevan a cabo, desde nuestro propio punto de vista, una vida más activa e interesante que la de los herbívoros. Como el carnívoro debe encontrar y capturar su presa existe un premio para los más inteligentes; muchos carnívoros, como los gatos, son conocidos por su habilidad y destreza en la caza (Figura 31-11). Su éxito ha conducido a una selección de herbívoros capaces de defenderse o de detectar y escapar de estos carnívoros, por lo que se han potenciado más sus sentidos y agilidad. Algunos herbívoros, sin embargo, sobreviven simplemente por sus tamaños (por ejemplo, los elefantes), o por una conducta de defensa basada en el grupo (como los bueyes almizcleros).

Los hombres han cambiado las reglas en la lucha entre carnívoros y herbívoros. Los primeros, a pesar de su inteligencia, se han visto muy afectados por la

**Figura 31-10**

Sistemas digestivos de los mamíferos, que muestran su distinta morfología con dietas diferentes.



Figura 31-11

Leonas, *Panthera leo*, devorando una víctima. Los leones acechan a sus presas y cargan contra ellas repentinamente, sorprendiéndolas. Carecen de resistencia para una persecución larga. Una vez saciados, pueden echarse a dormir incluso durante una semana seguida antes de volver a cazar y comer. Orden Carnívoros, familia Félidos.

presencia humana y han sido virtualmente exterminados en algunas áreas. Los pequeños herbívoros, en cambio, con su enorme potencial reproductor, han vencido sistemáticamente los más ingeniosos esfuerzos para eliminarlos de nuestro entorno. El problema de las plagas de roedores en la agricultura se ha intensificado. Hemos suprimido a los carnívoros que servían como regulador natural de las poblaciones de herbívoros, pero no hemos sido capaces de encontrar un sustituto apropiado.

Los mamíferos **omnívoros** comen tanto alimentos animales como vegetales. Ejemplos de ello son los cerdos, los mapaches, las ratas, los osos, la especie humana y la mayoría de los otros primates. Muchas formas carnívoras también comen bayas, frutas y hierbas cuando no les queda más remedio. El zorro, que normalmente come ratones, otros pequeños roedores y aves, llega a comer manzanas, nueces y maíz cuando sus fuentes alimenticias son escasas.

Para la mayor parte de los mamíferos, buscar alimento y comer puede ocupar casi todo su tiempo activo. Los cambios estacionales en los recursos alimentarios son muy marcados, sobre todo en las zonas templadas. La supervivencia puede ser fácil en el verano, cuando hay abundante comida, pero en el invierno muchos carnívoros deben recorrer grandes distancias y, con todo, llevar una existencia bastante precaria. Algunos migran a regiones donde la comida es más abundante.

Otros hibernan en un estado de sopor durante el invierno.

Pero existen muchos mamíferos previsores que forman pequeñas despensas durante los períodos de abundancia. Este hábito es muy corriente en los roedores, como las ardillas de tierra, las ardillas comunes y algunos ratones. Todas las ardillas, la zorro, la roja y la gris, recolectan nueces y piñones, e incluso hongos, que posteriormente esconden en pequeñas despensas para consumirlas durante el invierno. Muchas veces esconden cada cosa en un lugar diferente, y la marcan con un olor que ayuda a su futura relocalización. Algunas de sus despensas pueden llegar a contener 1 kg de alimentos (Figura 31-12).

Peso corporal y consumo de comida

La relación entre el peso corporal y la tasa metabólica ha sido discutida en relación con el consumo de alimento en las aves (p. 584). Cuanto más pequeño es el animal, más alta es su tasa metabólica y tanto más debe comer en relación con su tamaño corporal. Esto ocurre porque la tasa metabólica de un animal y, por lo tanto, la cantidad de comida que debe ingerir para mantener esa tasa, varía más o menos en proporción a la superficie más que con el peso corporal. La superficie es proporcional al peso corporal elevado a 0,7, y la cantidad de comida que ingiere un mamífero (o ave) es también

proporcional a su peso corporal elevado a la potencia 0,7. Un ratón de 3 g consumirá por gramo de peso cinco veces más comida que un perro de 10 kg y 30 veces más que un elefante de 5000 kg. Se puede ver fácilmente por qué los mamíferos pequeños (musarañas, ratones, murciélagos) deben pasar mucho más tiempo cazando y comiendo que los mamíferos de mayor tamaño. Las musarañas más pequeñas, que sólo pesan 2 g, pueden comer cada día una cantidad mayor que su propio peso y morir de hambre en pocas horas si carecen de comida (Figura 31-13). Por el contrario, un gran carnívoro puede permanecer sano y bien alimentado con una sola comida cada pocos días; por ejemplo, un puma caza un promedio de un ciervo por semana, aunque el número aumenta si las presas son más abundantes.

MIGRACIÓN

La migración es mucho más difícil de realizar para los mamíferos que para las aves. No es sorprendente que pocos mamíferos hagan migraciones estacionales regulares y prefieran, en cambio, centrar sus actividades en un hábitat local bien definido y limitado; sin embargo, hay algunos llamativos ejemplos de



Figura 31-12

La ardilla norteamericana *Tamias striatus* con los abazones (bolsas de las mejillas) repletos de semillas para almacenarlas en su despensa. Intentará guardar una gran cantidad para el invierno. Aunque hiberna, se despierta periódicamente para alimentarse de su comida almacenada. Orden Rodentia, Familia Esciúridos.

**Figura 31-13**

Musaraña colicorta, *Blarina brevicauda*, devorando un saltamontes. Este animal pequeño pero fiero, con una apetencia enorme por los insectos, ratones, caracoles, y gusanos, pasa la mayor parte de su tiempo bajo tierra y así rara vez los hombres lo ven. Las musarañas son un grupo primitivo que se cree que está estrechamente relacionado con los antecesores insectívoros de los mamíferos placentarios. Orden Insectívoros, familia Sorícidos.

migraciones de mamíferos. Se encuentran más migraciones en Norteamérica que en cualquier otro continente.

Un ejemplo es el caribú de Canadá y Alaska*, que lleva a cabo migraciones en

* N del T. El caribú americano y el reno europeo son la misma especie, *Rangifer tarandus*. Véase la Figura 31-14.

masa en las que se desplaza de 160 hasta 1100 km dos veces al año (Figura 31-14). Desde las zonas de invernada, en los bosques boreales (taiga), migran rápidamente a finales del invierno y principios de primavera a las zonas de cría en la tundra. Las crías nacen a mediados de junio. Conforme avanza el verano, se ven hostigados por moscas parásitas que penetran en su carne y mosquitos que se alimentan de su sangre (a razón de un litro por reno y semana en la temporada álgida) y por los ataques de lobos a las crías. Los renos viajan entonces hacia el Sur en julio y agosto, alimentándose muy poco durante el desplazamiento. En septiembre alcanzan el bosque y se alimentan de forma continuada sobre el tapiz vegetal del suelo. El celo se presenta en octubre.

El bisonte, antes de su casi deliberada extinción por parte del hombre, desarrolló gigantescas migraciones circulares entre las zonas de invernada y las estivales.

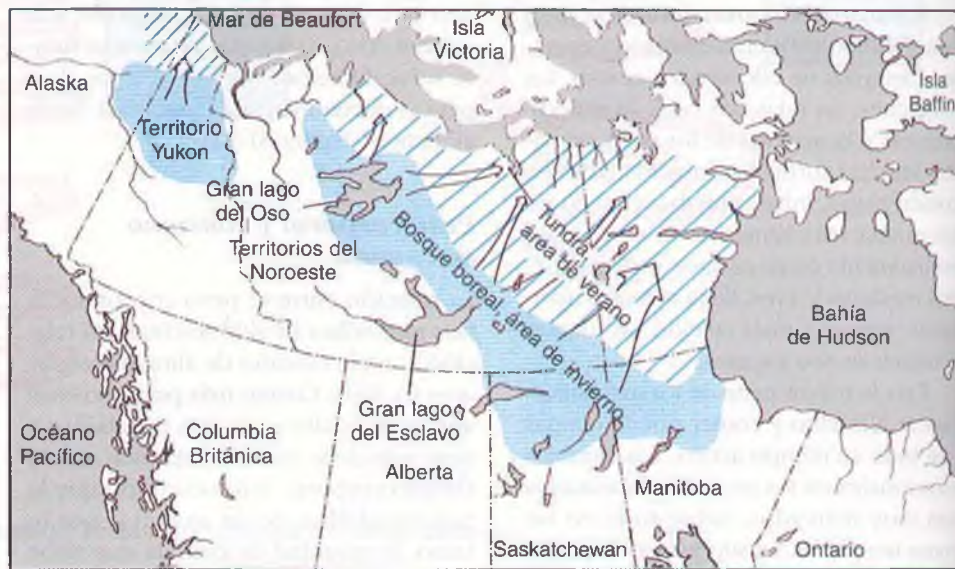
Las migraciones de mamíferos más largas son las llevadas a cabo por las focas oceánicas y las ballenas. Una de las más llamativas de estas migraciones es la de las focas de pelo, que se reproducen en las islas Pribilof, aproximadamente a 300 km de distancia de la costa de Alaska y al norte de las islas Aleutianas. Desde las zonas de invernada frente al sur de California, las hembras viajan 2800 km en

Los renos han sufrido un drástico declive desde los tiempos lejanos en que había millones de ellos. Para 1958, solamente quedaban 200 000 en Canadá. El declive se ha atribuido a varios factores, como la alteración del hábitat por la exploración y el desarrollo de la civilización en el Norte, pero especialmente debido a la caza excesiva. Por ejemplo, la manada Ártica del Oeste en Alaska sobrepasaba en 1970 los 250 000 renos. Después de 5 años de caza abusiva no regulada, en 1976 el censo reveló que sólo quedaban alrededor de 65 000 animales. Tras restringir la caza, la manada fue incrementándose hasta 140 000 en 1980, y se espera recuperar la población original de 250 000 individuos en la década de los 90. Sin embargo, se ha anunciado recientemente la intención de abrir el Ártico National Wildlife Refuge a la explotación petrolera, lo que amenaza esta recuperación.

mar abierto y llegan en primavera a las islas Pribilof, donde se congregan en enorme número (Figura 31-15). Los jóvenes nacen a las pocas horas o días de la llegada de las hembras. Entonces los machos, que habían llegado previamente y establecido territorios, forman harenes de hembras que son defendidos tenazmente. Una vez termina la cría de



A



B

Figura 31-14

Caribú, *Rangifer tarandus*, de Canadá y Alaska. **A**, Caribú adulto macho con pelaje de otoño y con las astas aterciopeladas. **B**, Territorios de invernada y de veraneo de algunos rebaños de caribúes de Canadá y Alaska (otros rebaños no indicados aparecen en la isla de Baffin y en Alaska central y del oeste). Las principales rutas migratorias de primavera están indicadas por flechas; las rutas varían considerablemente de año en año. La misma especie se llama reno en Europa. Orden Artiodáctilos, familia Cérvidos.

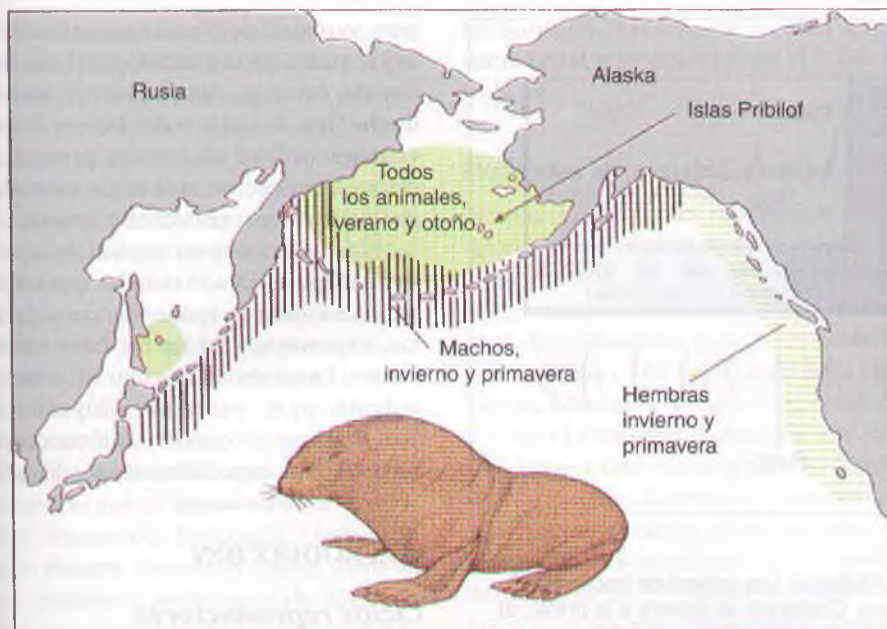


Figura 31-15

Migraciones anuales de la foca de pelo donde se muestran los territorios de invernada separados de machos y hembras. Tanto los machos como las hembras de la gran población de las Pribilof migran al comienzo del verano a las islas Pribilof, donde las hembras dan a luz a sus cachorros y entonces se emparejan con los machos. Orden Pinnípedos, familia Otáridos.

las pequeñas focas, que dura aproximadamente tres meses, los jóvenes y las hembras vuelven a abandonar el territorio y migran hacia el sur. Los machos no las siguen, sino que permanecen en el golfo de Alaska durante el invierno.

Aunque cabría esperar que los murciélagos, los únicos mamíferos alados, utilizaran su facultad de volar para realizar migraciones, muy pocos lo hacen. La mayor parte de ellos hibernan durante el invierno. Las cuatro especies de murciélagos americanos que migran, el rojo, el plateado, el peludo y el de cola libre brasileño, pasan sus veranos en los estados del norte o del oeste, y los inviernos en el sur de los Estados Unidos o de México.

VUELO Y ECOLOCACIÓN

Los mamíferos no han explotado los cielos en la misma forma que han hecho con los ambientes terrestres y acuáticos. De todas formas, muchos de ellos han proliferado en los árboles, donde son enormemente ágiles. Algunos pueden planear de árbol en árbol, y un grupo, los murciélagos o quirópteros, es capaz de vuelo activo. El planeo y el vuelo evolucionaron independientemente en varios

grupos de mamíferos, como los marsupiales, los roedores, los lémures voladores y los quirópteros. Cualquiera que haya visto a un gibón hacer sus piruetas en el zoo se da cuenta de que en los movimientos de este primate hay algo parecido al vuelo. Entre las ardillas arbóreas, todas hábiles acróbatas, la más eficiente es la ardilla voladora (Figura 31-16); estas formas, de hecho, planean más que vuelan, utilizando un patagio que han desarrollado en los flancos.

Los murciélagos o quirópteros, el único grupo de mamíferos voladores, son nocturnos y, por tanto, ocupan un nicho que han dejado vacante las aves. Su evolución se atribuye a dos razones: el vuelo y la capacidad para orientarse gracias a la ecolocación. Estas dos adaptaciones les permiten volar y evitar obstáculos en la más absoluta oscuridad, localizar y capturar insectos con precisión y encontrar su camino dentro de las oscuras galerías de las cuevas (otro hábitat que ha sido prácticamente ignorado tanto por los mamíferos como por las aves), donde duermen durante el día.

La investigación se ha centrado en los miembros de la familia Vespertilionidae, a la que pertenecen la mayor parte de los



Figura 31-16

Ardilla voladora *Glaucomys sabrinus*, aterrizando. El área de la superficie inferior casi se triplica cuando se despliega la piel de planeo. Son corrientes planeos de 40 ó 50 m; la buena maniobrabilidad durante el vuelo se alcanza ajustando la posición de la piel planeadora con músculos especiales. Las ardillas voladoras son nocturnas y tienen una extraordinaria vista en la oscuridad. Orden Roedores, familia Esciúridos.

quirópteros norteamericanos. Cuando vuelan, estos murciélagos emiten cortos pulsos (ultrasonidos) de 5 a 10 milisegundos de duración en un estrecho haz dirigido desde la boca o la nariz (Figura 31-17). La frecuencia de cada pulso es modulada: es decir, más alto al principio, hasta 100 000 hertzios (Hz, ciclos por segundo), bajando hasta quizá 30 000 Hz al final de la emisión.

Muchos insectívoros utilizan la ecolocación (por ejemplo, musarañas y tenrecs), pero es grosera en comparación con los murciélagos. Las ballenas con dientes, sin embargo, tienen una capacidad muy desarrollada de situar objetos por ecolocación. Se han capturado cachalotes totalmente ciegos y perfectamente sanos con alimento en sus estómagos. Aunque el mecanismo de producción y recepción de sonidos sigue sin comprenderse bien, se cree que chasquidos de baja y alta frecuencia, producidos en las cavidades sinusales, se centran en un haz estrecho mediante un cuerpo en forma de lente situado en la parte anterior de la cabeza (el «melón»). Los ecos que regresan se canalizan a través de senos llenos de aceite de la mandíbula inferior hacia el oído interno. Las ballenas dentadas pueden, aparentemente, determinar el tamaño, la forma, la velocidad, la dirección y la densidad de los objetos en el agua y saber la posición de cada ballena en el grupo.

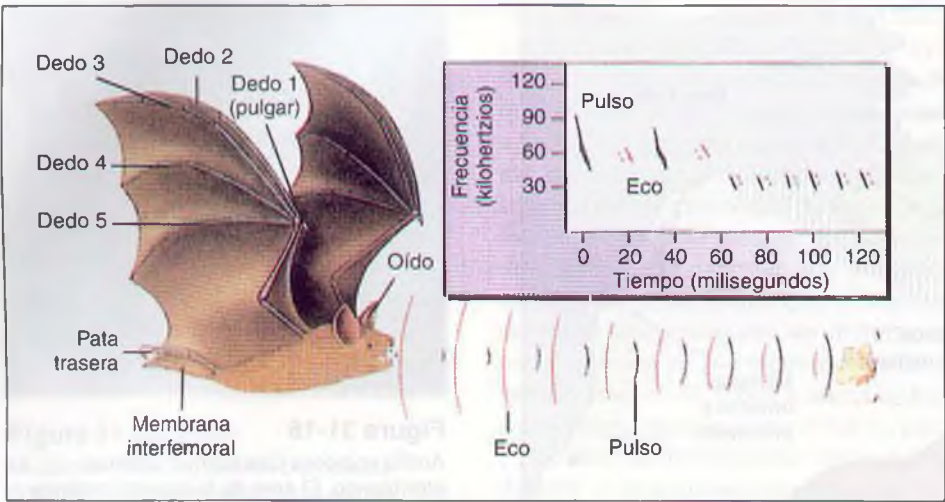


Figura 31-17
Ecolocalización de un insecto por el murciélago *Myotis lucifugus*. Los pulsos de frecuencia modulada forman un «chorro» estrecho desde la boca. Conforme se acerca a la presa, el murciélago emite señales más bajas y cortas, a mayor velocidad. Orden Quirópteros.

Los sonidos de estas frecuencias no son captados por el oído humano, que tiene un límite superior de aproximadamente 20 000 Hz. Cuando el murciélago está buscando la presa, produce cerca de 10 pulsos por segundo. Si se detecta una víctima, la frecuencia aumenta rápidamente hasta 200 pulsos por segundo en la fase final de aproximación y captura. Además, los pulsos están espaciados de tal manera que el eco de cada uno se recibe justo antes de emitir el siguiente pulso, una adaptación que evita la congestión. Como el tiempo de transmisión a recepción disminuye a medida que el animal se aproxima al objeto, puede aumentar la frecuencia de pulsos para obtener más información sobre ese objeto. La longitud de pulso también se acorta a medida que el murciélago se aproxima a su blanco. Es interesante que algunas presas de los murciélagos, como ciertas polillas nocturnas, han desarrollado detectores ultrasónicos para percibir y evitar a los atacantes (p. 737).

Los pabellones de las orejas de los murciélagos son grandes, como trompetillas auditivas, y tienen distintas formas en las diferentes especies. Poco se conoce sobre el oído interno de los quirópteros, pero obviamente está capacitado para recibir los ultrasonidos emitidos. Los biólogos creen que la navegación de los murciélagos es tan refinada que, a partir de un barrido de ecos, el animal construye una imagen mental de su entorno

que es virtualmente tan completa como una imagen visual producida en los ojos de un animal diurno.

Por razones no totalmente comprendidas todos los murciélagos son nocturnos, incluso los murciélagos frugívoros, que utilizan el olfato y la vista en vez del sonar para localizar su comida. En los trópicos y subtropicos hay muchos murciélagos que se alimentan de néctar y que son importantes polinizadores para una

gran variedad de plantas quiropterófilas («que aman a los murciélagos»). Las flores de estas plantas se abren por la noche, son blancas o de colores claros, y emiten un olor almizclado, parecido al de los quirópteros, que estos murciélagos nectarívoros encuentran atractivo.

El famoso vampiro tropical tiene incisivos afilados como cuchillas que utiliza para seccionar la epidermis de sus presas, exponiendo así los capilares subyacentes. Después de inyectar un anticoagulante para mantener fluyendo la sangre, lame su comida y la almacena en un estómago especialmente modificado.

REPRODUCCIÓN

Ciclos reproductores

La mayor parte de los mamíferos tienen estaciones de cría definidas, normalmente en invierno o en primavera, y ajustadas de forma que la época más favorable del año coincide con el momento de criar a la prole tras el parto. Muchos machos son capaces de cópula fértil en cualquier momento, pero la cópula efectiva de la hembra está restringida a un determinado momento de un ciclo periódico que se denomina **ciclo estral**. La hembra es receptiva para el macho sólo durante un período relativamente corto, el **estro** o celo (Figura 31-18).



Figura 31-18
Leones africanos, *Panthera leo*, copulando. Los leones se reproducen en cualquier estación, aunque predominantemente en primavera y verano. Durante el corto periodo en que la hembra es receptiva, puede copular repetidas veces. Tras una gestación de 100 días nacen tres o cuatro cachorros. Una vez que la madre ha introducido a los cachorros en la manada, son tratados con afecto tanto por los machos como por las hembras adultas. Los cachorros llevan a cabo un aprendizaje de 18 a 24 meses, aprendiendo a cazar y, a continuación, suelen ser expulsados de la manada para que se valgan por sí mismos. Orden Carnívoros, familia Felídeos.

El ciclo estral está dividido en etapas marcadas por cambios característicos en el ovario, el útero y la vagina. el **proestro**, o período de preparación, es el momento en que crecen los folículos ováricos, y es seguido por el **estro**, que es cuando se produce el apareamiento. Casi simultáneamente, los folículos ováricos se abren y liberan los óvulos (**ovulación**), que son posteriormente fecundados. En todos los mamíferos placentarios, el huevo fecundado se implanta entonces en la pared uterina y se produce el embarazo. Sin embargo, si no se produce apareamiento ni fecundación, el estro es seguido por el **metaestro**, un período de reparación. Esta etapa va seguida de un **diestro**, durante el cual el útero se hace pequeño y anémico, es decir, queda sin irrigación sanguínea o ésta es mínima. El ciclo vuelve entonces a repetirse comenzando con el proestro.

Un fenómeno curioso que prolonga el período de gestación de muchos mamíferos es la implantación retardada. El blastocisto permanece latente mientras se pospone su implantación en la pared uterina durante períodos de unas semanas a varios meses. En muchos mamíferos (p. ej., osos, focas, comadreas, tejones, murciélagos, muchos ciervos) el retraso de la implantación sirve para prolongar la gestación de forma que las crías nazcan en el período del año mejor para su supervivencia.

La frecuencia con que las hembras se encuentran preparadas para copular varía bastante entre los diferentes mamíferos. Los animales que sólo tienen un estro durante la estación de cría son llamados **monoéstricos**; aquellos que tienen un estro recurrente se denominan **poliéstricos**. Los perros, los zorros y los quipríos pertenecen al primer grupo; los ratones de campo y las ardillas son todos poliéstricos, del mismo modo que lo son muchos mamíferos que viven en las regiones más tropicales del mundo. En los monos del Viejo Mundo y en la especie humana hay un ciclo algo diferente, en el que el período postovulatorio se denomina **menstruación**, durante el cual el revestimiento del útero (endometrio) se colapsa y es expulsado con

hemorragia. Esto se denomina **ciclo menstrual** y se describe en el Capítulo 6 (p. 96.)

Patrones de reproducción

Existen tres diferentes modelos de reproducción en los mamíferos. Un patrón está representado por los mamíferos que ponen huevos (ovíparos), los **monotremas**. El ornitorrinco tiene un estación de cría cada año. Los huevos de cada ovulación, normalmente dos, son fecundados en el oviducto. A medida que descienden por éste, varias glándulas añaden a cada huevo albúmina y después una fina cáscara coriácea. Al ser puestos, los huevos tienen un tamaño aproximado a los de petirrojo. El ornitorrinco pone sus huevos en un nido excavado, donde los incuba durante 12 días. Después de la eclosión, los jóvenes se alimentan con leche (que obtienen lamiendo y no chupando) durante un período prolongado. De este modo, en los monotremas no hay gestación (embarazo) y el embrión echa mano de los nutrientes almacenados en el huevo, de la misma manera que los embriones de reptiles y aves; pero, al igual que ocurre en otros mamíferos, los monotremas crían a sus jóvenes con leche.

Los **marsupiales** son mamíferos vivíparos con marsupio, que presentan un segundo patrón de reproducción. Aunque solamente los euterios merecen la denominación de «mamíferos placentarios», los marsupiales tienen un tipo primitivo de placenta, llamada coriovitelina. El embrión (blastocisto) de un marsupial queda envuelto en una cápsula por unas membranas y flota libre en el fluido uterino durante unos días. Tras «eclosionar», el embrión no se implanta en el útero, como ocurre en los euterios, sino que «excava» una pequeña depresión en la pared uterina en la que se aloja y absorbe nutrientes de la mucosa mediante el saco vitelino vascularizado. La gestación (el desarrollo intrauterino) es breve en los marsupiales, y todos ellos dan a luz a crías diminutas, que son todavía embriones de hecho, tanto anatómicamente como fisiológicamente. Sin embargo, el nacimiento prematuro está seguido por un largo período de lactancia y cuidados parentales (Figura 31-19).

En los canguros rojos (Figura 31-20), el primer período de preñez de la estación es una gestación de 33 días, después de la cual nace el joven canguro, trepa hasta la bolsa marsupial sin ayuda alguna de su madre y se ancla a un pezón. Inmediatamente la madre vuelve a que-

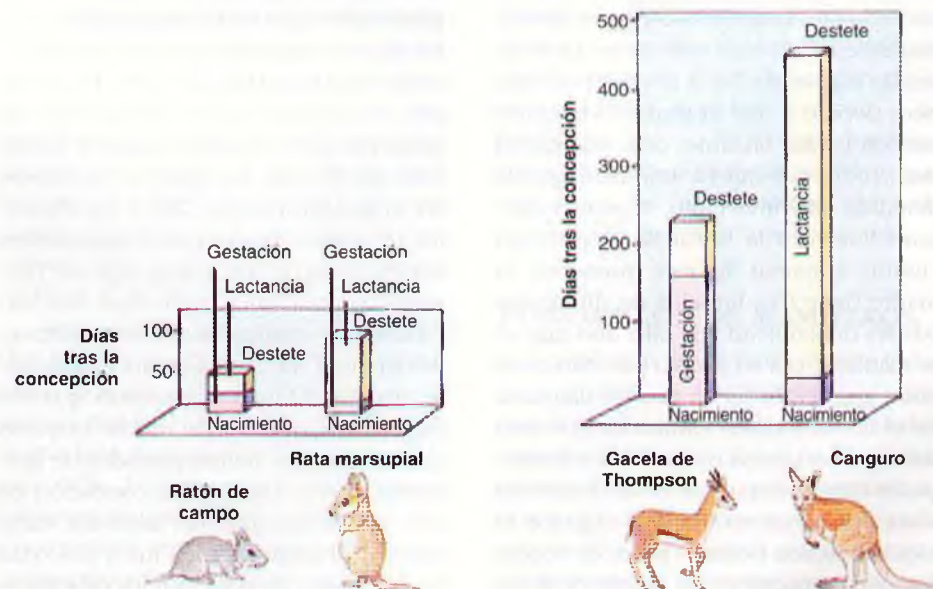


Figura 31-19

Comparación de los períodos de gestación y lactancia entre pares de especies de marsupiales y placentarios, ecológicamente similares. La gráfica muestra que los marsupiales tienen intervalos de gestación mucho más cortos e intervalos de lactancia comparativamente mucho más largos que los de los placentarios.

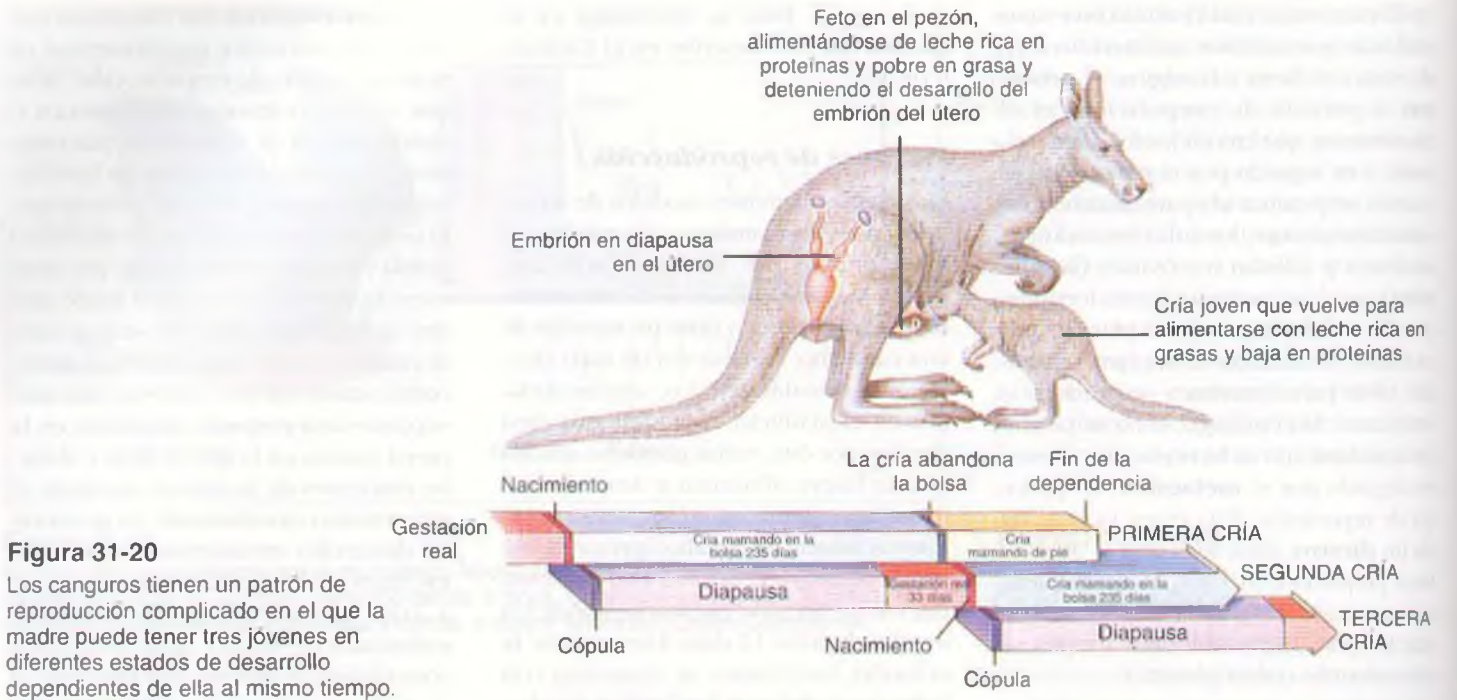


Figura 31-20
Los canguros tienen un patrón de reproducción complicado en el que la madre puede tener tres jóvenes en diferentes estados de desarrollo dependientes de ella al mismo tiempo.

dar preñada, pero la presencia de un joven lactante en la bolsa interrumpe el desarrollo del nuevo embrión en el útero, aproximadamente en el estado de 100 células. Este período de detención, llamado diapausa embrionaria, puede durar aproximadamente 235 días, durante los cuales el primer canguro continúa creciendo en la bolsa. Cuando esta cría abandona el marsupio, el embrión uterino prosigue su desarrollo y nace aproximadamente un mes más tarde. La hembra de nuevo vuelve a quedar preñada, pero debido a que el segundo canguro está en la fase lactante, otra vez más el desarrollo del nuevo embrión queda detenido. Mientras tanto, el primer canguro vuelve a la bolsa de cuando en cuando a mamar. En este momento, la madre tiene tres hijuelos de diferentes edades dependiendo de ella: uno que ya se mantiene por su propio pie, otro en la bolsa y un embrión en fase de diapausa en el útero. Existen variaciones de esta llamativa secuencia (no todos los marsupiales tienen diapausas en el desarrollo como los canguros, incluso algunos ni siquiera tienen bolsas), pero, en todos, los jóvenes nacen en un estado de desarrollo extremadamente incipiente, que se prolonga mientras se encuentran unidos al pezón (Figura 31-21).

El tercer modelo de reproducción es el de los **mamíferos placentarios**, los

euterios. En ellos, la inversión reproductora se produce en la gestación, a diferencia de los marsupiales, en los que se invierte en la lactancia (Figura 31-19). El embrión permanece en el útero materno alimentado por los nutrientes que recibe a través de una placenta de tipo corioalantoideo (p. 118), una conexión íntima entre la madre y el embrión. La duración de la gestación es mayor en los placentarios que en los marsupiales, y en los grandes mamíferos es considerablemente más larga (Figura 31-19). Por ejemplo, los ratones tienen un período de gestación de 21 días; los conejos y las liebres, de 30 a 36; los gatos y los perros; 60; el ganado bovino, 280, y los elefantes, 22 meses. Pero existen importantes excepciones (la naturaleza rara vez presenta correlaciones perfectas). Los rorcuales, que son los mayores mamíferos, llevan en el útero a sus crías únicamente durante 12 meses, mientras que los quirópteros, que no son mucho mayores que los ratones, tienen períodos de gestación de 4 ó 5 meses. La condición en que nacen los jóvenes también varía mucho. El antílope da a luz a sus crías bien cubiertas de pelo, con los ojos abiertos y capaces de correr desde el primer momento. Los ratones recién nacidos, en cambio, son ciegos, carecen de pelo y están totalmente indefensos. Todos nosotros sabemos la cantidad de tiempo que

necesita un bebé humano para ponerse de pie. De hecho, el crecimiento humano es más lento que el de cualquier otro mamífero, lo que constituye uno de los atributos diferenciales que nos separa de ellos.

El número de crías producidas por los mamíferos en una estación depende de la tasa de mortalidad, que, para algunos mamíferos como los ratones, puede ser



Figura 31-21
Oposums, *Didelphis marsupialis*, de 15 días de edad, agarrados a los pezones en el marsupio de su madre. Al nacer tras un período de gestación de sólo 12 días, no son mayores que abejas. Permanecen aferrados a los pezones durante 50 ó 60 días. Orden Marsupiales, familia Didélfidos.

elevada a cualquier edad. Normalmente, cuanto mayor es el animal, menor es el número de crías por camada. Los pequeños roedores, que sirven de presa para muchos carnívoros, normalmente producen más de una camada de varios animales en cada estación. Ciertas especies de ratones silvestres producen hasta 17 camadas anuales, de entre cuatro y nueve crías cada una. La mayor parte de los carnívoros no tienen más que una camada de tres a cinco crías anuales. Los grandes mamíferos, como los elefantes y los caballos, paren un solo animal en cada parto. El promedio de un elefante a lo largo de toda su vida reproductora, de aproximadamente 50 años, no supera las 4 crías.

La afamada fecundidad de los ratones de campo, y el efecto que tendría eliminar a los depredadores naturales de las poblaciones de roedores, quedan oportunamente reflejados en este fragmento de la obra de Thornton Burgess.

Retrato de un ratón de campo

Es fecundo en alto grado.
Ésa es la única fama
que puede haber reclamado.
En doce meses tan sólo
habrá un millón de ratones
si sobreviven todos.
Una prole así, eso está claro,
es un récord en solo un año.
Sin que nadie se dé cuenta,
por la noche y por el día,
se come toda la hierba,
forraje ya no sería.
Cualquier prado pierde, en un año,
toneladas, si no me engaño.
Y es que el hombre, por prejuicio,
destruye de la tierra el beneficio;
mientras, el ratón prospera y a la vez,
se ríe de nuestra estupidez.

TERRITORIALIDAD Y ÁREA DE INFLUENCIA

Muchos mamíferos mantienen territorios, o áreas de las que quedan excluidos individuos de la misma especie. De hecho, muchos mamíferos silvestres, como mucha gente, son básicamente desagradables con los de su propia especie, especialmente si son de su propio sexo durante la estación de cría. Si el mamífero vive en una madriguera o en una guarida, ésta constituye el centro de su

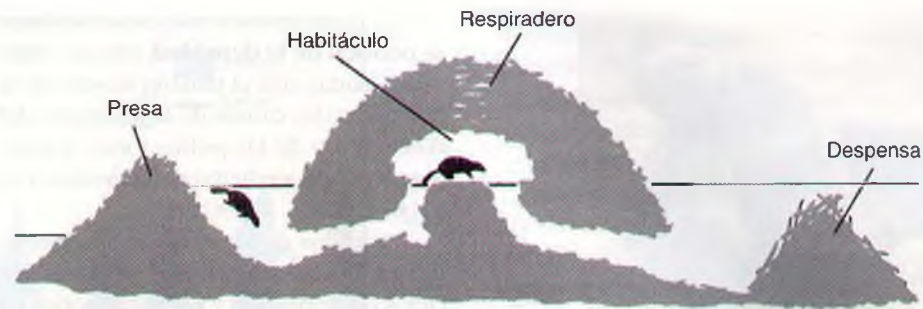


Figura 31-22

Cada colonia de castores construye su propio refugio en una charca, que crea represando un curso de agua. Cada año, la madre trae al mundo cuatro o cinco crías; cuando llega la tercera camada, los animales de dos años de edad son expulsados de la colonia. Establecerán nuevas colonias en otros lugares. Orden Roedores, familia Castóridos.

territorio. Si no tiene domicilio fijo, el territorio suele ser marcado normalmente con las glándulas odoríferas, muy desarrolladas, que ya han sido descritas al principio del capítulo. La extensión de los territorios varía mucho, y también dependen del tamaño del animal y de sus hábitos alimentarios. El oso pardo tiene territorios de varios kilómetros cuadrados, que guarda celosamente contra cualquier congénere.

Los mamíferos, normalmente, utilizan los accidentes naturales de su entorno para marcar sus territorios. Se marcan con secreciones de las glándulas odoríferas o también orinando o defecando. Cuando un intruso entra conscientemente en el territorio marcado por otro miembro de su especie, se encuentra inmediatamente en una situación de desventaja psicológica. En caso de que surja algún conflicto, el intruso, casi invariablemente, abandona la competición mediante alguna señal de sumisión característica para la especie. La territorialidad y las conductas agresivas y de sumisión se describen con mayor detalle en el Capítulo 38 (p. 774-776).

Una colonia de castores es una unidad familiar, y estos animales se cuentan entre las varias especies de mamíferos en que el macho y la hembra forman un fuerte lazo monógamo que perdura de por vida. Debido a que los castores invierten tiempo y energía considerables en construir su refugio y su presa, así como para recolectar el alimento durante el invierno (Figura 31-22), la familia, especialmente el macho adulto, defiende vigorosamente su propiedad contra cualquier castor intruso. La mayor parte del trabajo en la construcción de las pre-

sas y refugios lo llevan a cabo los machos, pero las hembras también ayudan si no están ocupadas con sus crías.

Una excepción interesante a la naturaleza fuertemente territorial de la mayor parte de los mamíferos es el perrito de las praderas, que vive en grandes y amistosas comunidades llamadas «ciudades» (Figura 31-23). Cuando se ha sacado adelante una nueva camada, los adultos legan la vieja casa a los jóvenes y se desplazan hacia territorios marginales de la comunidad para establecer una nueva casa. Tal práctica es la antítesis total del comportamiento de la mayor parte de los mamíferos, que expulsan a sus jóvenes cuando son autosuficientes.

El **área de influencia** de un mamífero es un área de búsqueda mucho más amplia, que rodea al territorio defendido. Estas áreas no se defienden de la misma forma que los territorios; de hecho, en muchos casos pueden solaparse, produciendo zonas neutrales que son utilizadas por los propietarios de varios territorios para buscar comida.

POBLACIONES DE MAMÍFEROS

Una población de animales incluye todos los miembros de una especie que comparten un determinado espacio y pueden reproducirse entre sí (Capítulo 40). Todos los mamíferos (como otros organismos) viven en comunidades ecológicas, cada una de ellas compuestas por numerosas poblaciones de diferentes especies, animales y vegetales. Cada especie se ve afectada por las actividades de las otras y por los distintos cambios que pueden producirse, especialmente los climáticos. Por ello, las poblaciones están siempre



Figura 31-23

Familia de perritos de las praderas, *Cynomys ludovicianus* (orden Roedores). Estos habitantes de las praderas altamente sociales son herbívoros que suponen una importante fuente de alimento para muchos animales. Viven en complejos sistemas de túneles, tan íntimamente entrelazados que forman «ciudades» de hasta 1000 individuos. Las ciudades están subdivididas en barrios, que a su vez se dividen en manzanas, las principales unidades familiares, y contienen uno o dos machos adultos, varias hembras y sus camadas. Aunque los perritos de las praderas ejercen una cierta propiedad sobre sus galerías con llamadas territoriales, son amistosos con los habitantes de galerías adyacentes. El nombre perro de pradera deriva del curioso ladrido que emite cuando se encuentra amenazado. Orden Roedores, familia Esciúridos.

cambiando de tamaño. Las poblaciones de pequeños mamíferos se encuentran en su mínimo justo antes del comienzo de la estación de cría, y alcanzan un máximo justo después del nacimiento de los nuevos individuos. Además de estos previsible cambios en el tamaño de la población, las poblaciones animales pueden fluctuar debido a otras causas.

Se producen comúnmente fluctuaciones irregulares debido a variaciones climáticas, tales como tiempo particularmente frío, caliente o seco, o también por catástrofes naturales como fuegos, tormentas o huracanes. Estas son causas **independientes de la densidad**, porque afectan a una población tanto si está concentrada como dispersa. Sin embar-

go, las fluctuaciones más espectaculares **dependen de la densidad**; esto es, están relacionadas con el tamaño mismo de la población (las causas de la limitación del crecimiento de las poblaciones dependiente e independiente de la densidad se tratan en las p. 818-819).

Los ciclos de abundancia son comunes en muchas especies de roedores. Los ciclos de población y las migraciones en masa de los lemingos escandinavos, árticos y norteamericanos son conocidos desde antiguo. Los lemingos (Figura 31-24) se reproducen durante todo el año, aunque más en verano que en invierno, con un período de gestación de sólo 21 días; los jóvenes que nacen a principios del verano se independizan a los 14 días, y son ya capaces de reproducirse a finales del verano. En los máximos de densidad de sus poblaciones, y tras devastar la vegetación debido a la construcción de túneles y el pastoreo, comienzan migraciones largas y masivas en busca de nuevos biotopos donde encontrar espacio y alimentos. Nadan a través de torrentes y pequeños lagos a medida que avanzan, pero no llegan a distinguir entre éstos y los grandes lagos, ríos o incluso el mar, donde pueden llegar a ahogarse. Como los lemingos son la principal dieta de muchos mamíferos carnívoros y también de algunas aves, cualquier cambio en la densidad de población de estos animales afecta también a todos sus depredadores.



Figura 31-24

Lemingo de collar *Dicrostonyx* sp., un pequeño roedor del norte. Las poblaciones de lemingos fluctúan ampliamente. Orden Roedores, familia Múridos.

En su libro *El Ártico* (1974, Montreal, Infacor, Ltd), el naturalista canadiense Fred Bruemmer describe el crecimiento de las poblaciones de lemingos en el Ártico canadiense:

«Después de una fase de despoblación, uno apenas ve signos de lemingos; puede haber uno cada 10 acres. Al siguiente año son evidentemente numerosos; sus galerías serpentean bajo la vegetación de la tundra y los frecuentes cúmulos fecales del tamaño de granos de arroz indican su presencia. El tercer año uno los ve por todas partes. El cuarto, generalmente el año del máximo en su ciclo, las poblaciones explotan. Ahora pueden vivir más de 150 lemingos dentro de cada acre de tierra, convertido en una colmena con hasta 4000 galerías. Los machos se encuentran con frecuencia y luchan instantáneamente; persiguen a las hembras y copulan después de un breve pero ardiente cortejo. Por todos los sitios uno oye los gritos y chillidos de los irritables y excitados animales. En tales momentos podrían difundirse por toda la tierra en marabuntas enloquecidas».

La liebre variable de Norteamérica muestra ciclos decenales de abundancia. La bien conocida fecundidad de los conejos les permite producir camadas de tres a cuatro gazapos hasta cinco veces al año. La densidad puede aumentar hasta 4000 liebres compitiendo por el alimento cada 1,5 km² de bosque norteno. Los depredadores (búhos, armiños, zorros y especialmente los linces) también aumentan (Figura 31-25). Entonces la población se colapsa precipitadamente por razones que durante mucho tiempo han sido un rompecabezas para los científicos. Las liebres mueren en gran cantidad, no debido a la falta de alimento o a tipo alguno de epidemia (como se creía en otro tiempo), sino, evidentemente, debido a alguna causa psicogénica dependiente de la densidad. A medida que aumenta la densidad, las liebres se hacen más agresivas, muestran signos de miedo y de defensa, e incluso cesan totalmente de reproducirse. El conjunto de la población muestra síntomas de agotamiento de la hipófisis y de las glándulas adrenales, un desequilibrio endocrino que se denomina a veces «enfermedad de choque» y que acaba en la muerte. Estos espectaculares declives no se comprenden demasiado bien todavía. Independientemente

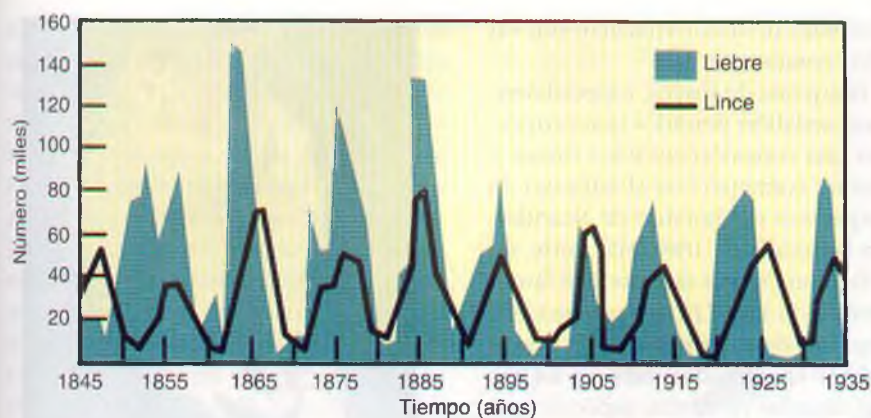


Figura 31-25

Cambios en las poblaciones de liebre variable y de lince canadiense, indicadas por las pieles recibidas por la Compañía de la Bahía de Hudson. La abundancia del lince (depredador) sigue a la de la liebre (presa).

de las causas, estos colapsos de la población que siguen a la superabundancia, aunque duros, son indudablemente ventajosos para la especie, ya que la vegetación puede volver a recobrarse y da a los supervivientes mejores posibilidades de una cría con éxito.

EL HOMBRE Y LOS MAMÍFEROS

Hace unos 10 000 años, cuando el hombre empezó a desarrollar métodos y prácticas agrícolas, comenzó también la domesticación de los mamíferos. Los perros fueron sin duda los primeros en ser domesticados, posiblemente entrando de forma voluntaria a depender de los humanos. El perro es una especie extremadamente adaptable y genéticamente plástica derivada de los lobos. Mucho menos variable genéticamente, y desde luego menos sociable, es el gato doméstico, seguramente derivado de una raza africana silvestre. Los gatos silvestres parecen gatos domésticos de gran tamaño, y todavía son bastante corrientes en Eurasia y en África. La domesticación del ganado, los búfalos, las ovejas y los cerdos, seguramente se produjo mucho más tarde. Se piensa que las bestias de carga (caballos, camellos, bueyes y llamas) probablemente fueron domesticadas por las gentes nómadas en distintas zonas. Algunas especies domésticas no existen ya como animales silvestres, como ocurre, por ejemplo, con el dromedario, la llama y la alpaca de Sudamérica. Todos los animales verdaderamente domésticos se reproducen en cautividad, y han pasado a

ser totalmente dependientes del hombre; muchos de ellos han sido moldeados a través de una cría selectiva para producir características deseables para los propósitos humanos.

Algunos mamíferos tienen especial consideración como animales «domésticos». El elefante no ha sido nunca realmente domesticado, porque raramente se reproduce en cautividad. En Asia, los adultos son capturados y sometidos a una vida de trabajos con una pasmosa facilidad. Los renos del norte de Escandinavia están domesticados sólo en el sentido de que «pertenecen» a gentes nómadas que continúan siguiéndolos en sus estacionales migraciones. El órice taurotrago

(«eland») está siendo domesticado experimentalmente en varios lugares. Es un animal plácido, amable e inmune a las enfermedades endémicas africanas, y que además produce excelente carne.

Los mamíferos pueden, en ciertos casos, interferir con la actividad humana. Los roedores y los conejos son capaces de producir terribles pérdidas en las cosechas y en los alimentos almacenados (Figura 31-26). Hemos creado una tentadora despensa para los roedores con nuestras técnicas agrícolas, y además les hemos favorecido al acabar con la mayor parte de sus depredadores naturales. Los roedores también son portadores de varias enfermedades. La rata casera es transmisora, entre otras, de la peste bubónica y del tifus exantemático. La tularemia o fiebre de los conejos es transmitida al hombre por una garrapata que se encuentra en las ratas almidaderas, las marmotas, los conejos y otros micromamíferos. La fiebre moteada de las Montañas Rocosas se propaga al hombre por garrapatas que aparecen en perros y en ardillas terrestres. La enfermedad de Lyme, una artritis epidémica, se transmite por piojos de los ciervos de cola blanca. La triquina y las solitarias, parásitos comunes de la especie humana, provienen del consumo de carne infestada de cerdo, ganado bovino y otros mamíferos.

En la introducción de este capítulo hemos aludido a la explotación desafortunada



Figura 31-26

Rata parda *Rattus norvegicus*. Habitantes con demasiado éxito en el entorno humano, las ratas pardas no sólo causan gran daño en las despensas, sino que también propagan enfermedades como la peste bubónica (una enfermedad transmitida por las pulgas infestadas y que tuvo una enorme influencia en la historia de la Europa medieval), tifus, ictericia, intoxicación alimentaria por *Salmonella* y rabia. Orden Roedores, familia Múridos.

tunada de las ballenas como un ejemplo de nuestra incapacidad para reconciliar las necesidades humanas con la protección de la vida libre. El exterminio de las especies con fines comerciales es tan injustificable que no necesita explicación. Una vez que se ha extinguido una especie, no hay equipo de científicos ni ningún invento técnico que puedan recuperarla. Lo que supone millones de años de evolución, puede ser destruido en una década de explotación irracional. Mucha gente está preocupada por el terrible impacto que provocamos sobre la vida libre, y hoy día hay mayor interés que en otro tiempo en rectificar el lamentable camino que llevamos. Si tuvieran oportunidad, los mamíferos podrían recuperarse espectacularmente de las depredaciones humanas, como han hecho la nutria de mar y el antílope saiga, ambos una vez en peligro de extinción y ahora numerosos.

EVOLUCIÓN HUMANA

Darwin dedicó un libro completo, *El origen del hombre y la selección en relación con el sexo*, a la evolución humana. La idea de que el hombre comparte un origen común con los simios y otros animales era repulsiva para el mundo victoriano, que reaccionó con la esperada violencia (Figura 9-14, p. 163). Debido a que en aquella época no existía virtualmente una evidencia fósil que relacionara al hombre con los simios, Darwin basó su argumentación fundamentalmente en comparaciones anatómicas entre ellos. Para Darwin, las estrechas semejanzas entre los monos y el

hombre sólo podían explicarse por un ancestro común.

La búsqueda de fósiles, especialmente de un «eslabón perdido» que proporcionara una conexión entre los simios y el hombre, comenzó con el hallazgo de dos esqueletos del hombre de Neanderthal en la década de 1880. Más tarde, en 1891, Eugene Dubois descubrió el famoso hombre de Java (*Homo erectus*). Sin embargo, los descubrimientos más espectaculares se han llevado a cabo en las tres últimas décadas en África, especialmente entre 1967 y 1977 en lo que el paleoantropólogo americano Donald C. Johanson llama «la década dorada». Durante este mismo período, estudios de bioquímica comparada demostraron que el hombre y el chimpancé son genéticamente tan similares como muchas especies estrechamente emparentadas. La citología comparada puso de manifiesto que los cromosomas del hombre y los simios son homólogos. Ya no se sigue buscando un mítico «eslabón perdido» para establecer el origen común del hombre y los simios, nuestros parientes vivos más próximos.

RADIACIÓN EVOLUTIVA DE LOS PRIMATES

El hombre es un primate, hecho que ya reconoció incluso el pre-evolucionista Linneo. Todos los primates comparten ciertos caracteres significativos: dedos prensiles en las cuatro extremidades, uñas planas en lugar de garras y ojos dirigidos hacia delante, con visión binocular y una excelente percepción de la profundidad.



Figura 31-27

Un prosimio, el tarsero de Mindanao *Tarsius syrichta carbonarius*, de la isla de Mindanao en las Filipinas.

Los detalles de la filogenia de los primates no están resueltos por completo. El siguiente resumen aclarará las probables relaciones de los principales grupos de primates.

El primate más antiguo fue probablemente un pequeño animal nocturno, de aspecto similar a las musarañas arborícolas. Este grupo ancestral se dividió en dos estirpes principales, una de las cuales dio lugar a los **prosimios**, como los **lemures**, **tarseros** (Figura 31-27) y **lorísidos**; de la otra derivaron los **simios** o monos en general (Figura 31-28), incluidos los antropomorfos (Figura 31-29). Los prosimios y muchos simios son arborícolas, lo que constituye probablemente el modo de vida ancestral de ambos grupos. La vida arborícola estimuló posible-



A



B

Figura 31-28

Monos. A, Titíes dorados, un ejemplo de monos del Nuevo Mundo. B, Un babuino, un ejemplo de mono del Viejo Mundo.



Figura 31-29

Gorila, ejemplo de mono antropoide.

mente la evolución de una inteligencia superior. Unas extremidades flexibles son esenciales para animales activos que se mueven de un árbol a otro. Las manos y pies prensiles, en contraste con las patas con garras de ardillas y otros roedores, permitieron a los primates colgarse de las ramas, trocear y manipular el alimento, y lo más significativo, utilizar herramientas. La posesión de órganos sensoriales altamente desarrollados, especialmente una visión aguda, y la coordinación adecuada de los músculos de dedos y extremidades son esenciales para una vida arborícola activa. Por supuesto los órganos sensoriales son tan buenos como permita el cerebro que procese la información sensorial. La medida precisa del tiempo, la apreciación de las distancias y el estado de alerta, requieren una corteza cerebral desarrollada.

Los fósiles de simios más antiguos aparecieron en África en depósitos del Eoceno tardío, hace aproximadamente 40 millones de años. Muchos de estos primates eran activos más bien de día que de noche, lo que hizo de la visión el sentido dominante, reforzado aún más por la visión en color. Los simios comprenden tres grupos monofiléticos: (1) los monos del Nuevo Mundo (ceboideos, Figura 31-28A), como el mono aullador, el mono araña y el tamarino; (2) los monos del Viejo Mundo (cercopitécidos), como el papión (Figura 31-28B), el mandril y el colobo, y (3) los monos antropoides (Figura 31-29). Los monos del Viejo Mundo y los monos antropoides (incluido el hombre) son taxones hermanos, y en conjunto constituyen el grupo hermano de los monos del Nuevo Mundo. Además de su separación geográfica, los monos del Viejo Mundo se diferencian de los del Nuevo Mundo en que carecen de cola prensil, tienen las narinas juntas, los pulgares prensiles más próximos y los dientes más diversificados. Los restos fósiles más antiguos de monos antropomorfos datan de hace 25 millones de años. En esta época aparecieron las sabanas de África, Europa y Norteamérica. Quizás movidos por una mayor abundancia de alimento en el suelo, estos simios abandonaron los árboles y se hicieron predominantemente terrestres.



Figura 31-30

Lucy (*Australopithecus afarensis*), el esqueleto casi completo más antiguo que se conoce de un homínido. La edad de Lucy se ha datado en 2,9 millones de años. En 1994 se ha descubierto un cráneo casi completo de *A. afarensis*.

LOS PRIMEROS HOMÍNIDOS

Durante el Mioceno y el Plioceno (entre 4 y 20 millones de años atrás) la sustitución de los bosques por praderas impulsó a los simios a poblar las sabanas. Debido a las ventajas que suponía la posición erguida (una mejor vigilancia de los depredadores y la liberación de las manos para manejar herramientas y tomar alimento), los primeros homínidos se fueron poniendo gradualmente en pie. Esta importante transición supuso un lapso de tiempo muy grande, ya que requirió rediseñar por completo el esqueleto y las inserciones musculares.

Los restos de los homínidos más antiguos en este período son marcadamente escasos. Aunque se han identificado varios homínidos primitivos diferentes, todos ellos desaparecieron virtualmente sin dejar rastro de su descendencia. Hace solamente 4 millones de años, tras un largo vacío fósil, aparecieron los primeros «casi humanos». Uno de ellos fue el recientemente descubierto *Australopithecus afarensis*, un homínido bípedo y bajo, cuyo rostro y capacidad craneana se parecen a los del chimpancé. Se han desenterrado numerosos fósiles de esta especie, el más famoso de los cuales fue el esqueleto de una hembra completo en un 40 %, descubierto en 1974 por Donald Johanson y bautizado «Lucy» (Figuras 31-30 y 31-31). Muchos paleontólogos creen que *Australopithecus afarensis* representa el ancestro de todo el

género humano y las formas semejantes que siguieron.

APARICIÓN DE *Homo*, EL VERDADERO HOMBRE

Hace unos tres o cuatro millones de años aparecieron dos líneas de homínidos bastante distintas, que convivieron durante al menos 2 millones de



Figura 31-31

Reconstrucción del aspecto de Lucy (derecha) comparado con una persona actual (izquierda).

años. Una de ellas fue el *Australopithecus africanus*, ya bípedo, con aproximadamente un tercio de la capacidad craneana del hombre moderno. Otra línea de australopitecinos fue mayor y más robusta (Figura 31-32), probablemente más próxima al tamaño de un gorila.

Hasta su extinción, entre 1,5 y 1 millón de años atrás, los australopitecinos compartieron la naturaleza con un homínido más avanzado y completamente erecto, el *Homo habilis*, el primer hombre verdadero. *Homo habilis*, que significa «hombre capaz», era de constitución más ligera que los australopitecinos, pero con un cerebro mayor, y utilizó, sin lugar a dudas, herramientas de piedra y hueso. Esta especie apareció hace unos dos millones de años y sobrevivió quizás durante medio millón.

Hace aproximadamente 1,5 millones de años apareció *Homo erectus*, probablemente como descendiente de *Homo habilis*. *Homo erectus* fue un homínido grande, con una talla entre 150 y 170 cm, una frente baja pero clara, fuertes arcos superciliares y una capacidad craneana de unos 1000 cm³ (intermedia entre la de *Homo habilis* y el hombre actual) (Figura 31-32). *Homo erectus* fue una especie con organización social, que vivía en tribus de entre 20 y 50 individuos. Desarrolló una cultura útil y compleja, y se extendió por las regiones templadas y tropicales del Viejo Mundo.

HOMO SAPIENS: LOS HOMÍNIDOS MODERNOS

Tras la desaparición de *Homo erectus* hace unos 300 000 años, la evolución

humana siguió un curso complejo, con el establecimiento del *Homo sapiens* («hombre inteligente»). Los **neandertales** surgieron hace unos 130 000 años de entre las diversas subculturas tempranas de *Homo sapiens* (Figura 31-32)*. Con una capacidad craneana dentro de los márgenes del hombre actual, los neandertales fueron unos eficaces cazadores y usuarios de herramientas. No constituían un conjunto homogéneo, sino que variaban geográficamente en respuesta a condiciones locales y al aislamiento de unas poblaciones respecto a otras. Dominaron el Viejo Mundo en el Pleistoceno tardío.

* N. del T. El reciente descubrimiento por investigadores españoles de los restos fósiles del *Homo antecessor* en el yacimiento de Atapuerca ha arrojado nueva luz sobre las relaciones del género *Homo*, además de datar su aparición en Europa en unos 800 000 años. *Science*, vol. 269, 11 agosto, 1995.

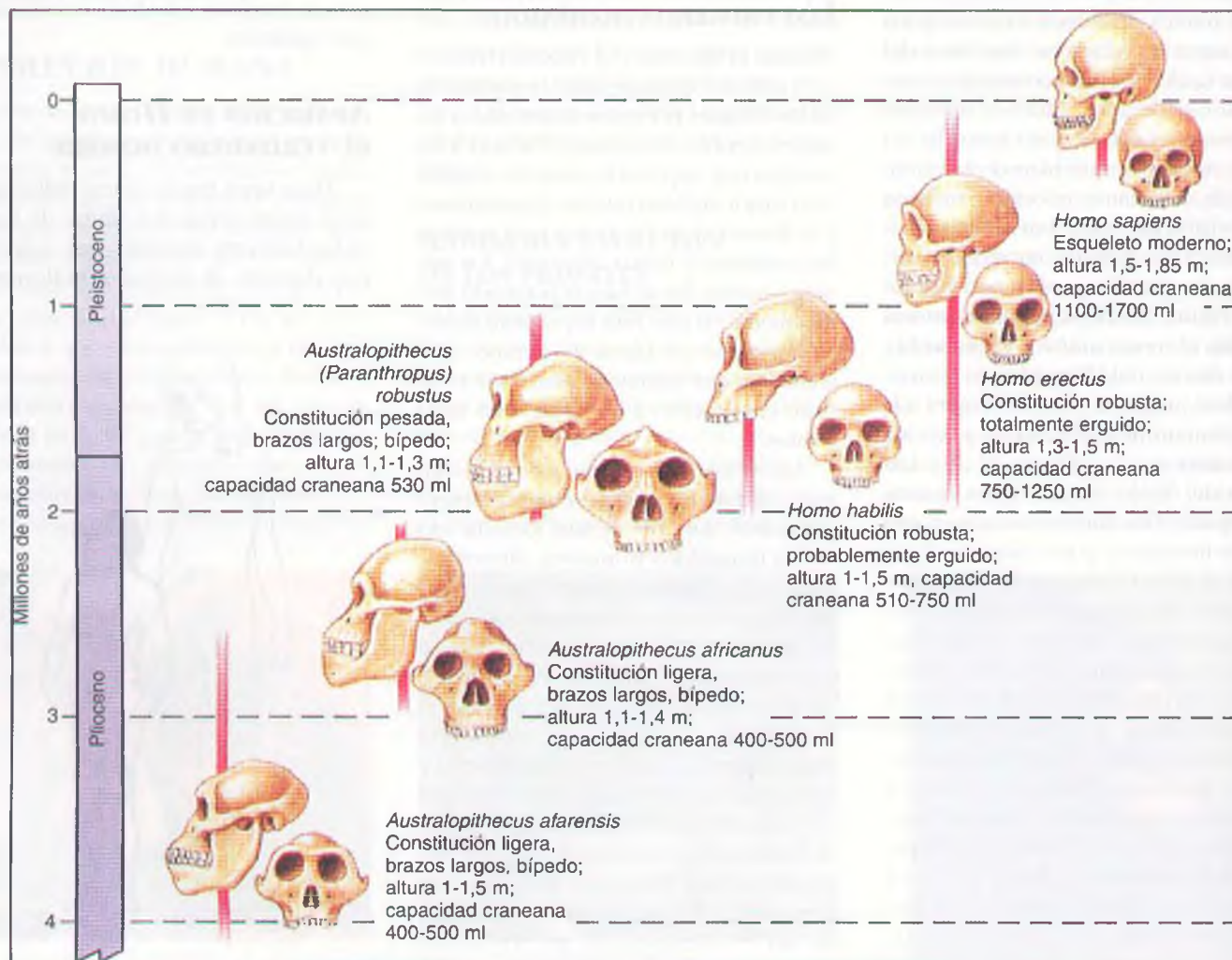


Figura 31-32

Cráneos de homínidos, que muestran algunas de las líneas evolutivas mejor conocidas, que precedieron al hombre moderno (*Homo sapiens*). El tiempo de existencia de cada especie, deducido del registro fósil, aparece sugerido por las líneas verticales rojas.

Hace unos 30 000 años, los neandertales fueron reemplazados, y muy posiblemente exterminados, por el hombre moderno. El origen de este último no está claro, aunque hay ciertas pruebas que apuntan hacia una procedencia africana. Eran gente alta, con una cultura muy diferente de los neandertales. Desarrollaron rápidamente mejoras en sus habilidades, y su cultura se enriqueció con aportaciones estéticas, artísticas y un lenguaje sofisticado.

Al cerrar nuestra discusión sobre la evolución humana, es importante notar que el reconocimiento de especies en *Homo* (y hasta cierto punto también en otros fósiles de homínidos) se basa por completo en la morfología. La consideración de tres especies distintas de *Homo* no implica necesariamente la existencia

de especiación de tipo ramificado en esta estirpe, y quizá sea igualmente válido pensar en cambios filéticos dentro de una única especie a través del tiempo, utilizando los nombres específicos solamente como indicativos de grados de evolución. Lo que sí es claro es que actualmente sólo vive una única especie de *Homo*.

LA EXCLUSIVA POSICIÓN DEL HOMBRE

Biológicamente, *Homo sapiens* es un producto del mismo proceso que ha regido la evolución de cualquier organismo desde el origen de la vida. La mutación, el aislamiento, la deriva genética y la selección natural han operado sobre nosotros como lo han hecho con otros

animales. Sin embargo, nosotros tenemos algo que ningún otro animal posee: una evolución cultural no genética, que proporciona una retroalimentación constante entre la experiencia pasada y la futura. Nuestros lenguajes simbólicos, la capacidad de pensamiento conceptual y la posibilidad de manipular nuestro entorno surgen de este dominio cultural no genético. Finalmente, debemos gran parte de nuestras conquistas culturales e intelectuales a nuestra herencia arborícola, que nos equipó con una visión binocular, una soberbia capacidad de discriminación visual y táctil, y habilidades manipuladoras en el uso de las manos. Si un caballo (que tiene un solo dedo en vez de cinco) tuviera la capacidad intelectual del hombre, ¿podría haber llegado donde lo ha hecho éste?

CLASIFICACIÓN DE LOS ÓRDENES DE MAMÍFEROS ACTUALES*

Clase mamíferos

Subclase Prototerios (G. *protos*, primero + *ther*, animal silvestre). Mamíferos extintos del Cretácico y principios del Cenozoico.

Infraclasse Ornitorrellos (G. *ornis*, ave + *delphys*, útero). Mamíferos monotremas.

Orden Monotremas (G. *monos*, uno + *trema*, abertura): **mamíferos ovíparos: ornitorrincos y equidna**. Las tres especies de este orden proceden de Australia, Tasmania y Nueva Guinea. El miembro más famoso de este orden es el ornitorrinco (*Ornithorhynchus anatinus*). El equidna (*Tachyglossus*) tiene un largo y estrecho hocico adaptado para la caza de hormigas, que constituyen su principal alimento.

Subclase Terios (G. *ther*, animal silvestre). Mamíferos actuales.

Infraclasse Metaterios (G. *meta*, después + *ther*, animal silvestre). Marsupiales.

Orden Marsupiales (G. *marsypion*, pequeña bolsa): **vivíparos, mamíferos con marsupio, zarigüeyas, canguros, koalas, lobos de Tasmania, wombats, bandicut, numbats y otros**. Mamíferos primitivos caracterizados por una bolsa abdominal, el **marsupio**, donde crían a sus jóvenes. Las crías son alimentadas en el útero durante un corto tiempo, mediante una placenta coriovitelina. Sólo la zarigüeya se encuentra en Norteamérica, pero el orden es dominante en Australia; 260 especies.

Infraclasse Euterios (G. *eu*, auténtico + *ther*, animal silvestre). Mamíferos placentarios vivíparos.

Orden Insectívoros (L. *insectum*, insecto + *vorare*, devorar): **mamíferos insectívoros: musarañas, erizos, tenrecs, topos**. Su principal alimento son los insectos. Ampliamente distribuidos por todo el mundo, con excepción de Australia y Nueva Zelanda, son animales pequeños de hocicos puntiagudos, con rasgos primitivos, que pasan gran parte de sus vidas bajo tierra. Las musarañas están entre los mamíferos más pequeños que se conocen; 390 especies.

Orden Macroscélidos (G. *makros*, grande + *skelos*, patas): **musarañas elefante**. Mamíferos tímidos con patas largas, una nariz adaptada para capturar insectos y ojos grandes. Están ampliamente distribuidos en África; 15 especies.

Orden Dermópteros (G. *derma*, piel + *pteron*, ala): **lémures voladores**. Están relacionados con los auténticos murciélagos, y formados por un solo género, *Galeopithecus*. Se encuentran en la península Malaya, en las Indias Orientales. No son lémures verdaderos (ya que éstos son primates), y no pueden volar en el sentido estricto de la palabra, sino que planean como las ardillas voladoras. Dos especies.

Orden Quirópteros (G. *cheir*, mano + *pteron*, ala): **murciélagos**. Las alas de los murciélagos, los únicos mamíferos verdaderamente voladores, son las extremidades anteriores modificadas, en las que los dedos del segundo al quinto están

(continúa)

* Basada en Nowak, R. M. 1991. Walker's Mammals of the world, ed. 5. Baltimore, The Johns Hopkins University Press.

Hace unos 30 000 años, los neandertales fueron reemplazados, y muy posiblemente exterminados, por el hombre moderno. El origen de este último no está claro, aunque hay ciertas pruebas que apuntan hacia una procedencia africana. Eran gente alta, con una cultura muy diferente de los neandertales. Desarrollaron rápidamente mejoras en sus habilidades, y su cultura se enriqueció con aportaciones estéticas, artísticas y un lenguaje sofisticado.

Al cerrar nuestra discusión sobre la evolución humana, es importante notar que el reconocimiento de especies en *Homo* (y hasta cierto punto también en otros fósiles de homínidos) se basa por completo en la morfología. La consideración de tres especies distintas de *Homo* no implica necesariamente la existencia

de especiación de tipo ramificado en esta estirpe, y quizá sea igualmente válido pensar en cambios filéticos dentro de una única especie a través del tiempo, utilizando los nombres específicos solamente como indicativos de grados de evolución. Lo que sí es claro es que actualmente sólo vive una única especie de *Homo*.

LA EXCLUSIVA POSICIÓN DEL HOMBRE

Biológicamente, *Homo sapiens* es un producto del mismo proceso que ha regido la evolución de cualquier organismo desde el origen de la vida. La mutación, el aislamiento, la deriva genética y la selección natural han operado sobre nosotros como lo han hecho con otros

animales. Sin embargo, nosotros tenemos algo que ningún otro animal posee: una evolución cultural no genética, que proporciona una retroalimentación constante entre la experiencia pasada y la futura. Nuestros lenguajes simbólicos, la capacidad de pensamiento conceptual y la posibilidad de manipular nuestro entorno surgen de este dominio cultural no genético. Finalmente, debemos gran parte de nuestras conquistas culturales e intelectuales a nuestra herencia arborícola, que nos equipó con una visión binocular, una soberbia capacidad de discriminación visual y táctil, y habilidades manipuladoras en el uso de las manos. Si un caballo (que tiene un solo dedo en vez de cinco) tuviera la capacidad intelectual del hombre, ¿podría haber llegado donde lo ha hecho éste?

CLASIFICACIÓN DE LOS ÓRDENES DE MAMÍFEROS ACTUALES*

Clase mamíferos

Subclase Prototerios (G. *protos*, primero + *ther*, animal silvestre). Mamíferos extintos del Cretácico y principios del Cenozoico.

Infraclasse Ornitodelfos (G. *ornis*, ave + *delphys*, útero). Mamíferos monotremas.

Orden Monotremas (G. *monos*, uno + *trema*, abertura): **mamíferos ovíparos: ornitorrincos y equidna**. Las tres especies de este orden proceden de Australia, Tasmania y Nueva Guinea. El miembro más famoso de este orden es el ornitorrinco (*Ornithorhynchus anatinus*). El equidna (*Tachyglossus*) tiene un largo y estrecho hocico adaptado para la caza de hormigas, que constituyen su principal alimento.

Subclase Terios (G. *ther*, animal silvestre). Mamíferos actuales.

Infraclasse Metaterios (G. *meta*, después + *ther*, animal silvestre). Marsupiales.

Orden Marsupiales (G. *marsypion*, pequeña bolsa): **vivíparos, mamíferos con marsupio, zarigüeyas, canguros, koalas, lobos de Tasmania, wombats, bandicut, numbats y otros**. Mamíferos primitivos caracterizados por una bolsa abdominal, el **marsupio**, donde crían a sus jóvenes. Las crías son alimentadas en el útero durante un corto tiempo, mediante una placenta coriovitelina. Sólo la zarigüeya se encuentra en Norteamérica, pero el orden es dominante en Australia; 260 especies.

Infraclasse Euterios (G. *eu*, auténtico + *ther*, animal silvestre). Mamíferos placentarios vivíparos.

Orden Insectívoros (L. *insectum*, insecto + *vorare*, devorar): **mamíferos insectívoros: musarañas, erizos, tenrecs, topos**. Su principal alimento son los insectos. Ampliamente distribuidos por todo el mundo, con excepción de Australia y Nueva Zelanda, son animales pequeños de hocicos puntiagudos, con rasgos primitivos, que pasan gran parte de sus vidas bajo tierra. Las musarañas están entre los mamíferos más pequeños que se conocen; 390 especies.

Orden Macroscélidos (G. *makros*, grande + *skelos*, patas): **musarañas elefante**. Mamíferos tímidos con patas largas, una nariz adaptada para capturar insectos y ojos grandes. Están ampliamente distribuidos en África; 15 especies.

Orden Dermópteros (G. *derma*, piel + *pteron*, ala): **lémures voladores**. Están relacionados con los auténticos murciélagos, y formados por un solo género, *Galeopithecus*. Se encuentran en la península Malaya, en las Indias Orientales. No son lémures verdaderos (ya que éstos son primates), y no pueden volar en el sentido estricto de la palabra, sino que planean como las ardillas voladoras. Dos especies.

Orden Quirópteros (G. *cheir*, mano + *pteron*, ala): **murciélagos**. Las alas de los murciélagos, los únicos mamíferos verdaderamente voladores, son las extremidades anteriores modificadas, en las que los dedos del segundo al quinto están

(continúa)

* Basada en Nowak, R. M. 1991. Walker's Mammals of the world, ed. 5. Baltimore, The Johns Hopkins University Press.



Figura 31-33

Un pika, *Ochotona princeps*, sobre una roca en Alaska. Este pequeño mamífero, del tamaño de una rata, no hiberna, pero se prepara para el invierno almacenando hierba seca bajo las piedras. Orden Lagomorfos.



Figura 31-34

Ardilla gris, *Sciurus carolinensis*. Este habitante común de ciudades y bosques del Este de Norteamérica es un agente importante en la reforestación, porque entierra numerosas nueces que se convierten luego en árboles. Orden Roedores, familia Esciúridos.

CLASIFICACIÓN DE LOS ÓRDENES DE MAMÍFEROS ACTUALES (continuación)

enormemente alargados para soportar una delgada membrana tegumentaria que sirve para el vuelo. El pulgar es corto y está provisto de una uña. Las formas más corrientes en Norteamérica son los murciélagos pardos (*Myotis*), los de cola libre (*Tadarida*), que viven en las cavernas Carlsbad, y los grandes murciélagos pardos (*Eptesicus*). En los trópicos del Viejo Mundo, los zorros voladores (*Pteropus*) son los mayores de todos los quirópteros, con una envergadura alar de 1,2 a 1,5 m. Se alimentan principalmente de frutas; 986 especies.

Orden Escandentios (L. *scandentis*, trepadores): **musarañas arborícolas**. Son animales pequeños, parecidos a ardillas, de los bosques húmedos tropicales del sudeste y sudoeste de Asia. A pesar de su nombre, muchas no están especialmente adaptadas a la vida arborícola y algunas son completamente terrestres; 16 especies.

Orden Primates (L. *prima*, primero): **prosimios, monos, simios, hombres**. Este orden es el primero en el Reino Animal en cuanto al desarrollo de su cerebro se refiere, con hemisferios cerebrales particularmente grandes. La mayoría de las especies son arbóreas y aparentemente derivan de insectívoros arborícolas. Los primates representan el producto final de una línea que se separó de los otros mamíferos muy al principio de su evolución, y que ha conservado muchas características primitivas. Se piensa que sus hábitos arborícolas y su habilidad para capturar la comida o evitar a los enemigos han sido en gran parte responsables de sus avances en la estructura del cerebro. Como grupo, están poco especializados, con cinco dedos (normalmente provistos de uñas planas) tanto en las patas posteriores como en las anteriores. Todos tienen el cuerpo cubierto con pelo, con excepción de la especie humana. Las extremidades anteriores normalmente están adaptadas para sujetar, lo mismo que ocurre en muchos casos con las posteriores. El grupo es llamativo debido a su ausencia de garras, escamas, cuernos y pezuñas. Existen dos subórdenes*; 233 especies.

Suborden Prosimios (G. *pro*, antes + *simia*, mono): **lémures, musarañas arborícolas, tarseros, lorises, potos**. Primates arborícolas primitivos con el segundo dedo provisto de una garra y cola larga no prensil. Parecen una especie de cruce entre un mono y una ardilla. Se encuentran en los bosques de Madagascar, África, la península Malaya y Filipinas. Sus alimentos están compuestos tanto de materia vegetal como de pequeños animales.

Suborden Antropoideos (G. *anthropos*, hombre): **monos, gibones, hombres**. Existen tres superfamilias.

Superfamilia Ceboides (G. *kebos*, mono de cola larga): **platirrinos**. Estos son los monos del Nuevo Mundo, caracterizados por un septo nasal plano y ancho, un pulgar no oponible, cola prensil y la ausencia de callosidades isquiáticas, así como de abazones en las mejillas. Los miembros más conocidos de esta superfamilia son el mono capuchino (*Cebus*), el araña (*Ateles*) y el aullador (*Alouatta*).

Superfamilia Cercopitécoideos (G. *kerkos*, cola + *pithekos*, mono): **catarrinos**. Monos del Viejo Mundo, con las narinas externas juntas; muchos de ellos tienen también abazones. Jamás poseen colas prensiles; en cambio, si tienen callosidades isquiáticas, al tiempo que sus pulgares son oponibles. Entre los ejemplos se encuentra el mandril (*Cynocephalus*), el macaco Rhesus (*Macaca*), muy utilizado en investigaciones biológicas, y los narigudos (*Nasalis*).

Superfamilia Hominoideos (L. *homo*, *hominis*, hombre). Los primates superiores (antropoides) y los hombres forman esta superfamilia. Las principales características son la ausencia de cola y de abazones. Según la taxonomía evolutiva existen tres familias. La familia Hilebátidos incluye a los gibones. Los Póngidos comprenden a los monos superiores, el orangután (*Pongo*), el chimpancé (*Pan*) y el gorila (*Gorilla*). La tercera familia, Hominidos, está representada por una sola especie viviente (*Homo sapiens*), el hombre actual. Los hombres difieren de los miembros de la familia de los Póngidos por su porte erecto, brazos más cortos, pulgares más grandes y por presentar mandíbulas más ligeras con dientes anteriores más pequeños. La mayor parte de los monos superiores también tienen crestas supraciliares más marcadas sobre los ojos. Muchas diferencias del hombre con los monos antropoides están asociadas con la superior inteligencia humana, con el habla y los centros de lenguaje en el encéfalo, y la ausencia de hábito arbóreo. La taxonomía cladista no reconoce la familia parafilética Póngidos porque el más reciente antecesor común de los Póngidos lo es también de los Hominidos (p. 204 y Figura 11-7).

(continuación)

* Se sigue aquí la división de Simpson (1944) de los primates en subórdenes Prosimios y Antropoideos, aunque ya no es aceptada por muchos especialistas que mantienen opiniones encontradas sobre la clasificación, especialmente en los niveles de orden y familia.

CLASIFICACIÓN DE LOS ÓRDENES DE MAMÍFEROS ACTUALES (continuación)

Orden Xenarthra (G. *xenos*, extraño, + *arthron*, articulación) (anteriormente Edentata [L. *edentatus*, sin dientes]): **armadillos, hormigueros, perezosos**. Las especies de este orden carecen de dientes (oso hormiguero) o poseen molares simples, sin raíces, que crecen durante toda la vida (perezosos y armadillos). Muchos viven en América Central y del Sur, aunque el armadillo de nueve bandas (*Dasypus novemcinctus*) es común en el sur de los Estados Unidos.

Orden Foliodotos (G. *pholis*, escama córnea): **pangolines**. Un grupo extraño de animales cuyos cuerpos están completamente cubiertos con escamas córneas superpuestas que se han desarrollado a partir de pelos aglutinados. Habitan en Asia y África tropical; siete especies.

Orden Lagomorfos (G. *lagos*, liebre + *morphe*, forma): **conejos, liebres y pikas**. (Figura 31-33). Los lagomorfos tienen incisivos grandes que crecen constantemente, igual que los roedores, pero, a diferencia de ellos, poseen un par adicional de incisivos, con forma de estaquillas, que crece por detrás del primer par. Todos los lagomorfos son herbívoros con distribución cosmopolita; 69 especies.

Orden Roedores (L. *rodere*, roer): **mamíferos roedores: ardillas** (Figura 31-34), **ratas, marmotas**. Los roedores comprenden cerca del 40 % de todas las especies de mamíferos y están caracterizados por poseer dos pares de incisivos en forma de navaja afilada que usan para roer las vainas y cáscaras resistentes para alimentarse. Con su impresionante capacidad reproductora, su adaptabilidad y su capacidad para invadir todos los hábitat terrestres, tienen gran importancia ecológica. Son familias importantes los **Esciúridos** (ardillas y marmotas), **Múridos** (ratas y ratones caseros), **Castóridos** (castores), **Fretizóntidos** (puercospines), **Geómidos** (topos roedores) y **Cricétidos** (hamsters o cricetos, jerbillos, jerbos, topillos); 1814 especies.

Orden Cetáceos (L. *cetus*, ballena): **ballenas, delfines, marsopas**. Las extremidades anteriores de los cetáceos están modificadas como amplias aletas; las posteriores faltan. Algunos tienen una aleta dorsal carnosa, y la cola está dividida en dos lóbulos carnosos transversales. Las narinas están representadas por un orificio único o doble en el dorso de la cabeza. Carecen de pelos, con excepción de algunas cerdas en el hocico; tampoco tienen glándulas tegumentarias, salvo las mamarias y las del ojo; carecen de oído externo y los ojos son pequeños. Este orden se divide en **ballenas con dientes** (suborden Odontocetos), representados por delfines, marsopas y cachalotes; y **ballenas con barbas** (suborden Mistacocetos), que comprende a los rorcuales y las ballenas grises. Las ballenas con barbas son generalmente más grandes que las ballenas con dientes. La ballena azul, un rorcual, es el animal más grande que jamás ha existido. En vez de dientes, poseen un peculiar mecanismo de filtrado formado por barbas (ballenas) sujetas al paladar, que utilizan para filtrar el plancton del agua; 79 especies.

Orden Carnívoros (L. *caro*, carne + *vorare*, devorar): **mamíferos carnívoros: perros, lobos, gatos, osos**. Todos los carnívoros, excepto el panda gigante, tienen hábitos depredadores y sus dientes están particularmente adaptados para desgarrar carne. Están distribuidos por todo el mundo, con excepción de las regiones de Australia y la Antártida, donde no hay formas indígenas. Entre las familias más conocidas están los **Cánidos** (familia de los perros, lobos, zorros y coyotes); los **Félidos** (familia de los gatos domésticos, tigres, leones, pumas y linces); los **Úrsidos** (familia de los osos), los **Procióntidos** (mapaches) y los **Mustélidos** (familia de las marmotas, mofetas, comadrejas, nutrias, tejones, armiños y glotonas); 240 especies.

(continúa)



Figura 31-35

Una ballena jorobada, *Megaptera novaeangliae*, saltando. Estas ballenas son de las más acrobáticas, y parece que saltan para atontar los bancos de peces o para comunicar información a los miembros de la manada. Orden Cetáceos, familia Balénidos.



Figura 31-36

Oso pardo, *Ursus horribilis*, de Alaska. Los osos, una vez comunes en los 48 estados más al sur, están ahora relegados a las áreas vírgenes. Orden Carnívoros, familia Úrsidos.



Figura 31-37

Un león marino de las Galápagos, *Zalophus californianus*, ladra para indicar su dominio territorial. Orden Pinnípedos, familia Otáridos.



Figura 31-38

Rebaño de renos, *Rangifer tarandus*, durante la concentración anual de los lapones en el norte de Suecia. La misma especie se denomina caribú en Norteamérica. Orden Artiodáctilos, familia Cérvidos.

CLASIFICACIÓN DE LOS ÓRDENES DE MAMÍFEROS ACTUALES (continuación)

Orden Pinnípedos (L. *pinnā*, pluma + *ped*, pie): **leones marinos** (Figura 31-37), **focas y morsas**. Las extremidades de estos carnívoros acuáticos se han modificado como aletas para la natación. Todos son de aguas marinas y su alimento está constituido principalmente por peces; 34 especies.

Orden Tubulidentados (L. *tubulus*, tubo + *dens*, diente): **cerdo hormiguero**. Este es un animal peculiar, con cuerpo de cerdo, que se encuentra en África. El orden está representado por una sola especie.

Orden Proboscídeos (G. *proboskis*, trompa de elefante, a partir de *pro*, antes + *boskein*, alimentarse): **Elefantes**. Son los mayores mamíferos terrestres actuales. Los dos incisivos superiores están alargados formando colmillos (defensas), y los molares están bien desarrollados. El elefante indio (*Elephas maximus*), con orejas relativamente pequeñas, ha sido domesticado desde largo tiempo y se utiliza en trabajos pesados. El elefante africano (*Loxodonta africana*), con grandes orejas, es más difícil de domesticar, pero ya lo consiguieron los cartagineses y los romanos, que lo emplearon en sus ejércitos; dos especies.

Orden Hiracoídeos (G. *hyrax*, musaraja): **damanes**. Los damanes son herbívoros restringidos a África y Siria. Tienen algunas semejanzas con conejos de cortas orejas, pero sus dientes son parecidos a los de los rinocerontes y presentan pezuñas en sus dedos y cojinetes en las palmas de sus patas. Tienen cuatro dedos en las patas anteriores y tres en las posteriores; siete especies.

Orden Sirenios (G. *siren*, ninfa marina): **vacas marinas y manatíes**. Los sirenios son animales acuáticos grandes y torpes, de cabeza voluminosa, sin patas posteriores y con las patas anteriores transformadas en aletas. La vaca marina (dugongo) de las costas tropicales del este de África, Asia y Australia y tres especies de manatíes del Caribe, río Amazonas y oeste de África son las únicas especies actuales. Una quinta especie, la vaca marina de Steller, fue extinguida por el hombre en el siglo XVIII; cuatro especies.

Orden Perisodáctilos (G. *perissos*, impar + *ductylos*, dedo): **ungulados imparidigitigrados: caballos, asnos, cebras, tapires y rinocerontes**. Los ungulados imparidigitigrados tienen uno o tres dedos en cada pata, cada uno de los cuales está provisto de una pezuña cornificada. Tanto los Perisodáctilos como los Artiodáctilos se denominan a veces **ungulados** (L. *ungula*, pezuña), o mamíferos con pezuñas, con dientes adaptados para la trituración. La familia del caballo (*Equidae*), que también incluye a las cebras y los asnos, tiene un solo dedo funcional. Los tapires presentan una corta probóscide formada a partir del labio superior y de la nariz. Los rinocerontes (*Rhinoceros*) incluyen varias especies de África y el sudeste asiático. Todos son herbívoros; 17 especies.

Orden Artiodáctilos (G. *artios*, par + *daktylos*, dedo): **ungulados con pezuñas pares: cerdos, camellos, ciervos y sus parientes** (Figura 31-38), **hipopótamos, antílopes, buyes, ovejas y cabras**. La mayor parte de estos ungulados presentan dos dedos, aunque el hipopótamo y algunos otros tienen cuatro (Figura 31-39). Cada dedo está rodeado por una pezuña cornificada. Muchos, como la vaca, ciervo y oveja, presentan cuernos. Muchos son rumiantes, es decir, animales que regurgitan y vuelven a masticar el alimento. Como los Perisodáctilos, son estrictamente herbívoros. El grupo se divide en nueve familias vivientes y muchas otras extinguidas, e incluye algunos de los más valiosos animales domésticos. Este gran orden se divide normalmente en tres subórdenes: los **Suínos** (cerdos, pecarís e hipopótamos), los **Tilópodos** (camellos) y los **Rumiantes en sentido estricto** (ciervos, jirafas, ovejas, bovinos, etc.); 211 especies.

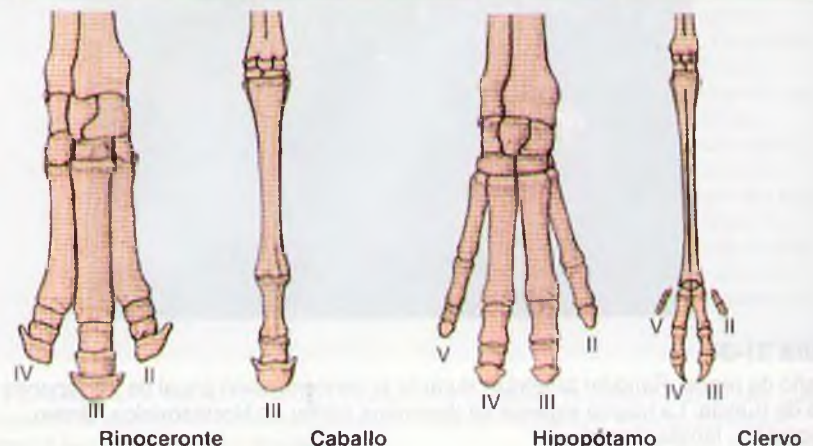


Figura 31-39

Ungulados con dedos pares e impares. Los rinocerontes y el caballo (orden Perisodáctilos) tienen dedos **impares**, mientras que el hipopótamo y el ciervo los tienen **pares** (orden Artiodáctilos). Los mamíferos más ligeros y rápidos corren sobre uno o dos dedos solamente.

Resumen

Los mamíferos son vertebrados homeotérmicos y endotérmicos, con el cuerpo cubierto de pelo, que alimentan a sus crías con leche. Las aproximadamente 4450 especies descendientes del linaje sinápsido de reptiles mamíferos que aparecieron en el período Carbonífero de la Era Paleozoica. Su evolución se puede seguir desde los Pelicosaurios del período Pérmico hasta los Terápsidos de los períodos Pérmico y Triásico de la era Mesozoica. Un grupo de terápsidos, los cinodontos, dieron lugar durante el Triásico a los Terios, los verdaderos mamíferos. La evolución de los mamíferos se ha visto acompañada por la aparición de muchos caracteres derivados de gran importancia, como un cerebro mayor, con más integración sensorial, tasas metabólicas altas, endotermia y muchos cambios en el esqueleto que permitieron una vida más activa. Los mamíferos se diversificaron rápidamente durante el período Terciario de la era Cenozoica.

Los mamíferos reciben su nombre de los órganos glandulares secretores de leche de la hembra (rudimentarios en el macho), una adaptación única que, combinada con un prolongado cuidado de la prole, asegura a los hijos la provisión de alimento y facilita la transición al estado adulto. El pelo, una diferenciación tegumentaria que cubre el cuerpo de muchos mamíferos, sirve de variadas formas como protección mecánica, aislamiento térmico, coloración protectora e impermeabilización. La piel de los mamíferos es rica en glándulas: las sudoríparas, que funcionan en el enfriamiento por evaporación; las odoríferas, utilizadas en la conducta social, y las sebáceas, que segregan aceites lubricantes para la piel. Todos los mamíferos placentarios presentan dientes deciduos que son reemplazados por dientes permanentes (dentición difiodonta). Los cuatro grupos de dientes, incisivos,

caninos, premolares y molares, pueden estar altamente modificados en diferentes mamíferos para las distintas tareas de cortar, triturar y desgarrar alimentos, pudiendo incluso faltar.

Los hábitos de alimentación de los mamíferos influyen enormemente en su forma corporal y su fisiología. Los insectívoros se alimentan principalmente de insectos. Los mamíferos herbívoros presentan cámaras especiales para almacenar microflora intestinal, que descompone la celulosa de la dieta vegetal, y han desarrollado adaptaciones para detectar y escapar a los depredadores. Los mamíferos carnívoros se alimentan principalmente de herbívoros, presentan un tracto digestivo simple y han desarrollado adaptaciones para un modo de vida depredador. Los omnívoros se alimentan tanto de plantas como de animales.

Algunos mamíferos marinos, terrestres y aéreos migran; algunas migraciones, como las de las focas o los renos, son amplias. Las migraciones son generalmente hacia climas favorables y condiciones alimentarias óptimas, o para aproximar ambos sexos para el apareamiento.

Los mamíferos con vuelo verdadero, los quirópteros, son nocturnos y, por tanto, evitan la competencia directa con las aves. La mayor parte de ellos emplean ecolocalización ultrasónica para volar y alimentarse en total oscuridad.

Los mamíferos vivientes más primitivos son los monotremas de la región australiana, que ponen huevos. Tras el nacimiento, las crías se alimentan con leche de la madre. Todos los demás mamíferos son vivíparos. Los marsupiales tienen períodos de gestación breves, por lo que los embriones nacen subdesarrollados y completan su crecimiento en el marsupio de la madre, alimentándose con

leche. De los 21 órdenes de mamíferos, los 19 restantes son euterios, mamíferos que desarrollan una unión placentaria evolucionada entre la madre y los embriones, a través de la cual éstos pueden alimentarse durante largo tiempo.

Las poblaciones de los mamíferos fluctúan por razones tanto dependientes como independientes de la densidad, y algunos mamíferos, particularmente los roedores, pueden experimentar ciclos de extrema abundancia en la densidad de sus poblaciones. El éxito indiscutible de los mamíferos como grupo no puede ser atribuido a una perfección de los sistemas orgánicos, sino a su impresionante adaptabilidad de conjunto, la capacidad para engranarse de manera más perfecta en el conjunto organizado de las condiciones ambientales, y, de este modo, explotar prácticamente todos los hábitat de la Tierra.

Los principios evolutivos darwinistas nos proporcionan una buena perspectiva de nuestros propios orígenes. El hombre es un primate, un grupo de mamíferos que descienden de un antecesor parecido a una musaraña. El ancestro común de todos los primates actuales era arborícola, y tenía dedos prensiles y ojos frontales capaces de visión binocular. Los primates se diversificaron durante los últimos 80 millones de años, para formar dos grandes líneas de descendencia: los prosimios (lemures, lorises y tarsos) y los simios (monos y homínidos). Los primeros homínidos aparecieron hace unos 4 millones de años; fueron los australopitécinos, ya bípedos. Éstos dieron lugar a la especie *Homo habilis*, el primer fabricante de herramientas de piedra, y convivieron con él. *Homo erectus* apareció hace 1,5 millones de años y fue sustituido eventualmente por *Homo sapiens* hace unos 300 000 años.

Cuestionario

1. Describa la evolución de los mamíferos, siguiendo el linaje sinápsido desde los primeros antecesores amniotas hasta los vertebrados mamíferos. ¿Cómo podría distinguir el cráneo de un sinápsido del de un diápsido?
2. Describa algunas de las adaptaciones estructurales y funcionales que aparecieron en los reptiles mamíferos, anticipando el modelo mamífero. ¿Qué rasgos mamíferos cree que fueron importantes para la radiación del grupo?
3. Es sabido que el pelo evolucionó en los terápsidos en respuesta a la necesidad de aislamiento, pero los modernos mamíferos tienen el pelo para otras funciones. Describalas.
4. ¿Qué distingue a las siguientes estructuras: cuernos de los rumiantes, astas de la familia de los ciervos y cuernos de los rinocerontes? Describa brevemente el ciclo de crecimiento de las astas.
5. Describa la situación y principal(es) función(es) de las siguientes glándulas cutáneas: glándulas sudoríparas (de los dos tipos, ecrinas y apocrinas), glándulas odoríferas, glándulas sebáceas y glándulas mamarias.
6. Defina los términos «difiodonto» y «heterodonto», y explique cómo se aplican ambos términos a la dentición de los mamíferos.
7. Describa los hábitos alimentarios de cada uno de los siguientes grupos: herbívoros, carnívoros, omnívoros e insectívoros. Cite los nombres comunes de algunos mamíferos de cada grupo.

8. Muchos mamíferos herbívoros tienen en la celulosa su principal fuente energética, aunque ningún mamífero sintetiza enzimas que puedan romper la celulosa. ¿Cómo están especializados los tractos digestivos de los mamíferos para la digestión en simbiosis de la celulosa?
9. Describa las migraciones anuales de los renos y de las focas de pelo.
10. Explique qué características tiene el tipo de vida y el modo de navegación de los murciélagos.
11. Describa y diferencie los patrones de reproducción en monotremas, marsupiales y mamíferos placentarios. ¿Qué aspectos de la reproducción de los mamíferos están presentes en todos los mamíferos pero no en otra clase de vertebrados?
12. Diferencie entre territorialidad y área de influencia en los mamíferos.
13. ¿Cuál es la diferencia entre densidad dependiente y densidad independiente como causas de la fluctuación de la población de mamíferos?
14. Describa el ciclo de la población de lince y liebres, considerado como un ejemplo de la relación depredador-presa (Figura 31-25). Considerando el ciclo, ¿puede formular una hipótesis para explicar las oscilaciones?
15. ¿Qué significan literalmente los términos Prototerios, Terios, Metaterios, Euterios, Monotremas y Marsupiales, y qué grupos de mamíferos pertenecen a cada taxón?
16. ¿Qué características anatómicas separan a los primates del resto de mamíferos?
17. ¿Cuál es la importancia del fósil llamado «Lucy» en la reconstrucción de la historia evolutiva humana?
18. ¿En qué se diferencian los géneros *Australopithecus* y *Homo*, que coexistieron durante al menos 2 millones de años?
19. ¿Cuándo aparecieron aproximadamente las especies de *Homo* y en qué se diferenciaron socialmente?
20. ¿Qué caracteres fundamentales hacen que la posición del hombre en la evolución animal sea única?

Bibliografía

Ver también Bibliografía general de la Parte III, p. 631.

- Chepko-Sade, B. D., and Z. T. Halpin. 1987. Mammalian dispersal patterns: the effects of social structure and population genetics. Chicago, University of Chicago Press. *Un resumen de los descubrimientos sobre la dinámica de poblaciones, las estructuras sociales y la genética de poblaciones de los mamíferos, con contribuciones de muchos especialistas.*
- Eisenberg, J. F. 1981. The mammalian radiations: an analysis of trends in evolution, adaptation, and behavior. Chicago, University of Chicago Press. *Una síntesis amplia y seria de la evolución y el comportamiento de los mamíferos.*
- Grzimek's encyclopedia of mammals. 1990. vol. 1-5. New York, McGraw-Hill Publishing Company. *Una fuente de información valiosa sobre los órdenes de mamíferos.*
- Halstead, I. B. 1978. The evolution of mammals. London, Eurobook, Ltd. *Un tratamiento semipopular, ricamente ilustrado.*
- Jones, S., R. Martin, and D. Pilbeam. 1992. Cambridge encyclopedia of human

- evolution. Cambridge, England, Cambridge University Press. *Una enciclopedia completa e informativa escrita para público no especializado. Muy legible y altamente recomendable.*
- Kemp, T. S. 1982. Mammal-like reptiles and the origin of mammals. New York, Academic Press, Inc. *Síntesis muy completa. El capítulo final resume los primeros capítulos y ofrece un modelo de la historia evolutiva de los reptiles con características de mamíferos y de los mamíferos primitivos.*
- Macdonald, D. (editor). 1984. The encyclopedia of mammals. New York, Facts on file Publications. *Tratado de todos los grupos de mamíferos escrito de manera clara y sin comprometerse, mejorado con buenas fotografías y gráficos en color.*
- Nowak, R. M. 1991. Walker's mammals of the world, ed. 5. Baltimore, The Johns Hopkins University Press. *La definitiva obra ilustrada de referencia sobre los mamíferos, con descripciones de todas las especies extintas y actuales.*
- Preston-Mafham, R., and K. Preston-Mafham. 1992. Primates of the world. New York, Facts on file Publications. *Un pequeño libro de iniciación, con*

- fotografías de alta calidad y descripciones útiles.*
- Rice, J. A. (ed.). 1994. The marvelous mammalian parade. Natural History **103**(4):39-91. *Una sección especial de varios autores sobre la evolución de los mamíferos.*
- Rismiller, P. D., and R. S. Seymour. 1991. The echidna. Sci. Am. **294**:96-103 (Feb.). *Estudios recientes sobre este monotrema fascinante han revelado muchos secretos de su biología y reproducción.*
- Savage, R. J. G., and M. R. Long. 1986. Mammal evolution: and illustrated guide. New York, Facts on File Publications. *Repaso profusamente ilustrado de los mamíferos fósiles.*
- Stringer, C. B. 1990. The emergence of modern humans. Sci. Am. **263**:98-104 (Dec.). *Una revisión de los orígenes geográficos del hombre moderno.*
- Suga, N. 1990. Biosonar and neural computation in bats. Sci. Am. **262**:60-68 (June). *Cómo procesa las señales el sistema nervioso de los murciélagos.*
- Vaughan, T. A. 1978. Mammalogy, ed. 2. Philadelphia, W.B. Saunders Company. *Exhaustivo tratamiento de las características de los mamíferos y sus órdenes.*

Bibliografía de la Parte III

- La siguiente bibliografía corresponde a grupos expuestos en más de un capítulo en la Parte III. Abarca diversos manuales de campo, que ayudan a la identificación, así como textos generales.
- Alexander, R. M. 1981. The chordates, ed. 2. Cambridge, Cambridge University Press. *Una tratado general, que pone énfasis en el punto de vista experimental para determinar las bases funcionales de la estructura de los cordados.*
- Alexander, R. M. 1991. Animals. New York, Cambridge University Press. *Un repaso, en cierto modo ecléctico, del Reino Animal, que al igual que la anterior obra de Alexander sobre los cordados, da importancia a la zoología experimental.*
- Barrington, E. J. W. 1965. The biology of the Hemichordata and Protochordata. San Francisco, W. H. Freeman. *Este completo estudio sigue siendo una importante fuente de información sobre tres grupos de deuterostomos que comparten ancestros con los cordados.*
- Barrington, E. J. W. 1979. Invertebrate structure and function, ed. 2. New York, John Wiley & Sons, Inc. *Excelente descripción de las funciones corporales en los principales grupos de invertebrados.*
- Benton, M. J. 1991. Vertebrate paleontology: biology and evolution. London, Unwin Hyman. *Una introducción muy asequible a la paleontología de los vertebrados, mucho menos extensa que el tratado de Carroll (más abajo), adecuado para lectores de cualquier nivel.*
- Brusca, R. C., and C. J. Brusca. 1990. Invertebrates. Sunderland, Massachusetts, Sinauer Associates, Inc. *Texto sobre invertebrados organizado en torno al concepto de «bauplan» («plan corporal o arquetipo») (espectro estructural, límites arquitectónicos y aspectos funcionales de un diseño) para cada filo. Incluye análisis cladistas de la filogenia para la mayoría de los grupos.*
- Canoll, R. L. 1988. Vertebrate paleontology and evolution. New York, W. H. Freeman and Company. *Este exhaustivo texto es la primera revisión detallada y experta de la historia fósil de los vertebrados que ha aparecido desde el clásico de Romer. Paleontología de vertebrados. Una verdadera proeza de valor incalculable.*
- Conant, R. and J. T. Collins. 1991. Field guide to reptiles and amphibians: Eastern and Central North America. The Peterson Field Guide Series. New York, Houghton Mifflin Company. *Excelentes ilustraciones a color y prácticos mapas de distribución son los rasgos principales de esta popular guía de campo; incluye secciones sobre captura, transporte y cuidado de reptiles y anfibios.*
- Conway Morris, S., J. D. George, R. Gibson, and H. M. Platt (editors). 1985. The origins and relationships of lower invertebrates. Oxford, Clarendon Press. *Exposiciones técnicas de relaciones filogenéticas entre invertebrados inferiores; esencial para estudiantes de este campo.*
- Cox, F. E. G. (ed.). 1993. Modern parasitology, ed. 2. Oxford, England, Blackwell Scientific Publications. *Proporciona una breve introducción a la biología de varios grupos de parásitos, seguida por buenos capítulos sobre las técnicas modernas de la bioquímica, la biología molecular, la inmunología, la quimioterapia y otras disciplinas, en su aplicación a la parasitología.*
- Fotheringham, N. 1980. Beachcomber's guide to Gulf Coast marine life. Houston, Texas, Gulf Publishing Company. *Exposición organizada por hábitat. No contiene claves, pero pueden identificarse las formas más habituales de encontrar cerca de la costa.*
- Gosner, K. L. 1979. A field guide to the Atlantic seashore: invertebrates and seaweeds of the Atlantic coast from the Bay of Fundy to Cape Hatteras. The Peterson Field Guide Series. Boston, Houghton Mifflin Company. *Una útil ayuda para los estudiantes de invertebrados que se encuentran a lo largo de la costa noroeste de Estados Unidos.*
- Grzimek, H. C. B. (ed.). 1984. Grzimek's animal life encyclopedia. 13 vols. New York, Van Nostrand Reinhold Company. *Visión global exhaustiva del Reino Animal bellamente ilustrado con numerosos dibujos y fotografías a todo color, con especial énfasis en la conducta animal. Aunque muy orientado hacia los vertebrados superiores, es, no obstante, una buena fuente de información para los zoólogos de todo género.*
- Humann, P. 1992. Reef creature identification. Florida, Caribbean, Bahamas. Jacksonville, Florida, New World Publications. *Excelente guía de campo para la identificación de invertebrados de los arrecifes atlánticos, excepto los corales.*
- Hyman, L. H. 1940-1967. The invertebrates, 6 vols. New York, McGraw-Hill Book Company. *En esta sobresaliente serie de monografías se expone información sobre la filogenia de la mayor parte de los invertebrados. El Vol. 1 contiene una exposición de la hipótesis colonial del origen de los metazoos, y el Vol. 2 presenta el origen de los animales bilaterales, las cavidades corporales y el metamerismo.*
- Kaplan, E. H. 1988. A field guide to southeastern and Caribbean seashores: Cape Hatteras to the Gulf Coast, Florida and the Caribbean. A Peterson Field Guide Series. Boston, Houghton Mifflin Company. *Más que una mera guía de campo, este completo libro está repleto de abundante información sobre la biología de los animales costeros, y es el complemento de la guía de campo de Gosner, que cubre a los animales al norte del cabo Hatteras.*
- Kozloff, E. N. 1987. Marine Invertebrates of the Pacific Northwest. Seattle, University of Washington Press. *Contiene claves para muchos grupos marinos.*
- Kozloff, E. N. 1990. Invertebrates. Philadelphia, Saunders College Publishing. *Buen texto sobre invertebrados, menos exhaustivo que el Ruppert y Barnes (1994) o el Brusca y Brusca (1990). No se subraya el análisis cladista.*
- Lane, R. P., and R. W. Crosskey. 1992. Medically important insects and arachnids. London, Chapman and Hall. *El texto de entomología médica más actualizado de los existentes.*
- Meglitsch, P. A., and E. R. Schram. 1991. Invertebrate zoology, ed. 3. New York, Oxford University Press. *Amplia revisión de Schram del antiguo texto de Meglitsch. Incluye tratamientos cladistas.*
- Morris, R. H., D. P. Abbott, and E. C. Haderlie. 1980. Intertidal invertebrates of California. Stanford, Stanford University Press. *Una referencia esencial sobre los invertebrados más importantes de la zona litoral en California. Contiene 900 fotografías en color.*
- Nielsen, C. 1995. Animal evolution: interrelationships of the living phyla.

- New York, Oxford University Press. *Utiliza el análisis cladístico de la morfología para establecer relaciones de grupos hermanos en los metazoos. Un texto avanzado pero fundamental.*
- Norman D. 1994. Prehistoric life: the rise of the vertebrates. New York, Mcmillan. *Tratamiento semipopular de la evolución de los vertebrados; excelentes ilustraciones.*
- Page, L. M., and B. M. Burr. 1991. Field guide of freshwater fishes: North America north of Mexico. New York, Houghton Mifflin.
- Parker, S. P. (ed.). 1982. Synopsis and classification of living organisms, 2 vols. New York, McGraw-Hill Book Company. *Amplio texto sobre la clasificación de los organismos vivos con descripciones de entidades taxonómicas por encima del nivel genérico. Contiene 8200 artículos sinópticos sobre la biología de muchos de los grupos.*
- Pearse, V., J. Pearse, M. Buchsbaum, and R. Buchsbaum. 1987. Living Invertebrates. Palo Alto California, Blackwell Scientific Publications, and Pacific Grove, California, Boxwood Press. *Descripción amena de los invertebrados, con muchas fotografías.*
- Pennak, R. W. 1989. Freshwater invertebrates of the United States, ed. 3. New York, John Wiley and Sons, Inc. *Contiene claves para la identificación de invertebrados de agua dulce, con una breve descripción de cada grupo. Indispensable para biólogos de agua dulce.*
- Pough, F. H., J. B. Heiser, and W. N. McFarland. 1989. Vertebrate life, ed. 3. New York, Macmillan Publishing Company. *Esta edición de un texto popular, completamente reescrita, incide sobre temas de origen y unidad de los vertebrados; es el primer texto sobre biología de los vertebrados que adopta un enfoque totalmente cladístico de la clasificación.*
- Raclinsky, L. B. 1987. The evolution of vertebrate design. Chicago, University of Chicago Press. *Este pequeño libro expone la anatomía, la variedad y la evolución de los vertebrados, utilizando dibujos "en bloques", que muestran claramente los mecanismos que se exponen.*
- Ricketts, E. F., J. Calvin, and J. W. Hedgpeth, (Revised by D. W. Phillips.) 1985. Between Pacific tides, ed. 5. Stanford, Stanford University Press. *Revisión de un trabajo clásico sobre biología marina. Subraya los hábitos y hábitat de los invertebrados de la costa del Pacífico, con ilustraciones muy reveladoras. Incluye bibliografías y un excelente índice sistemático comentado.*
- Roberts, L. S., and J. Janovy, Jr. Foundations of parasitology, ed. 5. Dubuque, Wm. C. Brown Publishers. *Descripción actualizada y muy amena acerca de los artrópodos, helmintos y protozoos parásitos.*
- Rogers, E. 1986. Looking at vertebrates: a practical guide to vertebrate adaptations. Essex, England, Longman Group Limited. *Texto escrito con claridad, con ilustraciones de calidad,*
- que subraya las adaptaciones de forma y función; ideal para estudiantes que busquen una aproximación amena, evitando un exceso de terminología.*
- Rupert, E. E. and R. D. Barnes. 1994. Invertebrate zoology, ed. 6. Philadelphia, Saunders College Publishing. *Cubre de forma rigurosa y con gran detalle los filos de invertebrados. De esta obra existe una versión española de 1995, publicada por McGraw-Hill-Interamericana.*
- Smith, D. L. 1977. A guide to marine coastal plankton and marine invertebrate larvae. Dubuque, Iowa, Kendall/Hunt Publishing Company. *Manual útil para la identificación del plancton marino, que no suele abordarse en la mayor parte de las guías de campo.*
- Smith, R. L. and J. T. Carlton, (eds). 1975. Light's manual: Intertidal invertebrates of the central California coast, ed. 3. Berkeley, University of California Press. *Con claves para la identificación de invertebrados del litoral de la zona central de California.*
- Willmer, P. 1990. Invertebrate relationships. Patterns in animal evolution. Cambridge, Cambridge University Press. *Exposición articulada de la filogenia de los invertebrados por una autora no cladista. Buena descripción de la hipótesis polifilética del origen de los artrópodos.*
- Young, J. Z. 1981. The life of vertebrates, ed. 3. Oxford, Clarendon Press. *El clásico de la biología de los artrópodos, exhaustivo y actualizado.*

IV

Actividad vital

32

**Soporte, protección,
y movimiento**

33

**Homeostasis: Regulación osmótica,
excreción, y regulación
de la temperatura**

34

**Fluidos internos:
Inmunidad, circulación,
e intercambio gaseoso**

35

Digestión y nutrición

36

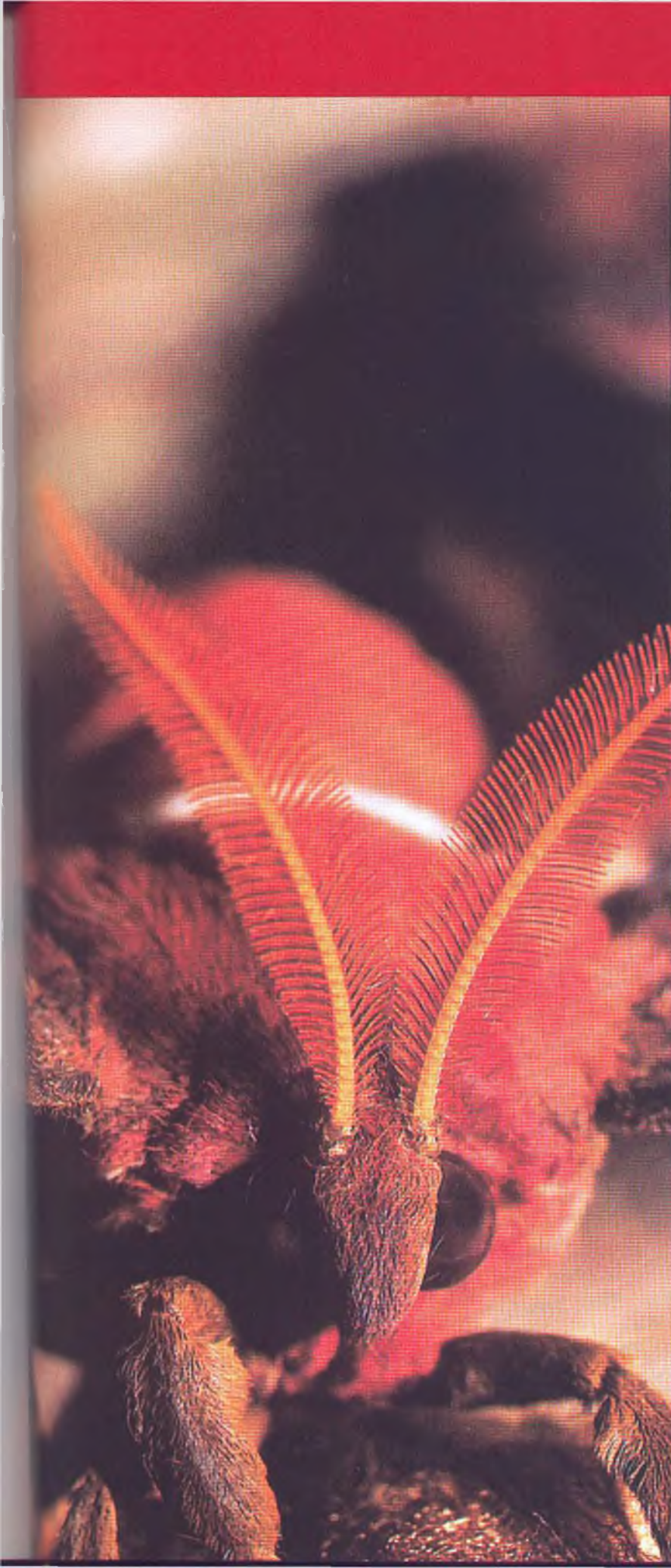
**Coordinación nerviosa:
El sistema nervioso
y los órganos de los sentidos**

37

**Coordinación química:
El sistema endocrino**

38

Comportamiento animal



32

Soporte, protección, y movimiento

Los saltamontes y Superman

Galileo afirmó en el S. xv: «Probablemente, un perro puede transportar sobre su lomo a dos o tres de sus congéneres; pero creo que un caballo sólo puede soportar a otro del mismo tamaño que él mismo.» Galileo se refería con estas palabras al principio de la escala, el procedimiento que seguimos para comprender las consecuencias de los cambios en el tamaño del cuerpo. Un saltamontes puede saltar una altura de más de 50 veces la longitud de su propio cuerpo, mientras que un hombre, al realizar un salto estático, no puede superar un obstáculo de una altura similar a la suya. Sin tener en cuenta el principio de la escala, esta comparación podría llevarnos a la conclusión errónea de que en los insectos hay algo especial en relación con su musculatura. Para los entomólogos del S. xix, «esta fuerza extraordinaria de los insectos, sin ningún género de duda, se debía, en parte, a que su musculatura tenía una estructura y disposición peculiares, pero sobre todo a un extraordinario poder de contracción». Pero los músculos de los saltamontes no son más poderosos que los del hombre ya que *los músculos, tanto de los animales pequeños como de los*



grandes, ejercen la misma fuerza por unidad de superficie. Los saltamontes pueden saltar tanto por su pequeño tamaño, y no por poseer unos músculos superpoderosos.

Estos autores del S. xix, incluso llegaron a sugerir que era una verdadera fortuna el que los animales de gran tamaño no fuesen tan fuertes como los insectos, ya que «causarían la destrucción del mundo». Aunque es más probable que ser tan poderosos hubiese sido la causa de su propia destrucción. Se necesitaría una musculatura propia de un superhombre para poder realizar saltos proporcionalmente similares a los de los saltamontes. Ello requeriría de la presencia de tendones, ligamentos y huesos de superhombre, para que se pudiesen soportar unas contracciones musculares tan poderosas, y todo ello sin hacer mención del tremendo impacto que se tendría que soportar al caer al suelo tras un salto así. Las proezas de Superman serían totalmente imposibles de conseguir si estuviera hecho de los materiales estructurales disponibles en la Tierra, en vez de con los maravillosos «materiales» de que están constituidos los habitantes del mítico planeta Krypton. ■

EL TEGUMENTO DE LOS DIVERSOS GRUPOS DE ANIMALES

El tegumento es la cobertura externa del cuerpo, una envuelta protectora que incluye la piel y todas las estructuras derivadas o asociadas a ella, tales como pelos, sedas, escamas, plumas y cuernos. En la mayor parte de los animales es resistente y flexible, y proporciona una protección mecánica contra la abrasión y la perforación, al tiempo que forma una eficaz barrera contra las invasiones bacterianas, pudiendo servir también como dispositivo que impide la pérdida o ganancia de determinados fluidos. La piel ayuda a proteger a las células subyacentes contra la acción dañina de la radiación ultravioleta del sol, y además de ser una capa protectora, tiene diversas e importantes funciones reguladoras. Por ejemplo, en los animales endotérmicos, está muy relacionada con la regulación de la temperatura, ya que la mayor parte del calor corporal se pierde a través de la piel; está provista de dispositivos que la enfrían cuando está demasiado caliente, o que retrasan la pérdida de calor cuando el cuerpo está demasiado frío. La piel contiene receptores sensoriales que proporcionan información esencial sobre el ambiente más inmediato. Posee funciones excretoras y, en algunos animales, funciones respiratorias. Gracias a la pigmentación de la piel, un organismo puede hacerse más o menos visible. Las secreciones tegumentarias pueden hacer al animal atractivo o repulsivo sexualmente, o constituyen señales olfatorias, que influyen en las interacciones de comportamiento entre los individuos.

EL TEGUMENTO DE LOS INVERTEBRADOS

Muchos protozoos sólo poseen delgadas membranas celulares, o plasmáticas, como coberturas externas; otros, como *Paramecium*, han desarrollado una película protectora. Sin embargo, la mayor parte de los invertebrados pluricelulares poseen coberturas tisulares más complejas, siendo la principal de ellas la **epidermis** monoestratificada. Algunos invertebrados segregan una **cutícula** acelular sobre la epidermis, a modo de protección adicional.

La epidermis de los moluscos es delgada y blanda, y posee glándulas mucosas, algunas de las cuales secretan el carbonato cálcico de la concha. Los moluscos cefalópodos (calamares y pulpos) han desarrollado un tegumento más complejo, formado por una cutícula, la epidermis simple, una capa de tejido conjuntivo, otra de células reflectoras (iridocitos) y otra, más gruesa, de tejido conjuntivo.

Los Artrópodos tienen los tegumentos más complejos de todos los invertebrados, que no sólo les sirven como protección, sino también como soporte esquelético. El desarrollo de un exoesqueleto resistente y con pliegues internos que sirven como puntos de anclaje a los músculos, ha hecho posible la extraordinaria diversidad de este filo, el mayor de todos los grupos animales. El tegumento de los artrópodos está formado por una **epidermis** monoestratificada (también llamada, de forma más precisa, **hipodermis**) que secreta una cutícula compleja, dividida en dos zonas (Figura 32-1A). La más interna, la **procutícula**, está formada por proteínas y quitina (un polisacárido) que se disponen en forma de láminas (lamelas), como si se tratase de un contrachapado. La externa, que yace sobre la superficie externa por encima de la anterior, es la delgada **epicutícula**, que está constituida por un complejo no quitinoso de proteínas y lípidos, que actúa como una barrera protectora del tegumento, impermeabilizándolo.

La cutícula de los artrópodos, aunque resistente, puede ser blanda y flexible, como sucede en muchos microcrustáceos y larvas de insectos. Sin embargo, puede endurecerse de dos formas distintas. En los crustáceos decápodos, por ejemplo, los cangrejos y las langostas, la cutícula se endurece por **calcificación**, la deposición de carbonato cálcico en las capas externas de la procutícula. En los insectos, el endurecimiento se logra cuando las moléculas de ciertas proteínas forman puentes de unión estabilizantes entre ellas y las lamelas adyacentes de la procutícula. El resultado de este proceso, denominado **esclerotización**, es la formación de una proteína insoluble y muy resistente, la **esclerotina**. La cutícula de los artrópodos es uno de los materiales más resistentes sintetizados por los animales; soporta altas presiones, el desgarramiento por tracción, y puede aguan-

tar la cocción en sustancias alcalinas concentradas, al tiempo que es ligera, con una densidad de sólo 1.3 (1,3 veces el peso del agua).

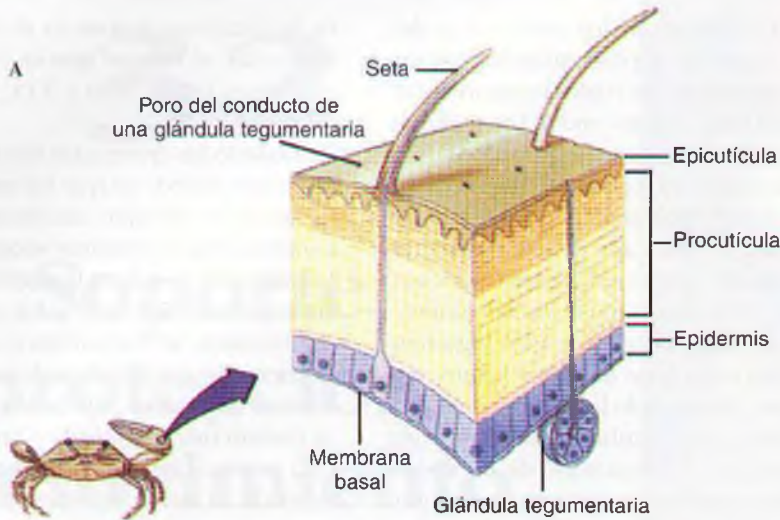
Cuando los artrópodos mudan, lo primero que sucede es que las células epidérmicas se dividen mitóticamente. A continuación, las enzimas secretadas por la epidermis disuelven la mayor parte de la procutícula. Entonces estos materiales, así digeridos, se reabsorben y, en consecuencia, no se pierden. Luego, en el espacio que queda bajo la vieja cutícula, se forman una epicutícula y una procutícula nuevas. Una vez que la cutícula vieja se muda, la nueva se espesa y se calcifica o esclerotiza.

EL TEGUMENTO DE LOS VERTEBRADOS

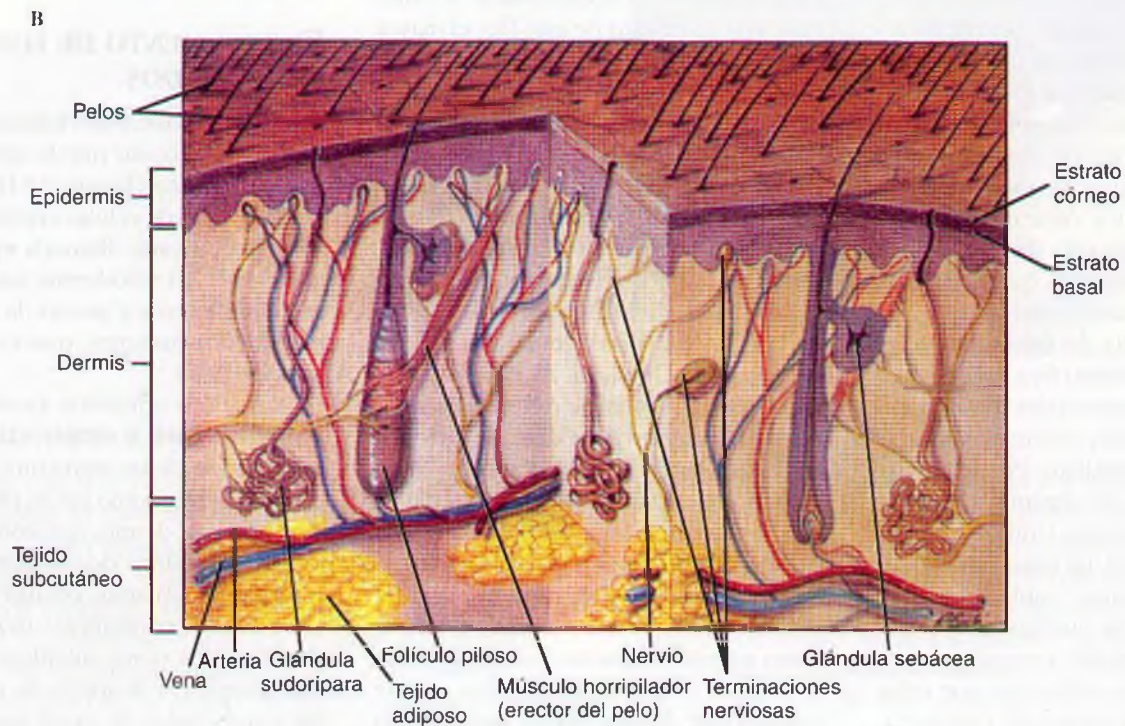
La estructura básica del tegumento de los vertebrados, como puede apreciarse en la piel humana (Figura 32-1B), incluye una fina capa de células epiteliales, externa y estratificada, llamada **epidermis**, que deriva del ectodermo, así como otra capa más interna y gruesa, la **dermis**, el auténtico tegumento, que es de origen mesodérmico.

Aunque la epidermis es delgada y su estructura parece simple, da lugar a la mayor parte de las estructuras derivadas del tegumento, como pelos, plumas, uñas y pezuñas. La dermis, que contiene vasos sanguíneos, fibras de colágeno, nervios, células pigmentarias, células adiposas y unas células conjuntivas denominadas fibroblastos, soporta, amortigua y alimenta a su compañera, la epidermis, que la recubre y que carece de vasos sanguíneos.

La epidermis es un epitelio escamoso estratificado (p. 190), que normalmente está formado por varias capas de células. La parte basal está formada por células que sufren divisiones mitóticas frecuentes, para renovar las capas que se encuentran por encima de ellas. A medida que las capas más externas de células son desplazadas hacia el exterior por las nuevas generaciones de células más internas, en el interior de ellas se va acumulando una proteína fibrosa increíblemente resistente, la **queratina**. Gradualmente, la queratina va reemplazando todo el citoplasma metabólicamente activo de estas células, que entonces mueren y son mudadas, como si se tratase de escamas.

**Figura 32-1**

A, Estructura de la pared del cuerpo de un artrópodo (crustáceo), que muestra la cutícula y la epidermis. **B**, Estructura de la piel humana (dermis y epidermis) y de la hipodermis.



Este es el origen de la caspa y también de una parte significativa del polvo de las casas. Este proceso se denomina **queratinización**, y las células así transformadas se dice que están **cornificadas**. Las células cornificadas, que son muy resistentes a la abrasión y a la difusión del agua, constituyen el llamado **estrato córneo**. Esta capa de la epidermis es particularmente gruesa en las zonas más sometidas a presiones o a un desgaste continuo, tales como las callosidades, las palmas de las manos y las plantas de los pies.

La **dermis** actúa fundamentalmente, como ya hemos dicho, como soporte de

Los reptiles fueron los primeros animales en explotar las posibilidades adaptativas ofrecidas por la queratina, una proteína increíblemente resistente. La escama epidérmica reptiliana, que se desarrolla a partir de la queratina, es una estructura mucho más ligera y flexible que la escama dérmica ósea de los peces y, sin embargo, proporciona una excelente protección contra el roce y contra la desecación. Las escamas pueden presentarse como estructuras imbricadas, como sucede en los ofidios y en algunos lagartos, o desarrollarse como una serie de placas, como ocurre en los cocodrilos y tortugas.

Las aves encontraron otras utilidades para la queratina. Las plumas, picos y garras, igual que las escamas, son todas ellas estructuras epidérmicas compuestas de queratina densa. Los mamíferos continuaron explotando las propiedades de la queratina, utilizándola como el componente principal de los pelos, pezuñas, garras y uñas. Debido a su contenido en queratina, el pelo es, con diferencia, el material más fuerte del cuerpo. Posee una resistencia a la tracción comparable a la del aluminio, y es casi dos veces más fuerte, para un peso similar, que el más fuerte de todos los huesos.

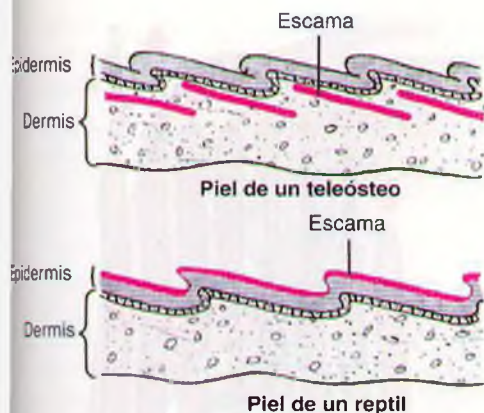


Figura 32-2

Pared del cuerpo de los peces óseos y de los reptiles. Los peces óseos (teleosteos) presentan escamas óseas derivadas de la dermis, mientras que los reptiles tienen escamas córneas procedentes de la epidermis. Las escamas dérmicas de los peces se mantienen durante toda la vida. Ya que cada año se les añade un nuevo anillo de crecimiento, los ictiólogos utilizan las escamas para determinar la edad de los peces. Las escamas epidérmicas de los reptiles son mudadas periódicamente.

la epidermis; sin embargo, cuando aparecen auténticas estructuras óseas en el tegumento, siempre son de origen dérmico. La posesión de gruesas placas óseas fue normal entre los antiguos ostracodermos y placodermos del Paleozoico, pero se conservan en muy pocos peces actuales; las escamas de los peces contemporáneos son estructuras óseas dérmicas que han evolucionado a partir de la armadura ósea de los peces paleozoicos, pero son mucho más pequeñas y flexibles. Aunque son de origen dérmico, las escamas de los peces están íntimamente relacionadas con la delgada epidermis que las recubre; en algunas especies, las escamas sobresalen de la epidermis, pero por regla general, ésta forma una envoltura continua bajo la cual pueden apreciarse las escamas, que están imbricadas unas con otras (Figura 32-2). El hueso dérmico también forma los huesos planos del cráneo y da origen a los cuernos, que son derivados del hueso dérmico frontal.

La coloración de los animales

Los colores de los animales pueden ser muy vistosos y llamativos cuando sirven como marcas de reconocimiento o como señales de aviso, o pueden ser poco atractivos y crípticos, cuando sirven de camuflaje. El color del tegumento nor-

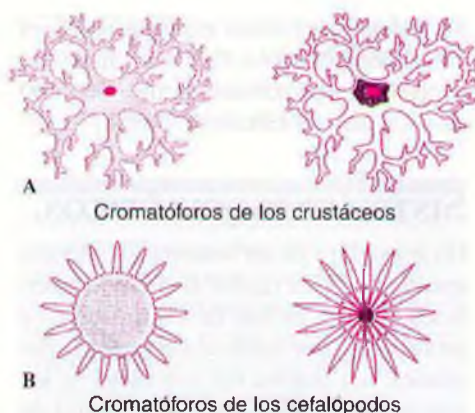


Figura 32-3

A. Cromatóforos de un crustáceo mostrando el pigmento disperso (izquierda) y concentrado (derecha). Los cromatóforos de los vertebrados son similares. **B.** Los cromatóforos de los cefalópodos son unas cápsulas elásticas rodeadas de fibras musculares que cuando se contraen (izquierda), ensanchan la cápsula para exponer el pigmento.

malmente se debe a pigmentos, pero en muchos insectos y en algunos vertebrados, especialmente en la aves, algunos colores se deben a la estructura física de los tejidos superficiales, que reflejan la luz de determinadas longitudes de onda, eliminando el resto. Los colores que se producen de esta forma se denominan **colores estructurales**, y son los responsables de los tonos más bonitos, iridiscentes y metálicos que se dan en todo el Reino Animal. Muchas mariposas, escarabajos y algunos peces, comparten con las aves la fama de ser los animales más vistosos de la Tierra. Ciertos colores estructurales de las plumas son debidos a unos diminutos espacios rellenos de aire, o a poros, que reflejan la luz blanca (plumas blancas) o alguna parte del espectro lumínico (por ejemplo, el azul Tyndall que se produce por la dispersión de la luz [ver recuadro p. 581]). Los colores iridiscentes que cambian de tono cuando varía el ángulo desde el que se observa al animal, se forman cuando la luz es reflejada por varias capas finas y transparentes superpuestas. Por interferencia de fases, al cambiar su longitud, las ondas luminosas se refuerzan, disminuyen o se eliminan unas a otras, obteniéndose algunos de los colores más puros y brillantes que se conocen.

Entre los animales, más comunes que los colores estructurales son los que se deben a **pigmentos** (biocromos), un

grupo muy variado de grandes moléculas que reflejan los rayos lumínicos. En los crustáceos y en los vertebrados ectotermos, estos pigmentos están contenidos en unas células grandes y ramificadas, llamadas **cromatóforos** (Figura 32-3A). El pigmento puede concentrarse en el centro de estas células, formando un agregado demasiado pequeño como para ser visible, o puede dispersarse por toda la célula y por sus ramificaciones, provocando su máxima exhibición. Los cromatóforos de los moluscos cefalópodos son totalmente diferentes (Figura 32-3B). Cada uno es una pequeña célula en forma de saco llena de gránulos de pigmento y rodeada por células musculares, de tal manera que cuando se contraen, extienden toda la célula formando una zona muy pigmentada. Cuando los músculos se relajan, el cromatóforo, que es elástico, se contrae rápidamente y toma la forma de una pequeña esfera. Con tales células pigmentarias, los calamares y pulpos pueden cambiar su color más rápidamente que cualquier otro animal.

El pigmento animal más ampliamente distribuido es la **melanina**, un grupo de polímeros de color negro o marrón, que son los responsables de las coloraciones terrosas que poseen la mayoría de los animales. Los colores amarillos y rojos normalmente se deben a pigmentos **carotenoides**, que, con frecuencia, se encuentran en el interior de células pigmentarias especiales denominadas **xantóforos**. La mayor parte de los vertebrados son incapaces de sintetizar sus propios pigmentos carotenoides, y deben obtenerlos, directa o indirectamente, de las plantas. Los colores amarillentos de los moluscos y de los artrópodos se deben, normalmente, a dos tipos de pigmentos diferentes, denominados **ommocromos** y **pteridinas**. Los colores verdes son raros, y cuando aparecen, por lo general se deben a un pigmento amarillo y a una coloración estructural azul superpuestos. Los **iridóforos**, un tercer tipo de cromatóforos, contienen cristales de guanina o de alguna otra purina, en lugar de tener un pigmento. Producen un efecto plateado o metálico al reflejar los rayos lumínicos.

En comparación con los demás vertebrados, los mamíferos son un grupo de coloraciones apagadas (p. 607). La mayor parte de ellos son ciegos para el color, estando esta deficiencia relacionada,

indudablemente, con la falta de coloraciones brillantes dentro del grupo. Algunas excepciones a esto son los parches coloreados de algunos babuinos y de los mandriles. Curiosamente, los primates sí tienen visión en color y, por tanto, pueden apreciar este tipo de ornamentos. Los colores apagados de los mamíferos están producidos por la melanina, que es depositada en el pelo en crecimiento por melanóforos dérmicos.

Efectos nocivos de la luz solar

La conocida vulnerabilidad de la piel humana a las quemaduras debidas al sol, nos recuerda los efectos potencialmente dañinos de la radiación ultravioleta sobre el protoplasma. Muchos animales, como los protozoos y los turbelarios, si se exponen al sol en aguas someras se ven afectados por las radiaciones ultravioletas, llegando incluso a morir. La mayoría de los animales terrestres están protegidos frente a este peligro por la existencia de cubiertas corporales especiales, por ejemplo, la cutícula de los artrópodos, las escamas de los reptiles, las plumas de las aves y el pelo de los mamíferos. El hombre, sin embargo, es un «mono desnudo», que carece de los pelos protectores que poseen la mayor parte de los mamíferos, y depende del engrosamiento de la capa externa de la epidermis (**estrato córneo**) y de la pigmentación de dicha epidermis para protegerse. La mayor parte de la radiación ultravioleta se absorbe por la epidermis, pero cerca del 10 % penetra en la dermis. Las células dañadas, tanto de la epidermis como de la dermis, liberan histaminas y otras sustancias vasodilatadoras, que ocasionan un aumento del tamaño de los vasos sanguíneos en la dermis y la característica coloración rojiza de los eritemas solares. Las pieles claras se broncean al producirse **melaninas** en las zonas más profundas de la epidermis, y por un «oscurecimiento pigmentario», es decir, el ennegrecimiento fotooxidativo de los pigmentos claros ya existentes en la epidermis. Por desgracia, el bronceado no es una protección perfecta. Los rayos del Sol producen un envejecimiento prematuro de la piel, y el bronceado, además, la reseca y la vuelve correosa. Los efectos dañinos de la luz solar se van acumulando a lo largo de los años y son los responsables del cáncer

de piel, el más común entre los hombres caucásicos. Sólo en Estados Unidos se producen, aproximadamente, 400 000 casos al año de cáncer de piel.

SISTEMAS ESQUELÉTICOS

Un esqueleto es un sistema de soporte que proporciona rigidez al cuerpo, superficies para el anclaje de los músculos y protección a los vulnerables órganos viscerales. Los huesos del esqueleto de los vertebrados representan tan solo uno de los diferentes tipos de tejido conjuntivo y de soporte, que realizan diversas funciones, como puntos de anclaje y soporte del peso, como se describe más adelante.

ESQUELETOS HIDROSTÁTICOS

No todos los esqueletos son rígidos; muchos grupos de invertebrados utilizan sus fluidos corporales como un esqueleto hidrostático interno. Los músculos de la pared del cuerpo de las lombrices de tierra, por ejemplo, no tienen una base firme en donde anclarse, pero desarrollan su fuerza muscular al contraerse contra el líquido celomático, que está contenido en el interior de un espacio limitado, y que es incompresible, igual que lo es el sistema hidráulico de los frenos de un automóvil.

Las contracciones alternas de los músculos circulares y longitudinales de la pared del cuerpo, permiten a las lombrices engrosarse y adelgazarse, produciendo unas ondas de movimiento que se desplazan hacia atrás y propulsan al animal hacia delante (Figura 32-4). Las lombrices de tierra y otros anélidos se ayudan de sus septos, que dividen el cuerpo en compartimentos más o menos independientes (Figura 18-1, p. 356). Una ventaja obvia es que si una lombriz es perforada, o incluso fragmentada, cada parte puede todavía desarrollar presión y desplazarse. Los gusanos que carecen de compartimentación interna, por ejemplo los poliquetos del género *Arenicola* (Figura 18-5, p. 359), quedan inmovilizados en caso de que pierdan el líquido celomático a través de una herida.

En el Reino Animal hay muchos ejemplos de músculos que no sólo producen movimiento, sino también una forma peculiar de soporte esquelético. La trompa de los elefantes es un excelente ejemplo de una estructura que carece de un

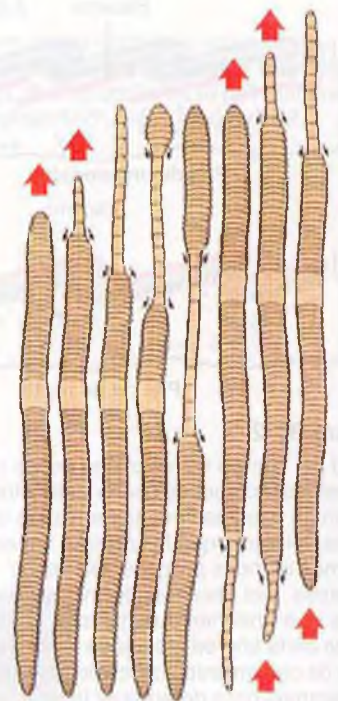


Figura 32-4

Forma en que avanza una lombriz de tierra. Cuando los músculos circulares se contraen, los longitudinales se alargan debido a la presión que ejerce el líquido interno, y la lombriz se alarga. Entonces, por contracciones alternas de los músculos longitudinales y circulares, una onda de contracción se va desplazando desde el extremo anterior hasta el posterior. Las sedas se extienden para anclar al animal al sustrato e impedir así que resbale.

soporte esquelético evidente, aunque es capaz de doblarse, enroscarse, alargarse y levantar grandes pesos (Figura 32-5). La trompa de los elefantes, la lengua de los mamíferos y de los reptiles, y los brazos y tentáculos de los moluscos cefalópodos, son ejemplos de **músculos hidrostáticos**. Igual que los esqueletos hidrostáticos de las lombrices, los músculos hidrostáticos funcionan porque están constituidos por tejidos incompresibles, en los que el volumen siempre se mantiene constante. La enorme diversidad de movimientos que se pueden realizar gracias a estos músculos hidrostáticos depende de la compleja disposición de los músculos que los forman.

ESQUELETOS RÍGIDOS

Los esqueletos rígidos se diferencian de los hidrostáticos por un aspecto fundamental: están formados por elementos duros, generalmente articulados, en los

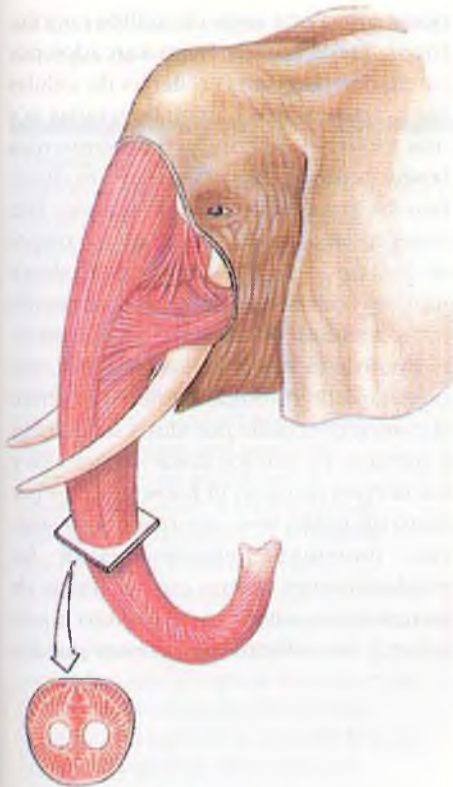


Figura 32-5

Los músculos de la trompa del elefante son un buen ejemplo de músculos hidrostáticos.

p. 394). Los exoesqueletos de algunos invertebrados, como las conchas de los caracoles o de los bivalvos, crecen a medida que lo hace el animal.

Para los animales de tamaño pequeño, el poseer un exoesqueleto como el de los artrópodos es bastante mejor que presentar un endoesqueleto como el de los vertebrados, ya que un tubo cilíndrico puede soportar mucho más peso sin doblarse que una varilla cilíndrica del mismo material y peso. Así, los artrópodos pueden utilizar su exoesqueleto tanto como estructura de protección como de soporte estructural. Pero para los animales de mayor tamaño, el poseer un esqueleto cilíndrico y hueco resulta totalmente imposible. Si se hiciese lo suficientemente grueso como para poder soportar el peso del cuerpo, sería demasiado pesado como para poder moverlo; pero si se mantuviese delgado y ligero, sería extremadamente sensible a las flexiones y a los golpes. Además, ¿podría uno imaginarse la difícil situación ante la que se encontraría un animal del tamaño de un elefante si tuviese que mudar periódicamente su exoesqueleto?

que se pueden anclar los músculos. Los músculos únicamente son capaces de contraerse; para estirarse tienen que ser extendidos por una serie de músculos antagonistas. Los esqueletos rígidos proporcionan los puntos de anclaje que necesitan ambos tipos de músculos contrarios, por ejemplo, los músculos flexores y extensores.

Hay dos tipos principales de esqueletos rígidos: los **exoesqueletos**, típicos de los moluscos y de los artrópodos, y los **endoesqueletos**, característicos de los equinodermos y de los vertebrados. El exoesqueleto de los invertebrados suele ser principalmente protector, pero también puede desempeñar un papel fundamental en la locomoción. Un exoesqueleto puede presentarse bajo la forma de una concha, de una serie de espículas, o de placas calcáreas, proteicas o quitinosas. Puede ser rígido, como el de los moluscos, o articulado y móvil, como el de los artrópodos. A diferencia del endoesqueleto, que crece con el animal, el exoesqueleto normalmente es una armadura limitante que debe ser reemplazada periódicamente para acomodarse a un cuerpo de mayor tamaño (la muda de los crustáceos se describe en la

El endoesqueleto de los vertebrados se forma en el interior del cuerpo y está compuesto de huesos y cartílagos, que son formas de tejido conjuntivo denso. Además de soportar y proteger, el hueso es el principal reservorio de calcio y de fósforo. En los vertebrados amniotas, los eritrocitos y algunos leucocitos sanguíneos se forman en la médula ósea.

La notocorda y el cartílago

La **notocorda** (Figura 26-1, p. 485), es una varilla axial semirrígida que se encuentra en los procordados y en las larvas y embriones de todos los vertebrados. Está constituida por unas grandes células muy vacuolizadas, y rodeada por varias capas de un tejido fibroso y elástico. Es una estructura que da rigidez al cuerpo y le permite mantener su forma durante la locomoción. Excepto en los vertebrados sin mandíbulas (lampreas y mixines), durante el desarrollo embrionario la notocorda es rodeada, o reemplazada, por tejido óseo.

El cartílago es el principal elemento esquelético de algunos vertebrados. Los peces sin mandíbulas (por ejemplo las

lampreas) y los elasmobranquios (tiburones y rayas) tienen esqueletos exclusivamente cartilaginosos, lo que curiosamente es una característica derivada, ya que sus antecesores paleozoicos tenían esqueletos óseos. Los demás vertebrados, de adultos, tienen esqueletos principalmente óseos, aunque con algunos cartílagos intercalados. El cartílago es un tejido blando, flexible y exclusivamente interno. A diferencia de la mayoría de los otros tejidos conjuntivos, que tienen un aspecto bastante diverso, el cartílago es básicamente igual en todos los sitios en los que se encuentra. La principal variedad, el **cartílago hialino**, tiene un aspecto cristalino y claro (Figura 10-6, p. 191). Está constituido por las células cartilaginosas (**condrocitos**) rodeadas por un gel proteico complejo que se entremezcla con una serie de fibras de colágeno. Carece casi por completo de vasos sanguíneos, razón por la que las lesiones deportivas sobre el cartílago son de difícil curación. Además de formar el esqueleto cartilaginoso de algunos vertebrados adultos y el de los embriones de todos los vertebrados, el cartílago hialino forma las superficies de articulación de la mayoría de los huesos de los vertebrados adultos y los anillos de soporte de la tráquea, la laringe y los bronquios.

En algunos grupos de invertebrados aparecen cartílagos similares al hialino, por ejemplo, en la rádula de los moluscos gasterópodos y en el lofóforo de los braquiópodos. El cartílago de los moluscos cefalópodos es de un tipo especial, con unas largas ramificaciones que recuerdan a las células de los huesos de los vertebrados.

El hueso

El hueso es un tejido vivo que se diferencia de los demás tejidos conjuntivos y de soporte por el hecho de presentar importantes depósitos de sales de calcio inorgánico, que se acumulan sobre una matriz extracelular. Su organización estructural es tal, que el hueso tiene la misma resistencia a la tensión que el hierro, pero sólo pesa un tercio de éste.

El hueso nunca se forma en un espacio vacío, sino que se deposita en áreas ocupadas por algún tipo de tejido conjuntivo, y lo reemplaza. La mayoría de los huesos se desarrollan a partir de cartílago, y son los que denominan **huesos endocondrales** («dentro del cartílago»)

o **de reemplazo**. El cartilago embrionario se desgasta gradualmente, dando lugar a unos grandes huecos; entonces, las células formadoras de hueso invaden estas áreas y comienzan a depositar sales de calcio alrededor de los bordes, donde aún quedan restos de cartilago. Un segundo tipo de hueso es el **hueso de membrana**, que se desarrolla directamente a partir de las células de las hojas embrionarias. El hueso dérmico, antes mencionado, es un tipo de hueso de membrana. En los vertebrados tetrápodos, los huesos de membrana quedan restringidos a la cara y el cráneo; el resto del esqueleto está formado por huesos endocondrales. A pesar de esta diferencia embriológica, una vez que los huesos se han formado totalmente, no hay ninguna diferencia histológica entre el hueso endocon-

dral y el de membrana, que tienen la misma apariencia.

Una vez que se han formado totalmente, los huesos pueden ser diferentes por su densidad. El **hueso esponjoso** consiste en un armazón de tejido óseo surcado por huecos interconectados, orientado de manera que proporciona la máxima resistencia posible a los esfuerzos que el hueso ha de soportar en condiciones normales. Todos los huesos se forman al principio como huesos esponjosos, pero algunos se hacen **compactos** por posteriores depósitos de sales óseas. El hueso compacto es denso y aparentemente macizo. En los huesos largos del cuerpo hay hueso tanto esponjoso como compacto (Figura 32-6).

Estructura microscópica del hueso

El hueso compacto está constituido por una matriz ósea calcificada que se dis-

pone como una serie de anillos concéntricos. Estos anillos están surcados por cavidades (**lagunas**) rellenas de células óseas (**osteocitos**), interconectadas por una multitud de conductos minúsculos (**canaliculos**). Estos sirven para distribuir los nutrientes por todo el hueso. Esta serie de lagunas y canaliculos se dispone formando un cilindro alargado denominado **osteona** (también conocido como **sistema de Havers**) (Figura 32-6). El hueso está formado, en definitiva, por conjuntos de osteonas cementadas entre sí e interconectadas por vasos sanguíneos y nervios. Ya que los vasos sanguíneos y los nervios recorren el hueso, éste es por tanto un tejido vivo, aunque las «sustancias minerales» abióticas sean las predominantes. Como consecuencia de su naturaleza «viva», un hueso roto puede sanar, y las enfermedades óseas pueden

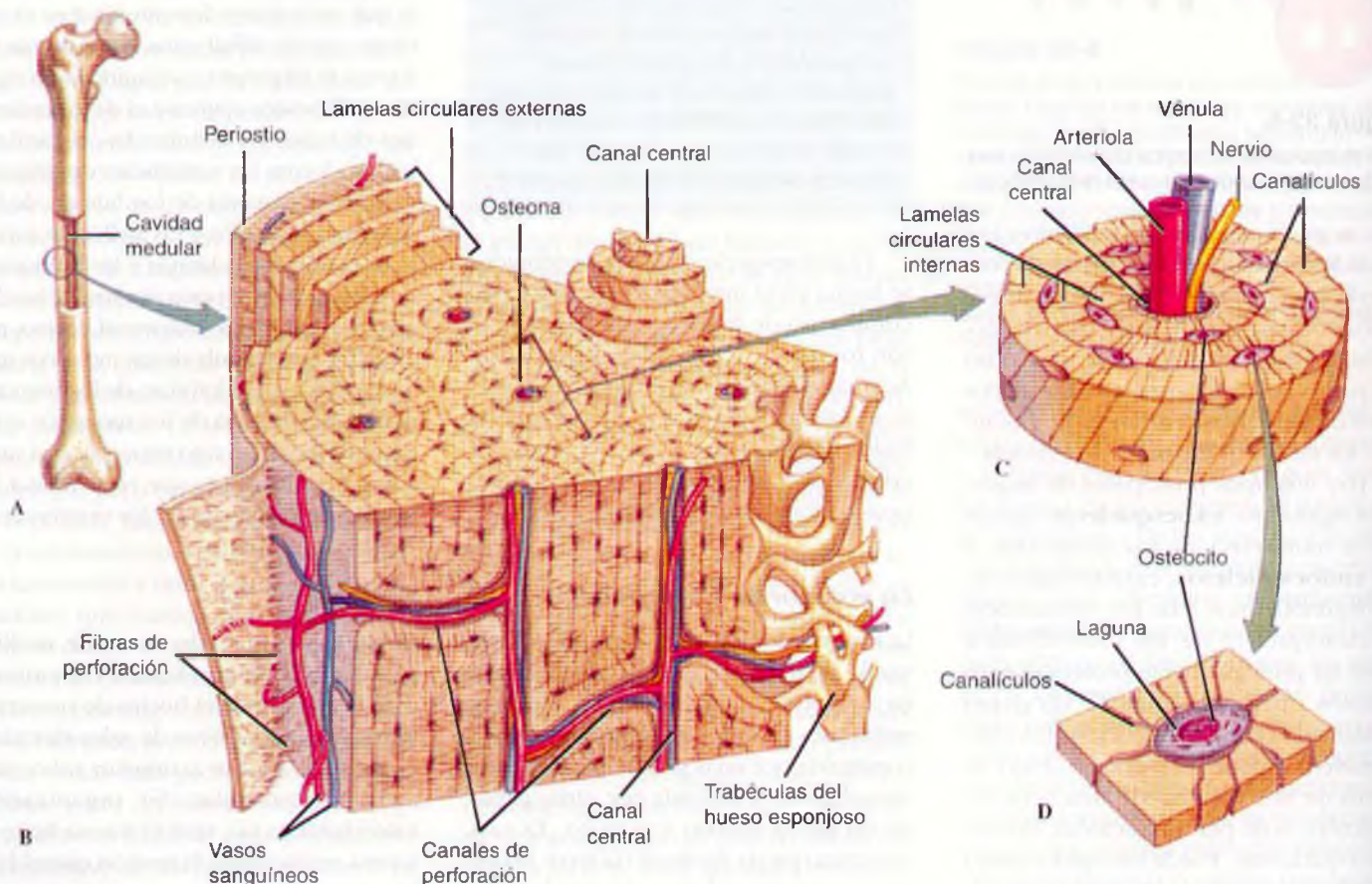


Figura 32-6

Estructura del hueso compacto. **A**, Hueso largo de un adulto, con una sección de su cavidad medular. **B**, Detalle, a mayor aumento, en el que se han representado las osteonas, las unidades histológicas básicas de los huesos. **C**, Vista, aún a mayor aumento, de una osteona, en la que se pueden apreciar las lamelas concéntricas y los osteocitos (células óseas), tal y como se disponen en el interior de las lagunas. **D**, Un osteocito en el interior de una laguna. Las células óseas reciben los nutrientes del sistema circulatorio a través de una serie de finos canaliculos, que atraviesan la matriz calcificada. Las células óseas se denominan osteoblastos cuando están «fabricando» hueso, pero en un hueso maduro, se denominan osteocitos. El hueso está recubierto por tejido conjuntivo compacto, denominado periostio.

ser tan dolorosas como las de cualquier otro tipo de tejido.

Después de la menopausia, una mujer pierde anualmente entre un 5% y un 6% de su masa ósea, lo que a menudo conduce a que padezcan la enfermedad conocida como osteoporosis, y a que aumente en ellas el riesgo de sufrir fracturas en sus huesos. Se ha empleado un mayor consumo de calcio en la dieta, para evitar estos riesgos, pero a pesar de que se tome calcio en grandes dosis, sólo se consigue una pequeña ralentización en el proceso de desmineralización, a menos que se acompañe de una terapia a base de estrógenos, hormonas sexuales femeninas (la producción de estrógenos en el ovario desciende enormemente tras la menopausia). Entre todos los animales, sólo la especie humana, y en particular las mujeres, padecen de osteoporosis, quizás a causa de la larga esperanza de vida tras el período reproductor en la especie humana.

El crecimiento del hueso es un complejo proceso de reestructuración, que implica tanto la destrucción interna, a cargo de unas células que reabsorben el hueso (**osteoclastos**), como una deposición externa debida a las células formadoras del hueso (**osteoblastos**). Ambos procesos se producen simultáneamente, de forma que la cavidad medular interna se va haciendo más grande a medida que el hueso se va reabsorbiendo, al mismo tiempo que se produce una deposición de nuevo hueso en la parte más externa. El crecimiento del hueso está regulado por varias hormonas, en particular la **hormona paratiroidea**, que estimula la reabsorción ósea, y la **calcitonina**, que se secreta en la glándula tiroides y que inhibe dicha reabsorción. Estas dos hormonas, junto con un derivado de la vitamina D, son responsables de que el nivel de calcio en sangre se mantenga constante (p. 757).

Disposición del esqueleto de los vertebrados

El esqueleto de los vertebrados está constituido por dos componentes principales: el **esqueleto axial**, formado por el crá-

neo, la columna vertebral, el esternón y las costillas, y el **esqueleto apendicular**, que incluye las extremidades (patas, aletas o alas) y las cinturas escapular y pelviana (Figura 32-7). No es sorprendente que el esqueleto haya sufrido importantes remodelaciones durante la evolución de los vertebrados. El paso del medio acuático al terrestre forzó cambios importantes en la forma del cuerpo. Con el incremento de la cefalización, esto es, la concentración del encéfalo, los órganos de los sentidos y los aparatos para la recolección de los alimentos y respiratorios en la cabeza, el cráneo se convirtió en la parte más compleja de todo el esqueleto. Algunos peces primitivos tienen más de 180 huesos craneales (lo que representa un gran problema para los paleontólogos), pero por la pérdida de algunos de ellos y la fusión de otros, los huesos del cráneo han ido reduciendo su número durante el curso de la evolución de los tetrápodos. Los anfibios y reptiles tienen de 50 a 95 huesos craneales, los mamíferos 35 o menos, y el hombre sólo tiene 29.

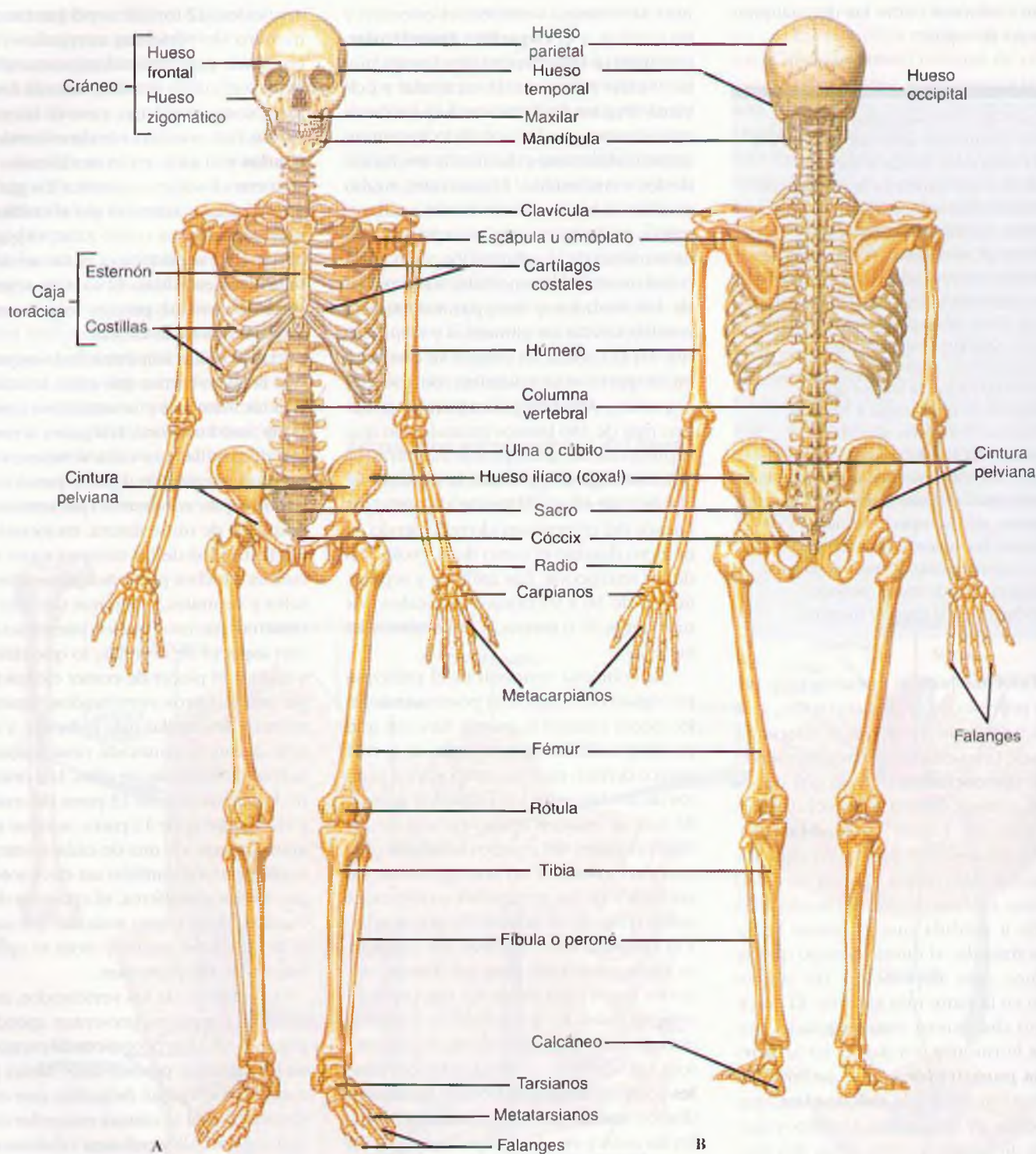
La columna vertebral es el principal eje rígido del esqueleto postcranial. En los peces cumple la misma función que en tiempos realizó la notocorda, de la cual parece derivar; es decir, proporciona puntos de anclaje para los músculos e impide que se encajen telescópicamente las distintas partes del cuerpo durante la contracción muscular. Con la evolución de los anfibios y de los tetrápodos terrestres, el cuerpo dejó de ser sustentado por el agua, y la columna vertebral tuvo que adaptarse estructuralmente ante las nuevas tensiones que recibía desde los dos pares de extremidades. En la mayoría de los tetrápodos amniotas (reptiles, aves y mamíferos), las vértebras se dividen en **cervicales** (cuello), **torácicas** (tórax), **lumbares** (lomo), **sacras** (pelvis) y **caudales** (cola). En las aves y en el hombre, las vértebras caudales se reducen tanto en número como en tamaño, y las sacras se fusionan entre sí. El número de vértebras es variable entre los diferentes vertebrados. La serpiente pitón encabeza la lista, con más de 400. En el hombre (Figura 32-7) hay 33 en el niño, pero en el adulto, 5 de ellas se fusionan para formar el **sacro**, y otras 4 también lo hacen para formar el **cóccix**; así pues, la columna vertebral del adulto humano está constituida por 7 vértebras

cervicales, 12 torácicas y 5 lumbares. El número de vértebras cervicales (7) es constante para casi todos los mamíferos, tanto si el cuello es corto, caso de los delphinidos, como si es largo, caso de las jirafas.

Las dos primeras vértebras cervicales, el **atlas** y el **axis**, están modificadas para soportar el cráneo y permitir los giros de éste. El atlas sostiene el globo cefálico de forma parecida a como Atlas, el gigante mitológico, soportaba el globo terráqueo sobre sus espaldas. El axis, la segunda vértebra cervical, permite los movimientos laterales de la cabeza.

Las costillas son estructuras esqueléticas, largas o cortas, que están articuladas con las vértebras y se extienden siguiendo la pared corporal. Los peces tienen un par de costillas por cada vértebra; sirven como elementos de soporte para los septos de tejido conjuntivo que separan los paquetes de musculatura, mejorando así la efectividad de las contracciones musculares. Muchos peces tienen costillas dorsales y ventrales, y algunos también presentan numerosos huesos intermusculares con aspecto de costillas, lo que dificulta y reduce el placer de comer ciertos tipos de peces. Otros vertebrados tienen un número de costillas más reducido, y algunos, como la conocida rana leopardo, carecen totalmente de ellas. Los primates no humanos poseen 13 pares de costillas, y el hombre tiene 12 pares, aunque aproximadamente en una de cada veinte personas aparece también un decimotercer par. En los mamíferos, el conjunto de las costillas forma la caja torácica, que soporta la pared del pecho y evita el aplastamiento de los pulmones.

La mayoría de los vertebrados, incluyendo a los peces, presentan apéndices pares. Todos los peces, con la excepción de los agnatos, poseen unas aletas pectorales y pelvianas delgadas, que están sostenidas por la cintura escapular (torácica o pectoral) y pelviana (abdominal o ventral), respectivamente. Los tetrápodos (con las excepciones de las cecalias, los ofidios y los lagartos ápodos), poseen dos pares de extremidades **pentadáctilas** (con cinco dedos), que también están sostenidas por las cinturas. La extremidad pentadáctila es similar en todos los tetrápodos, tanto actuales como extintos; incluso cuando los hábitos de vida son muy diferentes, los distintos elementos de las extremidades son fácilmente

**Figura 32-7**

Esqueleto humano. A. Vista ventral. B. Vista dorsal. En comparación con el de otros mamíferos, el esqueleto humano es un mosaico de partes primitivas y evolucionadas. La postura erguida se pudo lograr gracias a cambios ocurridos en las piernas y en la pelvis, y permitió la persistencia de la disposición primitiva de las manos y brazos (partes adaptadas a la vida arborícola de los antecesores humanos) que posteriormente fueron utilizadas para la manipulación de herramientas. El desarrollo del cráneo y del encéfalo fueron consecuencia de una selección natural que concedió importancia a la destreza manual y a la capacidad para percibir mejor los cambios ambientales.

homologables (la evolución de las extremidades pentadáctilas se ilustra en la Figura 28-1, p. 535).

Las modificaciones de la extremidad pentadáctila básica para la vida en diferentes ambientes, implican mucho más frecuentemente a los elementos distales que a los proximales, y es mucho más frecuente la pérdida de algunos huesos que la aparición de otros nuevos. Los caballos y sus parientes desarrollaron una estructura del pie, adaptándolo a la carrera, mediante el alargamiento del tercer dedo. En efecto, un caballo se mantiene de pie apoyándose sólo sobre la punta de la uña de sus terceros dedos (cascos), del mismo modo que una bailarina de ballet se apoya sobre la punta de los dedos de sus pies. Las alas de las aves son un buen ejemplo de modificación distal. El embrión de las aves presenta 13 huesos diferenciados en la muñeca y en la mano (carpianos y metacarpianos), que quedan reducidos a tres en el adulto. La mayor parte de los huesos de los dedos (falanges) se pierden, dejando cuatro huesos en tres de los dedos (p. 583). No obstante, los huesos proximales (húmero, radio y ulna) están muy poco modificados en las alas de las aves.

En casi todos los tetrápodos, la cintura pelviana está firmemente anclada al esqueleto axial, ya que las principales fuerzas locomotoras, transmitidas desde el cuerpo, han de llegar hasta las extremidades posteriores. Por el contrario, la cintura escapular está anclada mucho más débilmente al esqueleto axial, lo que per-

mite a las extremidades anteriores una mayor libertad de movimientos para la manipulación de objetos.

Efectos del tamaño del cuerpo sobre la resistencia de los huesos

Como Galileo apreció en 1638, la capacidad de las extremidades de los animales para soportar su peso, va disminuyendo según va aumentando el tamaño de los propios animales (ver introducción del presente capítulo, p. 634). Imaginemos dos animales, uno de ellos el doble de grande que el otro, pero cuyas proporciones corporales sean idénticas. El volumen (y el peso) del más grande será ocho veces mayor que el del más pequeño ($2 \times 2 \times 2 = 8$). No obstante, la resistencia de las extremidades del animal grande será sólo cuatro veces mayor que la de las extremidades del pequeño, ya que la resistencia de los huesos, tendones y músculos es proporcional al área de sus respectivas secciones. Así, como Galileo apuntó, un peso ocho veces más grande ha de ser sustentado por unas extremidades sólo cuatro veces más resistentes. Ya que los huesos de los mamíferos tienen una resistencia máxima por unidad de superficie, prácticamente uniforme, ¿cómo pueden los animales aumentar de tamaño sin que los huesos largos de sus extremidades tengan que sufrir unos esfuerzos insostenibles? Una solución evidente es hacer los huesos más sólidos y por tanto más resistentes.

No obstante, e independientemente de su tamaño, el tipo de hueso en los mamíferos de diferentes tallas no cambia demasiado. En cambio, los mamíferos han adaptado la postura de sus miembros, de forma que el sentido de la presión coincida con el eje longitudinal de los huesos, y no incida transversalmente sobre ellos. Los animales de tamaño pequeño, como las ardillas, corren con sus patas recogidas, mientras que los grandes, los que tienen un tamaño parecido al de un caballo, lo hacen con las patas estiradas (Figura 32-8). Los huesos y los músculos pueden soportar más peso cuanto más alineados están con respecto a la fuerza de la gravedad, tal y como sucede en las patas de los caballos. En este sentido, el esfuerzo máximo que soportan los huesos durante una actividad fuerte no es mayor para un caballo galopando que para una ardilla o un perro corriendo.

Los animales de un tamaño superior al de un caballo no pueden obtener ventajas mecánicas adicionales mediante el cambio de posición de sus extremidades, ya que éstas ya están totalmente verticales. En lugar de eso, los huesos largos de un elefante, que soportan un peso de 2,5 toneladas, y los del enorme dinosaurio *Apatosaurus*, que se estima que tenían que soportar 34 toneladas, son (eran) extraordinariamente densos y robustos (Figura 32-8), proporcionando la suficiente seguridad que estos masivos animales necesitan (necesitaban). No obstante, las velocidades máximas en carrera de los mayores

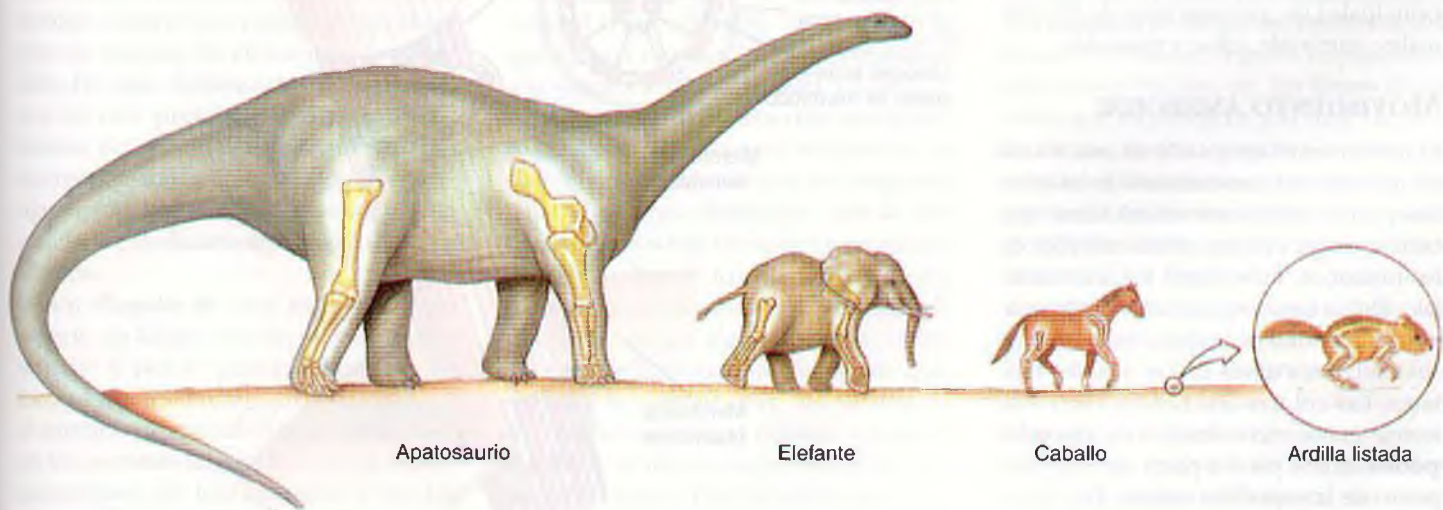


Figura 32-8

Comparación de la postura en mamíferos pequeños y grandes. La postura más erguida de un caballo hace que sus huesos soporten una presión similar a los de una ardilla. En los mamíferos más grandes que el caballo (aproximadamente 300 kg), el enorme aumento de la presión que han de soportar hace que los huesos se hagan excesivamente robustos, y el animal pierde algo de agilidad.

mamíferos terrestres van disminuyendo según aumenta el tamaño. Sin embargo, cálculos recientes sobre la resistencia de los huesos de los dinosaurios sugieren que, aunque eran animales enormes, tenían una agilidad considerable (Alexander, 1991).

MOVIMIENTO DE LOS ANIMALES

El movimiento es una característica importante de los animales. Puede producirse de diversas formas y en diferentes tejidos, oscilando entre los apenas distinguibles flujos en el citoplasma, hasta los llamativos movimientos que producen los más fuertes músculos estriados. La mayoría de los movimientos de los animales dependen de un único mecanismo: las **proteínas contráctiles**, que pueden cambiar su forma para alargarse o contraerse. Esta maquinaria contráctil siempre está constituida por fibrillas ultrafinas—filamentos delgados, fibrillas estriadas, o fibrillas tubulares (microtúbulos)— dispuestas para contraerse cuando se les suministra **ATP**. Con mucho, el sistema de proteínas contráctiles más importante es el **sistema actino-miosínico**, compuesto por dos proteínas, la **actina** y la **miosina**. Es un sistema biomecánico casi universal, que se encuentra desde los protozoos hasta los vertebrados, y que realiza una gran variedad de funciones diferentes. No obstante, los cilios y flagelos están constituidos por proteínas diferentes y, por tanto, son la excepción que confirma la regla. En esta exposición examinaremos los tres tipos principales de movimientos de los animales: ameboide, ciliar y muscular.

MOVIMIENTO AMEBOIDE

El movimiento ameboide es una forma de movimiento característico de las amebas y otros organismos unicelulares; también se da en muchas células móviles de los metazoos, tales como los leucocitos, las células mesenquimáticas embrionarias y otras muchas células móviles que se desplazan a través de los espacios tisulares. Las células ameboides varían de forma, emitiendo o retrayendo **pseudópodos** (falsos pies) a partir de cualquier punto de la superficie celular. Por debajo del plasmalema yace una capa no granular de consistencia gelatinosa, el **ectoplasma**, que rodea al **endoplasma**, que es más fluido (Figura 12-4, p. 219).

Las investigaciones realizadas sobre diversos tipos de células ameboides, incluidos los fagocitos sanguíneos, han producido un modelo único para explicar el mecanismo de extensión de los pseudópodos y el movimiento ameboide. El estudio al microscopio óptico de una ameba en movimiento sugiere que la capa externa de ectoplasma rodea a una masa bastante fluida de endoplasma. El movimiento depende de la actina y otras proteínas reguladoras. De acuerdo con una hipótesis (Stossel, 1994), a medida que el pseudópodo se extiende, la presión hidrostática hace que subunidades de actina penetren en el pseudópodo y formen un entramado que adquiere el estado de gel. En el extremo posterior de este gel, el entramado va desensamblándose y los filamentos de actina que se van liberando interactúan con los de miosina, de manera que se crea una fuerza de contracción que tira de la célula, haciendo que ésta se desplace hacia la zona en la que se encuentra extendido el pseudópodo. La locomoción se ve favorecida por la existencia de unas proteínas de membrana adhesivas, que se van pegando de forma temporal al sustrato y proporcionan los puntos de apoyo necesarios para que la célula pueda desplazarse.

MOVIMIENTOS CILIAR Y FLAGELAR

Los **cilios** son prolongaciones diminutas y móviles con aspecto de pelo, que se extienden desde la superficie de las células de muchos animales. Son una característica particularmente distintiva de los protozoos ciliados, pero con las excepciones de los nematodos, que carecen de cilios móviles, y de los artrópodos, en los que son raros, los cilios están presentes en el resto de los principales grupos de animales. Los cilios desempeñan diversas funciones, tanto para mover pequeños animales, a través de su medio acuático, como sucede en los protozoos ciliados o flagelados y en los ctenóforos (Figura 32-10C), como para mover fluidos y materiales sobre las superficies de los epitelios de otros animales de mayor tamaño.

Los cilios tienen un diámetro llamativamente uniforme (de 0,2 a 0,5 μm) en todos los sitios en que se encuentran. El microscopio electrónico ha demostrado que cada cilio posee un círculo periférico formado por nueve pares de microtúbulos (dobletes) y dos microtúbulos adicionales en el centro (Figura 32-9). Se han encontrado excepciones a esta disposición de $9 + 2$; por ejemplo en las colas

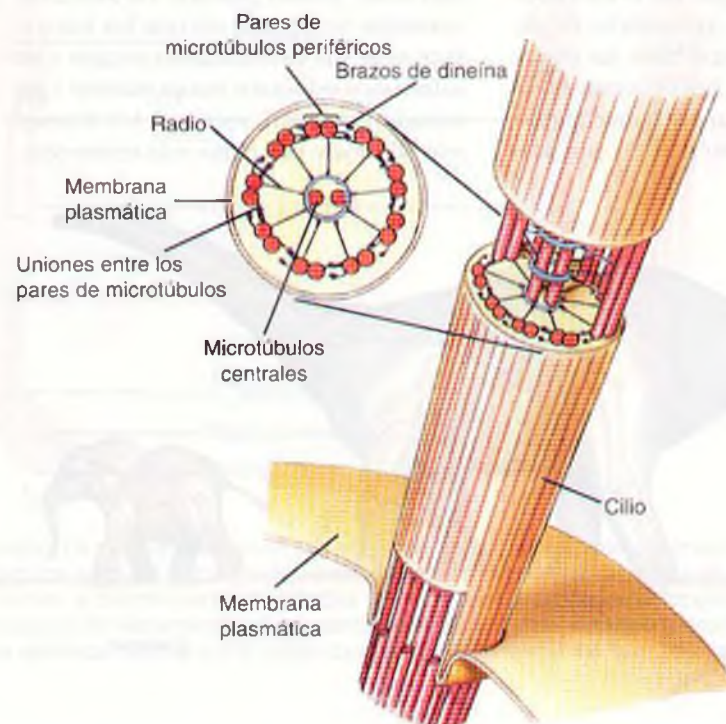
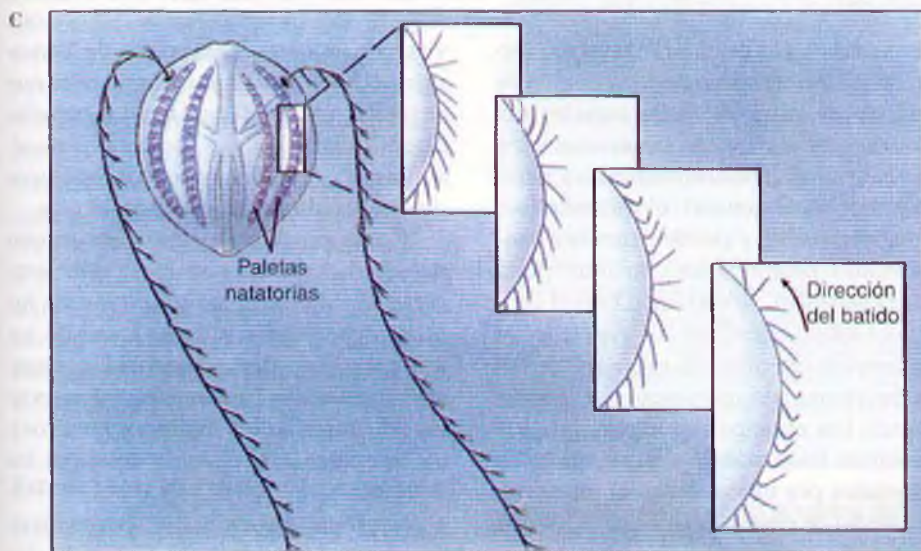
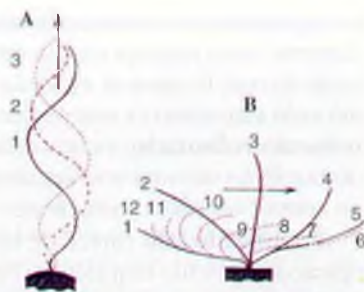


Figura 32-9

Sección transversal de un cilio, que muestra los microtúbulos y los elementos de conexión de la disposición $9 + 2$, típica tanto de los cilios como de los flagelos.

Figura 32-10

A. Batido ondulante de un flagelo, que impulsa el agua paralelamente al eje principal del propio flagelo. **B.** El cilio impulsa el agua en sentido paralelo con respecto a la superficie de la célula. **C.** Movimiento de los cilios de las paletas natatorias de un ctenóforo. Véase cómo las ondas de batido descienden por cada fila de peines, en dirección contraria al batido de los propios cilios. El movimiento de cada peine estimula el del peine siguiente, éste al siguiente, y así sucesivamente.



de los espermatozoides de los platelmintos, que únicamente tienen un microtúbulo central, o en las colas de los espermatozoides de las efémeras, que carecen de microtúbulo central. Cada microtúbulo está formado por una serie de subunidades proteicas de **tubulina**, que se disponen en espiral. Los dobletes periféricos están conectados entre sí y con el doblete central por medio de un complicado sistema de elementos de conexión. De cada doblete sale un par de brazos de otra proteína, la **dineína**. Los brazos de dineína, que actúan como puentes de conexión entre dobletes contiguos, funcionan como si se tratase de «carrioles de deslizamiento» para los microtúbulos.

Un **flagelo** es una estructura con aspecto de látigo, mucho más largo que un cilio y por lo general presente, de forma aislada o en número reducido, en el extremo de una célula. Se encuentran en los protistas flagelados, en los espermatozoides de los animales y en las esponjas. La principal diferencia entre un cilio y un flagelo es su forma de batir y no su estructura, ya que internamente ambos son muy parecidos. Un flagelo bate

de manera simétrica, con ondulaciones serpentiformes, de tal forma que el agua se propulsa paralelamente con respecto al eje principal del flagelo. Por el contrario, un cilio bate asimétricamente, de manera que da un golpe fuerte en una dirección, seguido por un movimiento lento de recuperación en el que el cilio se dobla a medida que vuelve a su posición original (Figura 32-10A). El resultado es que el agua es propulsada paralelamente a la superficie ciliada (Figura 32-10B).

Aunque el mecanismo del movimiento ciliar aún no se conoce totalmente, se sabe que los microtúbulos se comportan como «filamentos deslizantes» que se desplazan unos sobre otros de forma similar a como lo hacen los filamentos de los músculos esqueléticos de los vertebrados, que se describen a continuación. Diversas evidencias ponen de manifiesto que, durante la contracción, los brazos de dineína se enlazan al doblete contiguo, pivotan y se liberan, repitiéndose el ciclo sucesivas veces. Este movimiento cíclico de los cientos de miles de brazos de dineína que hay entre los dobletes periféricos, hace que los dobletes se deslicen unos sobre otros, de manera bastante uni-

forme. Los elementos de conexión de los radios y puentes entre dobletes hacen que el movimiento de deslizamiento de éstos se convierta en un movimiento de curvatura del cilio o flagelo.

MOVIMIENTO MUSCULAR

Las células musculares denominadas fibras, son las que presentan el máximo desarrollo de los tejidos contráctiles. Aunque por sí mismas sólo pueden realizar trabajo por medio de contracciones, y no pueden alargarse activamente, pueden en cambio disponerse de tantas formas y combinaciones diferentes, que hacen posible casi cualquier tipo de movimiento.

Tipos de músculos en los vertebrados

Normalmente los músculos de los vertebrados se clasifican en función de la apariencia de las células musculares (fibras) cuando se ven con un microscopio lumínico. El **músculo estriado** tiene un aspecto rayado transversalmente (estriado), con bandas alternas claras y oscuras (Figura 32-11A). Se pueden diferenciar dos tipos de músculos estriados: **esquelético** y **cardíaco**. Un tercer tipo es el **músculo liso** (o visceral), que carece de las bandas alternas características del músculo estriado.

El músculo esquelético generalmente se presenta en forma de paquetes o grupos compactos de fibras (Figura 32-11A). Se denomina músculo esquelético porque está anclado a elementos esqueléticos, y es responsable de los movimientos del tronco, apéndices, órganos respiratorios, ojos, piezas bucales, etc. Las **fibras** de los músculos esqueléticos son muy largas y de forma cilíndrica, y están formadas por células multinucleadas, que pueden llegar desde un extremo del músculo hasta el contrario. Están empaquetadas en haces denominados **fascículos** (L. *fasciculus*, paquete pequeño), que están rodeados por un tejido conjuntivo resistente. Los fascículos, a su vez, se agrupan para formar **músculos** como tales, rodeados a su vez por una delgada capa de tejido conjuntivo. La mayoría de los músculos esqueléticos están afilados en sus extremos, a través de los cuales, y por medio de tendones, están unidos a los huesos. Otros, como los músculos abdominales ventrales, tienen forma de láminas planas.

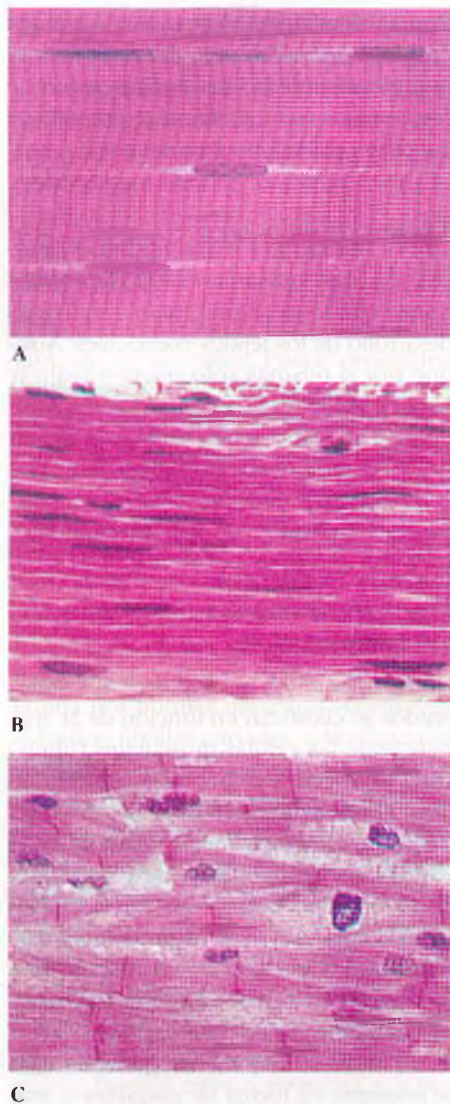


Figura 32-11

Micrografías de los distintos tipos de músculo en los vertebrados. **A**, Músculo esquelético (humano) en el que se pueden apreciar varias fibras (células) estriadas, juntas. **B**, Músculo liso (humano) en el que se ve la ausencia de estriación. Nótese los núcleos alargados de estas fibras. **C**, Músculo cardíaco (mono). Obsérvense las barras verticales, denominadas discos intercalares, que unen los extremos de fibras adyacentes.

En la mayoría de los peces y los anfibios, y hasta cierto punto también en los reptiles, los músculos están organizados de forma segmentaria y alternados con las vértebras. Los músculos esqueléticos de los demás vertebrados, al subdividirse, fusionarse o alterarse, han dado lugar a músculos especializados muy adecuados para el movimiento de las extremidades articuladas, lo que está muy relacionado con la locomoción en la tierra. El músculo

esquelético se contrae poderosa y rápidamente, pero se fatiga mucho más deprisa de lo que lo hace el músculo liso. El músculo esquelético a veces se denomina **músculo voluntario**, ya que está inervado por fibras motoras y se encuentra bajo un control encefálico consciente.

El **músculo liso** carece de las estrías típicas del músculo esquelético (Figura 32-11B). Las células son largas, afiladas en los extremos, y cada una de ellas posee un único núcleo. Las células del músculo liso están dispuestas como bandas o láminas musculares que rodean las paredes del tubo digestivo, los vasos sanguíneos y los conductos respiratorios, urinarios y genitales. Por regla general, el músculo liso actúa lentamente y puede mantener contracciones prolongadas con muy poco gasto energético. Se encuentra bajo el control del sistema nervioso autónomo; así, y a diferencia del músculo esquelético, sus contracciones son involuntarias e inconscientes. Las principales funciones de los músculos lisos son desplazar diversos materiales por tubos, como el intestino, por medio de contracciones activas, o bien regulando el diámetro de dichos tubos, mediante contracciones sostenidas, tal y como sucede en los vasos sanguíneos.

El aparentemente incansable músculo del corazón de los vertebrados, **músculo cardíaco**, combina ciertas características de los músculos esqueléticos y lisos (Figura 32-11C). Actúa rápidamente y está estriado, como el esquelético, pero las contracciones se encuentran bajo un control autónomo e involuntario, como las de los músculos lisos. De hecho, los nervios autónomos que controlan al corazón solamente pueden acelerar, o disminuir, el ritmo cardíaco. El latido del corazón se origina en el propio y especializado músculo cardíaco, y el corazón continúa latiendo incluso después de que todos los nervios autónomos hayan sido seccionados (la excitación del corazón se describe en la p. 684). El músculo cardíaco está formado por pequeñas células uninucleadas, muy juntas unas a otras, pero independientes.

Tipos de músculos de los invertebrados

Los músculos lisos y estriados también son característicos de los invertebrados, pero existen muchas variaciones de

ambos tipos, e incluso hay casos en los que las características estructurales y funcionales de estos dos tipos de músculos se encuentran combinadas. El músculo estriado aparece en grupos de invertebrados tan diferentes como los cnidarios y los artrópodos. Las fibras musculares más gruesas que se conocen, aproximadamente 3 mm de diámetro y 6 cm de longitud, son las de los percebes gigantes y las del cangrejo rey de Alaska, que viven en las costas del Pacífico de Norteamérica. Estas células son tan grandes que se prestan muy bien para realizar con ellas estudios fisiológicos y, como es natural, son muy populares entre los fisiólogos dedicados al estudio de los músculos.

No es posible en este corto repaso describir adecuadamente la enorme diversidad de la estructura y función de los músculos en el vasto conjunto de los invertebrados. Mencionaremos solamente dos extremos funcionales: los músculos aductores de los moluscos bivalvos y los músculos para el vuelo rápido de los insectos.

Los músculos de los moluscos bivalvos están formados por fibras de dos tipos: unas son estriadas, y pueden contraerse rápidamente, permitiendo al bivalvo cerrar de golpe sus valvas cuando se le molesta. Las vieiras utilizan estas fibras musculares «rápidas» para *nadar* de forma característica (Figura 17-24B, p. 338). El segundo tipo de músculos son los lisos, capaces de contracciones lentas, pero prolongadas. Utilizando estas fibras, un bivalvo puede mantener sus valvas firmemente cerradas durante horas o incluso durante días. Tales músculos aductores utilizan muy poca energía metabólica y reciben un número extremadamente bajo de impulsos nerviosos para mantenerse en estado activado. El estado contraído ha sido comparado a un «mecanismo de cierre», que implica algún tipo de cruce estable entre las proteínas contráctiles de las fibras. Sin embargo, y a pesar de exhaustivas investigaciones, todavía existen muchas cuestiones no aclaradas sobre cómo funciona este mecanismo aductor.

Los músculos de algunos insectos voladores son virtualmente la antítesis funcional de los músculos lentos y poderosos de los bivalvos. Las alas de algunas moscas pequeñas actúan con frecuencias superiores a los 1000 batidos por segundo. El denominado **músculo fibrilar**,

que se contrae a estos ritmos increíbles (mucho mayores incluso que los de los músculos más activos de los vertebrados), presenta características exclusivas. Tiene una extensibilidad muy limitada, es decir, el sistema de palanca del ala está dispuesto de tal forma que los músculos apenas se acortan durante cada movimiento descendente de las alas. Es más, los músculos y las alas funcionan como un sistema de oscilaciones rápidas dentro de un tórax elástico (Figura 21-12, p. 415). Como los músculos rebotan elásticamente y son activados por extensión durante el vuelo, sólo reciben impulsos periódicos a intervalos distanciados, en lugar de recibir un impulso por contracción; un impulso de refuerzo por cada 20 ó 30 contracciones es suficiente para mantener todo el sistema en funcionamiento. Los músculos del vuelo de los insectos se describen con más detalle en el Capítulo 21 (p. 414).

Estructura del músculo estriado

Como hemos mencionado anteriormente, el músculo estriado se denomina así debido a las bandas periódicas, claramente visibles al microscopio óptico, que atraviesan las fibras musculares. Cada célula muscular, o **fibra**, se presenta como un cilindro plurinucleado, que contiene numerosas **miofibrillas** empaquetadas y rodeadas por la membrana celular, el **sarcolema** (Figura 32-12). Cada miofibrilla posee dos tipos de **miofilamentos**: unos filamentos gruesos compuestos por la proteína **miosina**, y otros más delgados constituidos por la proteína **actina**. Estas son, de hecho, las proteínas contráctiles del músculo. Los filamentos finos se mantienen unidos por una estructura densa denominada línea Z. La unidad funcional de la miofibrilla, el **sarcómero**, se extiende entre líneas Z sucesivas. Estas relaciones están esquematizadas en la Figura 32-12.

Cada filamento grueso está constituido por moléculas de miosina agrupadas en forma de un haz alargado (Figura 32-13). Cada molécula de miosina está compuesta por dos cadenas polipeptídicas, cada una de ellas con una «cabeza» en forma de palo de golf. Alineadas como se encuentran en un haz para formar un filamento grueso, las cabezas dobles de cada molécula de miosina se disponen

El tejido muscular en el hombre se desarrolla antes del nacimiento y la dotación de fibras de músculo esquelético de un recién nacido se corresponde con las que tendrá durante toda su vida. Aunque un levantador de pesas y una niña tengan el mismo número de músculos, los de él serán varias veces más fuertes que los de ella, ya que la realización reiterada de una serie de ejercicios intensos y de corta duración habrá inducido la síntesis de filamentos adicionales de actina y de miosina. Cada fibra muscular se habrá hipertrofiado, haciéndose más grande y fuerte. Los ejercicios de resistencia provocan una respuesta bien distinta. Las fibras no se hacen más fuertes, sino que desarrollan más mitocondrias y acumulan más mioglobina, haciéndose así más adecuadas para soportar una tasa elevada de fosforilación oxidativa. Estos cambios, junto con el desarrollo de más capilares al servicio de los músculos, ayudan a que aumente la capacidad para soportar una actividad durante mucho tiempo.

hacia fuera con respecto al centro del filamento. Estas cabezas actúan como puentes moleculares que interactúan con los filamentos finos durante la contracción.

Los filamentos delgados son más complejos, ya que están formados por tres proteínas diferentes. El componente principal de estos filamentos finos es una doble cadena de la proteína actina, retorcida para formar una doble hélice. Rodeando al filamento de actina se encuentran dos delgados filamentos de otra proteína, la **tropomiosina**, que se sitúan cerca de los surcos entre los filamentos de actina. Cada filamento de tropomiosina también se presenta como una doble hélice, como se muestra en la Figura 32-13C.

La tercera proteína de los filamentos finos es la **troponina**, un complejo de tres proteínas globulares que se sitúan a intervalos regulares a lo largo del filamento. La troponina es un «conmutador» dependiente del calcio, que actúa como el punto de control en el proceso de la contracción.

La contracción muscular y el modelo de los filamentos deslizantes

En la década de 1950, los fisiólogos ingleses A. F. Huxley y H. E. Huxley propu-

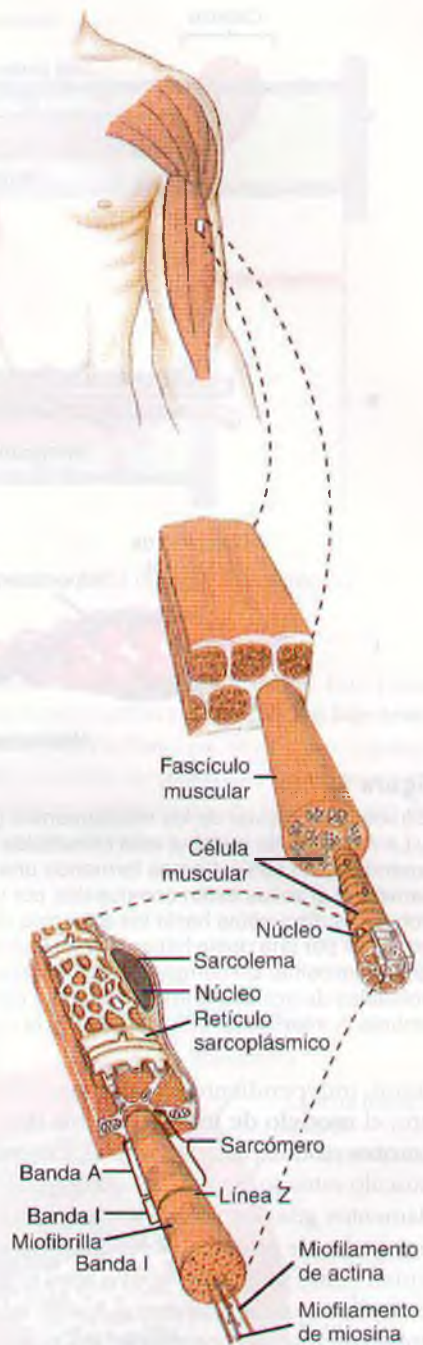


Figura 32-12

Estructura del músculo esquelético de los vertebrados desde el nivel macroscópico hasta el molecular. Un músculo esquelético (*arriba*) está formado por miles de fibras multinucleadas (*centro*), cada una de las cuales contiene miles de miofibrillas (*abajo*). Cada miofibrilla está formada por numerosos filamentos gruesos (miosina) y delgados (actina), que se deslizan unos sobre otros para que el músculo se acorte durante la contracción. El retículo sarcoplásmico es una red de túbulos que están rodeando a las miofibrillas, y que sirve como un sistema de comunicación para hacer llegar la despolarización hasta los filamentos que hay en el interior de una fibra muscular.

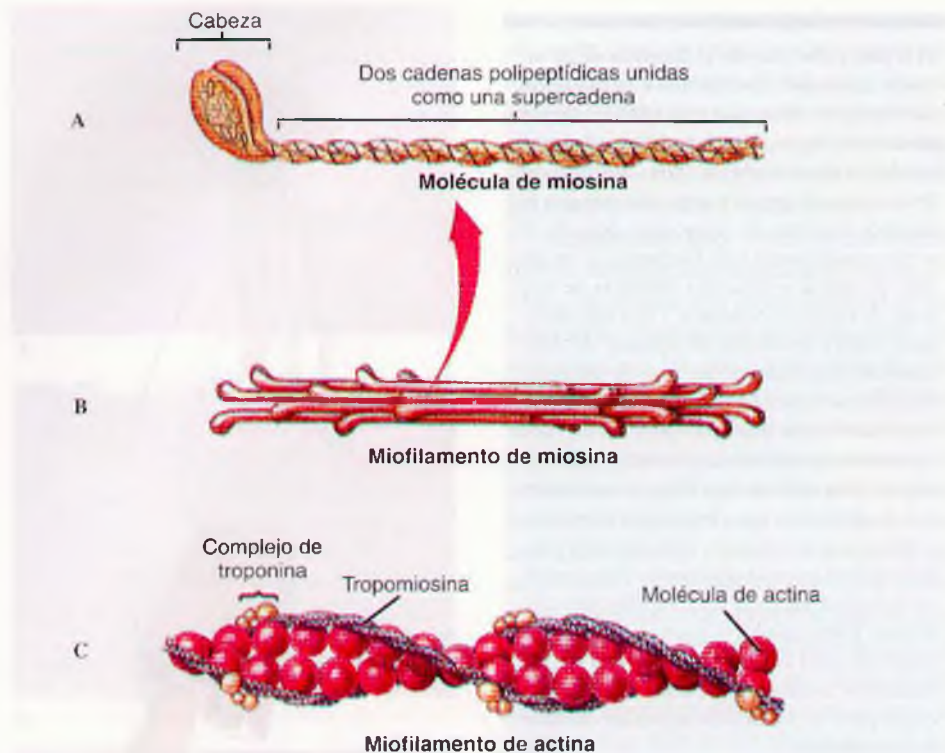


Figura 32-13

Estructura molecular de los miofilamentos gruesos y delgados del músculo esquelético. **A.** La molécula de miosina está constituida por dos polipéptidos enrollados entre sí, y expandidos en sus extremos formando una especie de cabezas globulares. **B.** Los filamentos gruesos están compuestos por un haz de moléculas de miosina con las cabezas globulares dispuestas hacia los extremos del filamento. **C.** Los filamentos delgados están formados por una doble hélice de moléculas de actina, rodeadas por un par de filamentos de tropomiosina. Un complejo globular proteico, la troponina, aparece apareado cada siete moléculas de actina. La troponina actúa como un conmutador dependiente del calcio que controla la interacción entre la actina y la miosina.

sieron, independientemente el uno del otro, el **modelo de los filamentos deslizantes** para explicar la contracción del músculo estriado. Según este modelo, los filamentos gruesos y finos están unidos por medio de puentes moleculares que actúan como puntos de apoyo para que se deslicen unos filamentos sobre los otros. Durante la contracción, los puentes situados sobre los filamentos gruesos oscilan rápidamente hacia atrás y hacia delante, de forma alternada, anclándose y soltándose de unas zonas receptoras especiales situadas sobre los filamentos delgados. Al hacer esto, los filamentos delgados se deslizan sobre los gruesos. A medida que la contracción continúa, las líneas Z se van acercando progresivamente entre sí (Figura 32-14). De esta manera, el sarcómero se acorta. Y ya que todos los sarcómeros de un músculo se acortan al mismo tiempo, el resultado es una contracción de éste. La relajación del músculo es un proceso pasivo. Cuando

los puentes de unión entre los filamentos gruesos y finos se sueltan, el sarcómero queda libre para poder alargarse. Esto requiere un cierto esfuerzo, que por regla general es proporcionado por músculos antagonistas o por la fuerza de la gravedad.

Control de la contracción

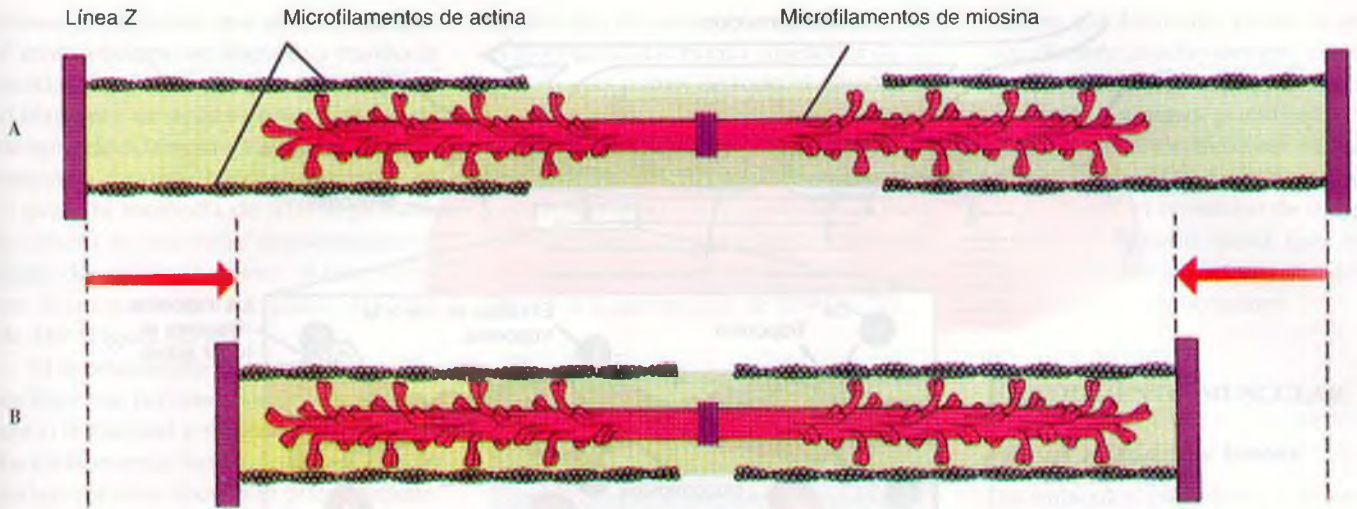
Los músculos se contraen como respuesta ante un estímulo nervioso. Si se daña el nervio que va hasta un músculo, éste se **atrofia**, e incluso termina perdiéndose. Las fibras musculares esqueléticas están inervadas por neuronas motoras, cuyos cuerpos celulares se encuentran en el interior de la médula espinal. Del cuerpo celular de cada neurona sale un axón motor, que abandona la médula espinal y se dirige por uno de los nervios periféricos hacia un músculo, subdividiéndose en muchas ramas terminales, cada una de las cuales inerva a una única fibra

muscular. Dependiendo del tipo de músculo, un axón motor puede inervar sólo tres o cuatro fibras musculares (esto sucede cuando se necesita un control preciso, por ejemplo en los músculos que controlan el movimiento de los ojos), o puede llegar a inervar unas 2000 fibras musculares (lo que sucede donde no se necesita un control tan preciso, como en los músculos posturales de la espalda). Cada neurona motora y la fibra muscular por ella inervada constituyen lo que se denomina **unidad motora**, la unidad funcional de los músculos esqueléticos. Cuando una neurona motora se excita, el potencial de acción se transmite a todas las fibras de la unidad motora que, al recibir el estímulo, se contraen simultáneamente. La fuerza total ejercida por un músculo depende del número de unidades motoras activadas. El control preciso de un movimiento se consigue variando el número de unidades motoras que se excitan en un momento determinado. El aumento en la intensidad de una contracción muscular se consigue incrementando el número de unidades motoras que entran en juego; a esto es a lo que se denomina **reclutamiento** de unidades motoras.

La unión mioneural

El punto en el que un axón nervioso termina sobre una fibra muscular es lo que se denomina **unión mioneural** (Figura 32-15). En esta unión hay un pequeño **hueco sináptico**, el espacio que separa mínimamente la fibra nerviosa y la muscular. En la neurona, cerca de estos puntos de unión, se almacena una sustancia química, la **acetilcolina**, en unas pequeñas vesículas conocidas como **vesículas sinápticas**. La acetilcolina se libera cuando llega un impulso nervioso a la sinapsis. Esta sustancia es un transmisor químico, que se difunde por el espacio sináptico y actúa sobre la membrana de la fibra muscular, generando una despolarización eléctrica. Ésta se transmite rápidamente a lo largo de la fibra muscular, provocando una contracción. Así, la sinapsis es un puente químico especial que relaciona las actividades eléctricas de los nervios y de las fibras musculares.

Los músculos esqueléticos de los vertebrados poseen un desarrollado sistema

**Figura 32-14**

Modelo de los filamentos deslizantes, que muestra el modo de interacción entre los filamentos gruesos y finos durante la contracción. A, Músculo relajado. B, Músculo contraído.

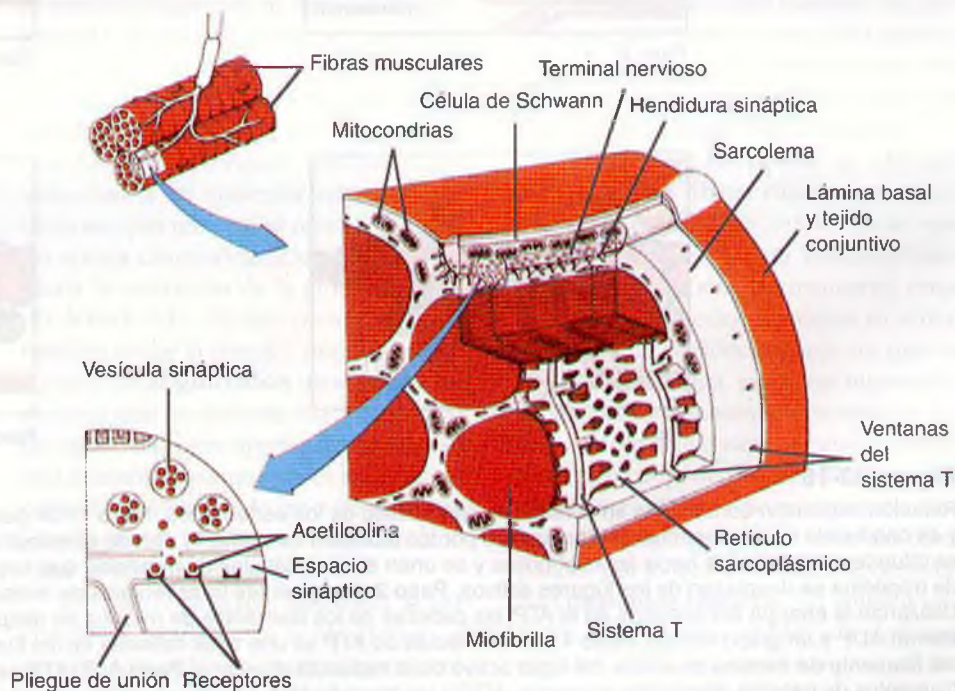
de conducción que sirve para transmitir la despolarización desde la unión mioneural hasta los filamentos empaquetados en el interior de las fibras musculares. A lo largo de la superficie del sarcolema hay una gran cantidad de invaginaciones que se extienden hacia el interior de la fibra muscular, formando un complejo de túbulos en el interior de ésta. Esto se conoce como **sistema-T** (Figura 32-15). El sistema-T está en comunicación con el **retículo sarcoplásmico**, un sistema de canales llenos de líquido, que se sitúan paralelos a los miofilamentos. El sistema está extraordinariamente desarrollado para acelerar la despolarización eléctrica desde una unión mioneural hasta los miofilamentos del interior de la fibra muscular.

Relación excitación-contracción

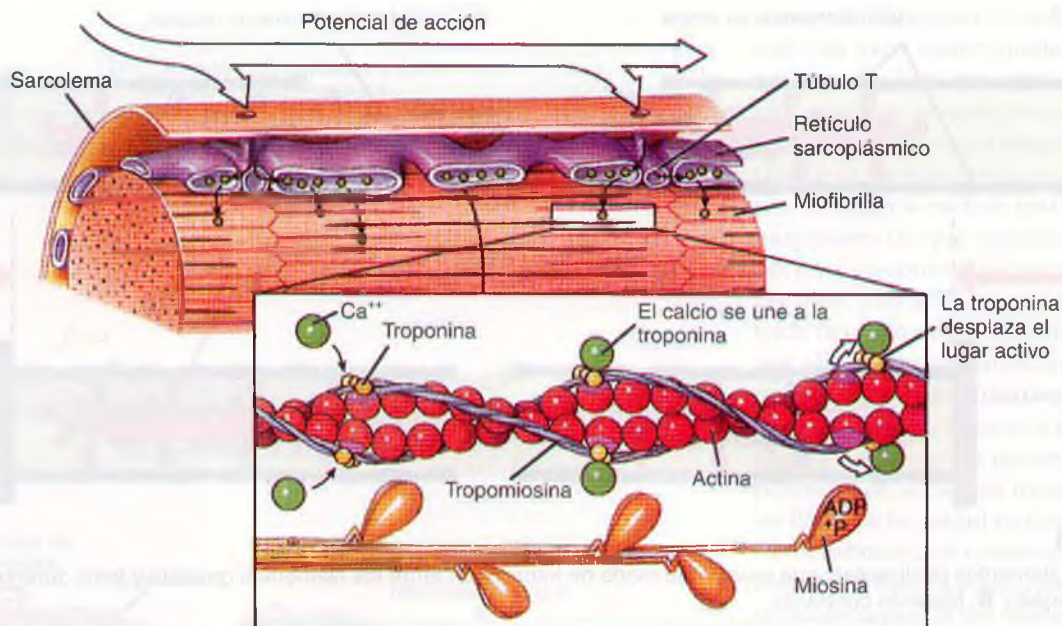
¿Cómo activa la despolarización eléctrica el proceso de la contracción? En el músculo no estimulado, en reposo, no se produce ningún acortamiento porque las delgadas fibras de tropomiosina yacen sobre el filamento de actina en una posición que impide a las cabezas de miosina anclarse a la actina. Cuando el músculo es estimulado y la despolarización eléctrica alcanza al retículo sarcoplásmico que rodea a las fibrillas, se desprenden iones de calcio (Figura 32-16). Parte del calcio se une a la troponina, la proteína de control, que inmediatamente sufre unos cambios de conformación que permiten a la

tropomiosina moverse de su posición de bloqueo, dejando así al descubierto los lugares activos sobre los miofilamentos de actina. Las cabezas de miosina se adhieren entonces en estos puntos, formando unos puentes de unión entre los

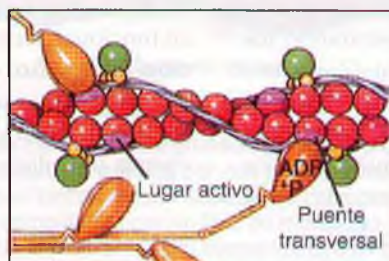
miofilamentos finos y gruesos. Esto pone en funcionamiento el **ciclo anclaje-tracción-liberación**, que se produce siguiendo una serie de pasos tal y como se representa en la Figura 32-16. La liberación de energía de enlace desde el ATP activa las

**Figura 32-15**

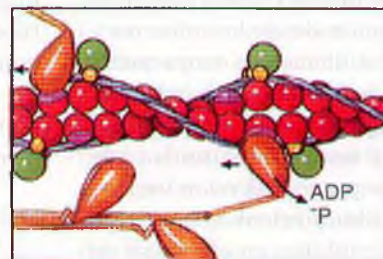
Sección del músculo esquelético de los vertebrados, que muestra la sinapsis nervio-músculo (unión mioneural), el retículo sarcoplásmico y los túbulos transversales de conexión (sistema T). La llegada de un impulso nervioso hasta la sinapsis provoca la liberación de acetilcolina en la hendidura sináptica (detalle inferior). La unión de las moléculas transmisoras a los receptores provoca la despolarización de la membrana. Ésta se extiende, a través del sarcolema, por el sistema T y hasta el retículo sarcoplásmico, donde una rápida liberación de calcio activa la maquinaria contráctil de la miofibrilla.



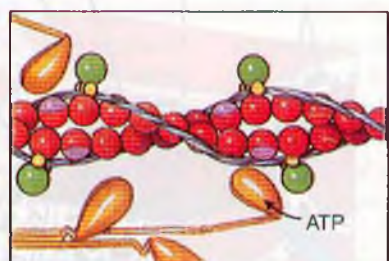
Paso 1:



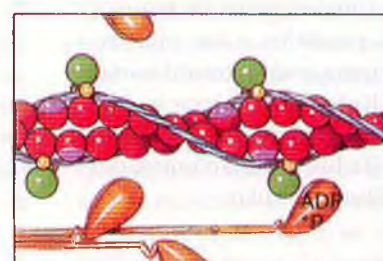
Paso 2:



Paso 3:



Paso 4:



Paso 5:

Figura 32-16

Relación excitación-contracción en el músculo esquelético de los vertebrados. **Paso 1:** Un potencial de acción se propaga por el sarcolema y es conducido hacia el retículo sarcoplásmico por los túbulos T (sistema T). Desde el retículo sarcoplásmico se liberan iones de calcio que se difunden rápidamente hacia las miofibrillas y se unen a las moléculas de troponina que hay sobre las moléculas de actina. Las moléculas de troponina se desplazan de los lugares activos. **Paso 2:** Los puentes transversales de miosina se unen a los lugares activos. **Paso 3:** Utilizando la energía almacenada en el ATP, las cabezas de los filamentos de miosina se desplazan hacia el centro del sarcómero. Se liberan ADP y un grupo fosfato. **Paso 4:** Otra molécula de ATP se une a las cabezas de los filamentos de miosina; esto hace que la cabeza del filamento de miosina se suelte del lugar activo de la molécula de actina. **Paso 5:** El ATP se desdobra a nivel de las cabezas de los filamentos de miosina, liberándose energía, ADP y un grupo fosfato. El ciclo se repite varias veces, mientras haya calcio presente, que es el responsable de la apertura de los lugares activos de las moléculas de actina.

cabezas de miosina, que giran 45 grados; al mismo tiempo se libera una molécula de ADP. Ésta es la energía que desplaza al filamento de actina por una distancia de aproximadamente 10 nm; el desplazamiento continúa hasta el momento en el que otra molécula de ATP llega hasta la cabeza de miosina, desactivando el punto de anclaje. Por tanto, el ciclo necesita de un suministro energético en forma de ATP (Figura 32-16).

El acortamiento continuará mientras los impulsos nerviosos sigan llegando a la unión mioneural y en los alrededores de los miofilamentos haya calcio libre. El ciclo anclaje-tracción-liberación puede repetirse una y otra vez, a un ritmo de 50 a 100 veces por segundo, desplazándose así los filamentos gruesos y finos, unos sobre los otros. Aunque la longitud que cada sarcómero puede acortarse es muy pequeña, esta distancia se multiplica por los miles de sarcómeros que hay de extremo a extremo de una fibra muscular. Como resultado, una contracción muscular fuerte puede representar un acortamiento de aproximadamente un tercio de la longitud de ese músculo en estado de reposo.

Cuando la estimulación cesa, el calcio es bombeado rápidamente hacia el interior del retículo sarcoplásmico. La tropomiosina recupera su forma original, la tropomiosina se desplaza hasta la posición de bloqueo sobre la actina y el músculo se relaja.

Energía para la contracción

El ATP (adenosín trifosfato) es la fuente inmediata de energía para los músculos, pero normalmente la cantidad disponible no puede mantener una contracción más que durante una fracción de segundo. Sin embargo, el músculo de los vertebrados contiene una reserva mucho mayor de fosfato de alta energía, el fosfato de creatina. Este compuesto contiene incluso más energía de enlace que el propio ATP (p. 67) y, por tanto, puede transferir su energía al ADP para formar ATP.



Las reservas de fosfato de creatina se consumen rápidamente en un músculo que se contrae velozmente, y deben ser restituidas a través de la oxidación de hidratos de carbono. La principal reserva

de hidratos de carbono en el músculo es el glucógeno. De hecho, alrededor de las tres cuartas partes de todo el glucógeno del cuerpo está almacenado en los músculos (la mayor parte del resto se almacena en el hígado). El glucógeno puede ser convertido rápidamente en glucosa-6-fosfato, la primera etapa de la glucólisis, que conduce a la respiración en las mitocondrias y a la generación de ATP (p. 72).

El fosfato de creatina, el compuesto de alta energía a partir del cual los vertebrados regeneran ATP durante la contracción muscular, está sustituido en la mayoría de los invertebrados por el fosfato de arginina. Ni el fosfato de creatina ni el fosfato de arginina pueden acumularse en cantidades suficientes como para poder soportar una contracción más que por unos pocos segundos; las contracciones sostenidas dependen, en última instancia de los «combustibles»: los hidratos de carbono y las grasas.

Si la contracción muscular no es demasiado vigorosa, ni demasiado prolongada, la glucosa puede ser totalmente oxidada, para formar agua y dióxido de carbono, a través del **metabolismo aerobio**. Sin embargo, durante un ejercicio fuerte o prolongado, aunque el flujo sanguíneo a los músculos aumenta rápidamente con relación al nivel de reposo, no aporta oxígeno suficiente para completar la oxidación de la glucosa. Cuando ocurre esto, el mecanismo de contracción recibe la energía, principalmente, a partir de la **glucólisis anaerobia**, un proceso que no necesita oxígeno (p. 73). La capacidad para aprovecharse de esta ruta anaerobia, aunque no es tan eficiente como la aerobia, es de gran importancia; sin ella, todos los tipos de ejercicio muscular intenso serían imposibles.

Durante la glucólisis anaerobia, la glucosa se degrada hasta ácido láctico, al tiempo que se libera energía, que se utiliza para resintetizar el fosfato de creatina, que a su vez pasa la energía al ADP para formar ATP. El ácido láctico se acumula en el músculo y se difunde rápidamente en la circulación general. Si el ejercicio muscular continúa, el acúmulo de ácido láctico causa inhibición enzimática y fatiga. Por tanto, la ruta anaerobia tam-

bién es autolimitante, ya que si se continúa durante mucho tiempo, conduce al agotamiento. Los músculos entran en **deuda de oxígeno**, puesto que el ácido láctico acumulado debe ser oxidado por oxígeno extra. Después de un período de ejercicio, el consumo de oxígeno se mantiene elevado hasta que todo el ácido láctico ha sido oxidado o reutilizado para formar glucógeno.

RENDIMIENTO MUSCULAR

Fibras rápidas y lentas

Los músculos esqueléticos de los vertebrados poseen más de un tipo de fibras. Algunos músculos poseen un elevado porcentaje de **fibras lentas**, que están especializadas en las contracciones lentas y sostenidas sin que se produzca fatiga muscular. Estas fibras lentas son importantes para mantener la postura en los vertebrados terrestres. En ocasiones estos músculos se denominan **músculos rojos**, ya que en ellos el riego sanguíneo es bastante elevado, hay una gran densidad de mitocondrias para suministrar ATP, y también tienen almacenada bastante mioglobina que sirve como reserva de oxígeno, todo lo cual da a estos músculos un color rojizo. La «carne oscura» de los muslos de pollo es un ejemplo bien conocido.

Otros músculos tienen un elevado porcentaje de **fibras rápidas**, también conocidas como fibras espasmódicas, que son capaces de realizar contracciones rápidas y poderosas. Normalmente, estos músculos no pueden mantener su actividad durante períodos largos sin que se produzca su fatiga, pero son imprescindibles para los movimientos rápidos. Ya que carecen de un riego sanguíneo abundante, así como de una elevada densidad de mitocondrias y de mioglobina, los músculos rápidos suelen tener un color pálido, por lo que a menudo se denominan **músculos blancos**. Sin embargo no todos los músculos rápidos son similares. Algunos animales, como los perros o los ungulados, son capaces de estar corriendo durante mucho tiempo, ya que poseen músculos con un alto porcentaje de fibras rápidas con un elevado poder de oxidación y un eficaz suministro sanguíneo. Estos músculos trabajan en condiciones aerobias. Sin embargo, los felinos poseen músculos para la carrera consti-

tuidos exclusivamente por fibras rápidas que trabajan en condiciones anaerobias. Durante una persecución, tales músculos van acumulando una enorme deuda de oxígeno, de la que se recuperan después de la persecución. Por ejemplo, un guepardo, tras una persecución a gran velocidad que dura menos de un minuto, ha de permanecer jadeando vigorosamente durante 30 o 40 minutos hasta que la deuda de oxígeno sea eliminada.

Importancia de los tendones en el almacenamiento de energía

Cuando los mamíferos andan o corren, una parte de la energía cinética se almacena, paso tras paso, en forma de una tensión elástica de los tendones. Así por ejemplo, durante la carrera, el tendón de Aquiles se va estirando por la combinación de la fuerza del peso del cuerpo sobre el pie y la contracción de los músculos de la pantorrilla, extendiendo el pie cuando estos músculos aún están contraídos, lo que hace que la pierna se desplace hacia delante (Figura 32-17). Un caso extremo de esto son los saltos de los canguros, que se puede decir que botan sobre dichos tendones, utilizando la fuerza de la gravedad. Este tipo de movimiento requiere menos cantidad de energía que

si en cada paso únicamente se fuesen alternando las contracciones y relajaciones de los músculos.

En el Reino Animal hay muchos ejemplos de almacenamiento elástico de energía. Lo utilizan los saltamontes y las pul-

gas en sus saltos, también lo emplean los insectos voladores al batir sus alas, los moluscos bivalvos en su ligamento, y muchos mamíferos grandes en su tendón dorsal (ligamento nuchal) para mantener erguida la cabeza.

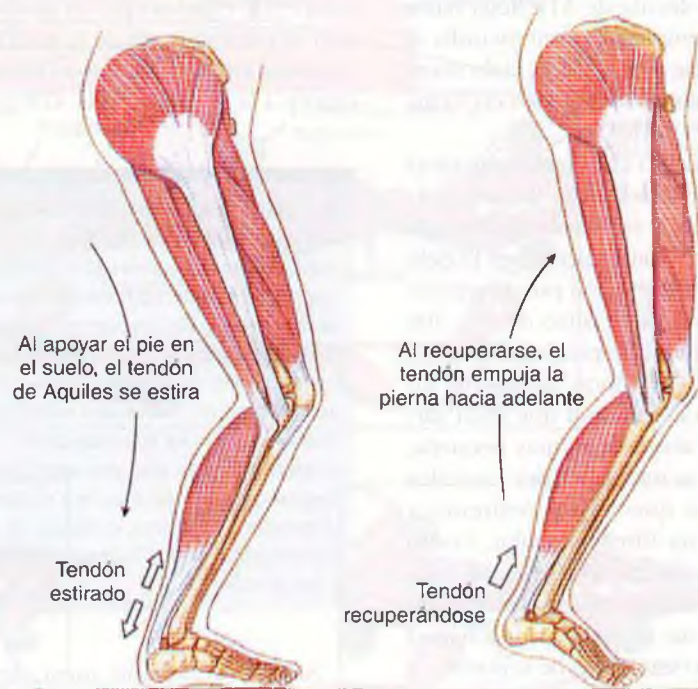


Figura 32-17

Almacenamiento de energía en el tendón de Aquiles de la pierna del hombre. Durante la carrera, el tendón de Aquiles se estira cuando el pie contacta con el suelo, almacenándose energía cinética que a continuación es liberada haciendo que la pierna se desplace hacia delante.

Resumen

Todo animal está rodeado por una cubierta protectora, el tegumento, que puede ser tan simple como la delgada membrana de una ameba, o tan complejo como la piel de un mamífero. El exoesqueleto de los artrópodos es el tegumento más complejo de los invertebrados; consiste en una cutícula de dos capas, secretada por una epidermis monoestratificada. Puede endurecerse por calcificación o por esclerotización, y debe ser mudada periódicamente para permitir el crecimiento corporal. El tegumento de los vertebrados está formado por dos capas: la epidermis, que origina distintos derivados, como el pelo, las plumas o las garras, y la dermis, que soporta y nutre a la epidermis. También es el origen de derivados óseos, como las escamas de los peces y las astas de los ciervos.

El color del tegumento puede ser de dos tipos: color estructural, producido por la refracción o dispersión de la luz por partículas del tegumento, y color pigmentario, producido por pigmentos que generalmente están contenidos en células pigmentarias especiales (cromatóforos).

Los esqueletos son los sistemas de soporte, y pueden ser hidrostáticos o rígidos. Los esqueletos hidrostáticos de diversos grupos de invertebrados de cuerpo blando dependen de los músculos de la pared del cuerpo que se contraen contra un líquido interno, incompresible y de volumen constante. De forma parecida, los músculos hidrostáticos, como los de la lengua de los mamíferos y los reptiles, y los de la trompa de los elefantes, están basados en paquetes de musculatura dispuestos de forma compleja para poder producir movimiento sin ningún tipo de soporte esquelético ni ninguna cavidad llena de líquido. Los esqueletos rígidos han evolucionado con músculos anclados a ellos, que actúan junto con su soporte esquelético para producir movimiento. Los artrópodos tienen un esqueleto externo, que debe ser periódicamente mudado para permitir que el animal crezca. Los vertebrados desarrollaron un esqueleto interno, un amazon formado por cartilago o por hueso, que puede ir creciendo a medida que lo hace el animal, y que, en el

caso del hueso, también sirve como reserva de calcio y de fósforo.

El movimiento de los animales, bien sea en forma de corrientes citoplasmáticas, movimientos ameboides, o como contracciones de una masa muscular bien estructurada, depende de una serie de proteínas contráctiles especiales. Las más importantes son las del sistema actina-miosina, que normalmente está organizado en forma de filamentos alargados, gruesos y delgados, que se deslizan unos sobre otros durante la contracción. Cuando un músculo es estimulado, se produce una despolarización eléctrica, que es conducida hacia el interior de las fibras musculares a través del retículo sarcoplásmico, produciéndose una liberación de calcio. El calcio se une al complejo proteínico de la troponina, que está asociada con el filamento delgado de actina. Esto causa un cambio en la tropomiosina, que desbloquea su posición de reposo y permite a las cabezas de miosina formar puentes de unión con el filamento de actina. «Ali-

mentadas» por el ATP, las cabezas de miosina se desplazan hacia atrás y hacia delante, tirando de los filamentos gruesos y delgados que se deslizan unos sobre los otros. La energía de los enlaces fosfato necesaria para que se produzcan contracciones es aportada por los

hidratos de carbono, que se almacenan bajo la forma de fosfato de creatina.

Los músculos esqueléticos de los vertebrados tienen diferentes porcentajes de fibras lentas, que se utilizan principalmente para mantener posturas que requieren de contracciones

musculares, y fibras rápidas, que son las que se emplean durante la locomoción. Los tendones son importantes para la locomoción, ya que en ellos se almacena energía cinética cuando se estiran en un período del ciclo locomotor, y esta energía es liberada en el siguiente estado.

Cuestionario

1. Describa la estructura del tegumento de los artrópodos y explique las diferencias en el endurecimiento de la cutícula en los crustáceos y en los insectos.
2. Distinga entre la epidermis y la dermis en el tegumento de los vertebrados y describa los derivados estructurales de estas dos capas.
3. ¿Cuál es la diferencia entre el color estructural y el color a base de pigmentos? ¿En qué se diferencian, estructural y funcionalmente, los cromatóforos de los vertebrados y los de los moluscos cefalópodos?
4. Explique de qué manera la piel humana se protege contra los efectos dañinos de los rayos ultravioletas del sol.
5. Explique qué es un esqueleto hidrostático y la forma en que es utilizado para la locomoción. ¿Qué son los músculos hidrostáticos? Cite algunos ejemplos de esqueletos y de músculos hidrostáticos.
6. ¿Qué es el cartilago hialino? Compare su distribución y función en los vertebrados inferiores y superiores.
7. ¿Cuál es la diferencia entre el hueso endocondral y el de membrana? ¿Y entre el hueso esponjoso y el compacto?
8. Comente el papel de los osteoclastos, los osteoblastos, la hormona paratiroidea y la calcitonina en el crecimiento del hueso.
9. Cite los principales componentes del esqueleto axial y del apendicular.
10. Explique la razón por la que la resistencia de los huesos tiene tendencia a aumentar según los animales terrestres van aumentando de tamaño. ¿Qué soluciones se han desarrollado para que los animales puedan ser más grandes, manteniéndose la resistencia del hueso en unos niveles seguros?
11. Describa la interacción entre el endoplasma y el ectoplasma en el movimiento ameboide.
12. Compare la estructura y función de los cilios y flagelos.
13. Describa las características estructurales y funcionales de cada uno de los tres tipos de músculos de los vertebrados.
14. ¿Qué características estructurales presentan los músculos lisos de los moluscos y los músculos fibrilares de los insectos, que no poseen los músculos de los vertebrados?
15. Explique cómo se contrae el músculo esquelético de acuerdo con la hipótesis de los filamentos deslizantes.
16. Describa las sucesivas etapas de la estimulación del músculo, explicando el papel de cada uno de los siguientes componentes: unidad motora, unión mioneural, acetilcolina, retículo sarcoplásmico, calcio, troponina y tropomiosina.
17. Describa las fuentes de energía, inmediata y de reserva, para la contracción muscular. ¿Bajo qué circunstancias se entra en deuda de oxígeno durante la contracción muscular?
18. ¿Cuál es la diferencia entre las fibras rápidas y lentas del músculo esquelético? ¿Por qué son importantes los tendones para aumentar la eficacia de la locomoción?

Bibliografía

Ver también la Bibliografía general de la Parte IV, p. 783

- Alexander, R. M. 1982. Locomotion in animals. New York, Chapman and Hall. *Tratado conciso con un punto de vista comparativo. Comienza con una discusión sobre «las fuentes del poder» y sigue con el tratamiento de los mecanismos y energías de la locomoción sobre la tierra, en el agua y en el aire. Nivel de estudiante.*
- Alexander, R. M. 1991. How dinosaurs ran. *Sci. Am.* **264**: 130-136 (April). *Los dinosaurios del Mesozoico ¿andaban lentamente o podían correr? El autor sugiere que eran unas formidables «máquinas» corredoras.*
- Alexander, R. M. 1992. The human machine. New York, Columbia University Press. *Describe todos los tipos de movimientos del cuerpo humano, como si se tratase de una máquina. Las ilustraciones están muy bien elegidas.*

- Caplan, A. J. 1984. Cartilage. *Sci. Am.* **251**:84-94 (Oct.). *Sobre la estructura, desarrollo y envejecimiento del cartilago de los vertebrados.*
- Hadley, N. F. 1986. The arthropod cuticle. *Sci. Am.* **255**:104-112 (July). *Describe las propiedades de esta cubierta tan compleja a la que se debe, en gran parte, el éxito adaptativo de los artrópodos.*
- McMahon, T. A. 1984. Muscles, reflexes, and locomotion. Princeton, Princeton University Press. *Tratado que abarca desde el estudio de los mecanismos musculares básicos hasta el movimiento coordinado. Aunque se basa en modelos matemáticos, el texto resulta ameno.*
- Nadel, E. R. 1985. Physiological adaptations to aerobic training. *Am. Sci.* **73**(4):334-343 (July-Aug.). *Los estudios recogidos en este trabajo sobre la transformación de la energía en el músculo, fueron esenciales en el entrenamiento del*

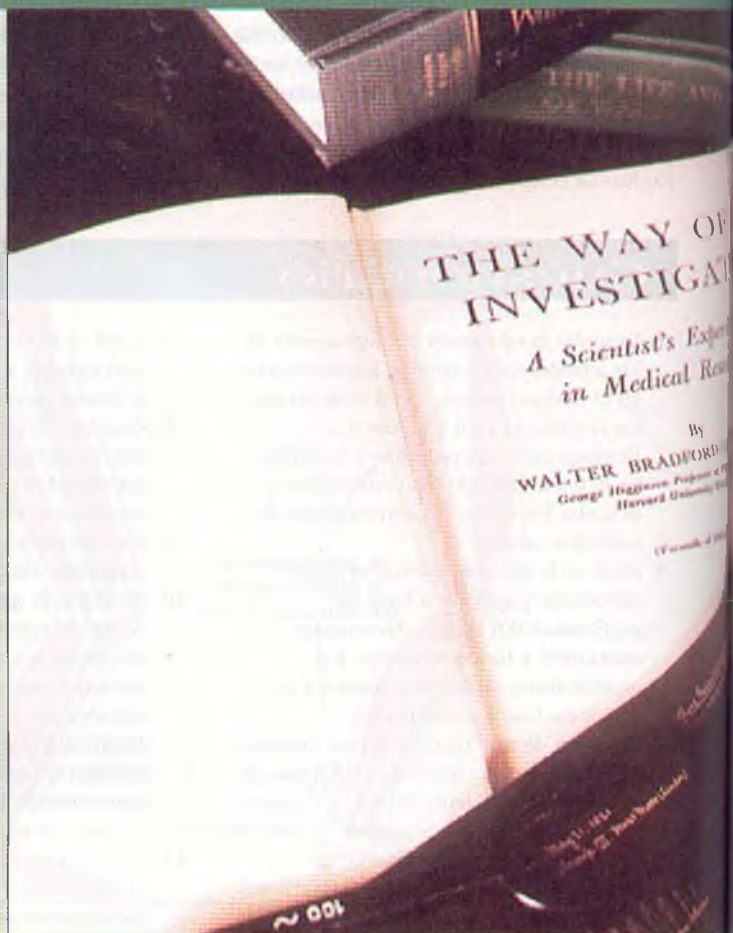
piloto para el proyecto Dédalo, con el que en abril de 1988 (publicado en Sci. Am. July-Aug. 1988) se superó, con 119 kilómetros, el récord mundial de vuelo en un avión movido por la propia fuerza del piloto.

- Shipman, P., A. Walker, and D. Bichell. 1985. The human skeleton. Cambridge, Massachusetts, Harvard University Press. *Tratado muy completo sobre el esqueleto humano.*
- Spearman, R. I. C. 1973. The integument: a textbook on skin biology. Cambridge, Cambridge University Press. *Tratado comparado, que abarca tanto a los invertebrados como a los vertebrados.*
- Stossel, T. P. 1994. The machinery of cell crawling. *Sci. Am.* **271**: 54-63 (Sept.). *El movimiento de arrastre de las células depende del ensamblaje y desensamblaje ordenado de un entramado de la proteína actina.*

33

Homeostasis

Regulación osmótica, excreción, y regulación de la temperatura



Homeostasis: el nacimiento de un concepto

La tendencia a la estabilización interna del cuerpo fue reconocida por primera vez por Claude Bernard, eminente fisiólogo francés del siglo XIX, que, a través de sus estudios sobre la glucosa en la sangre y el glucógeno en el hígado, descubrió las primeras secreciones internas. A lo largo de toda una vida de estudio y experimentación, poco a poco fue desarrollando el principio por el que este hombre jubilado y solitario es más recordado: la estabilidad del medio interno, un concepto que con el tiempo ha ido impregnando la fisiología y la medicina. Algunos años después, en la Universidad de Harvard, el fisiólogo estadounidense Walter B. Cannon (Figura 33-1) reformó y reafirmó la idea de Bernard. A lo largo de sus estudios sobre el sistema nervioso y las respuestas al estrés, describió el incesante equilibrio y reequilibrio de los procesos fisiológicos que mantienen la estabilidad y restablecen el estado normal cuando se produce

algún cambio. A este fenómeno le denominó homeostasis. Este término pronto invadió la literatura médica a partir de 1930. Los médicos hablaban de devolver la homeostasis a sus pacientes. Es más, los políticos y los sociólogos decían que se podían reconocer unas profundas implicaciones no fisiológicas en este término. Cannon aceptó de buen grado la generalización del concepto, y más tarde sugirió que la democracia era la forma de gobierno que alcanzaba el equilibrio homeostático. A pesar de la enorme importancia del término homeostasis, Cannon nunca recibió el Premio Nobel (una de las equivocaciones reconocidas por el Comité Nobel). Al final de su vida, Cannon expresó sus ideas sobre la investigación científica en su autobiografía, *The Way of an Investigator*. Este atractivo libro describe la ingeniosa carrera de un hombre llano, cuya vida es un ejemplo a seguir para realizar una investigación fructífera. ■



Figura 33-1

Walter Bradford Cannon (1871-1945), profesor de Fisiología en Harvard, quien acuñó el término de «homeostasis» y desarrolló el concepto original del fisiólogo francés Claude Bernard. (Figura 34-2, p. 676).

Tomado de J. F. Fulton & L. G. Wilson. *Selected Readings in the History of Physiology*, 1966. Por cortesía de Charles C. Thomas, Publisher, Springfield, Illinois.

El concepto de homeostasis, descrito en la introducción de este capítulo, está relacionado con todos los procesos fisiológicos, y es el tema de éste y del siguiente capítulo. Aunque el concepto de homeostasis, en principio, fue acuñado a partir de estudios realizados con mamíferos, puede aplicarse desde los organismos unicelulares hasta los vertebrados más complejos. Los posibles cambios del medio interno se pueden deber a dos cosas. En primer lugar, todas las actividades metabólicas necesitan de un suministro constante de materiales, como oxígeno, nutrientes y sales, que las células toman de su entorno y que por tanto deben ser reemplazados. La actividad celular también produce unos desechos que deben ser eliminados. En segundo lugar, el medio interno responde a los cambios del medio externo que rodea al organismo. Los cambios debidos a cualquier causa, deben ser neutralizados por medio de mecanismos fisiológicos de homeostasis.

En los metazoos más complejos, la homeostasis se mantiene por las actividades coordinadas de los sistemas circulatorio, nervioso y endocrino, y en especial, por órganos que sirven como lugares de intercambio con el medio externo,

entre ellos, los riñones, los pulmones o las branquias, el tubo digestivo y la piel. A través de estos órganos penetran el oxígeno, los nutrientes, los minerales, y demás productos que forman parte de los fluidos corporales; también se produce un intercambio de agua, se pierde calor y se eliminan los desechos metabólicos.

Veremos, en primer lugar, los problemas de controlar el medio interno fluido en los animales acuáticos. Después examinaremos brevemente las formas en que los animales terrestres han resuelto estos problemas y se verán las funciones de los diferentes órganos relacionados con el control del equilibrio interno. Finalmente trataremos los diferentes modos en que los animales han resuelto el problema de vivir en un mundo con una temperatura cambiante.

EL AGUA Y LA REGULACIÓN OSMÓTICA

CÓMO CONSIGUEN LOS INVERTEBRADOS MARINOS LOS EQUILIBRIOS SALINO E HÍDRICO

La mayor parte de los invertebrados marinos están en equilibrio osmótico con el medio marino en que viven. Poseen superficies corporales permeables a las sales y al agua, de tal forma que las concentraciones de distintas sustancias en sus fluidos corporales aumentan o disminuyen, de acuerdo con los cambios que se producen en las concentraciones de esas mismas sustancias en el agua del mar. Ya que tales animales son incapaces de regular la presión osmótica de sus fluidos corporales, se denominan **conformistas osmóticos (osmoconformes)**. Los invertebrados que viven en mar abierto rara vez se ven sometidos a fluctuaciones osmóticas, ya que el océano es un medio bastante estable. Los invertebrados oceánicos poseen, de hecho, capacidades muy limitadas para soportar cambios osmóticos. En caso de quedar expuestos a aguas marinas diluidas, mueren rápidamente, ya que sus células no pueden tolerar tales diluciones, pero son incapaces de evitarlas. Estos animales están obligados a vivir dentro de límites de salinidad estrechos y se denominan **estenohalinos** (*G. estenos*, estrecho + *halos*, sal). Un ejemplo de ello es el centollo (Figura 33-2).

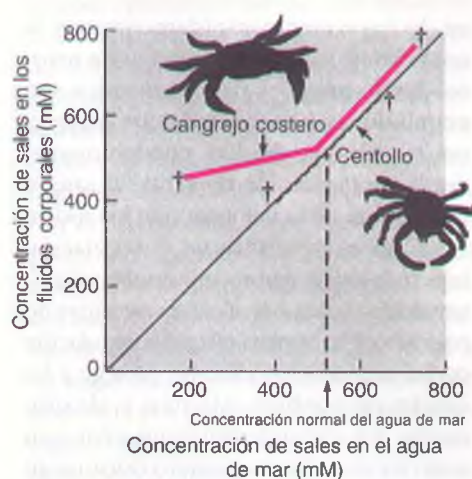


Figura 33-2

Concentración de sales en los fluidos corporales de dos crustáceos y cómo se ven afectadas por las variaciones en la concentración del agua del mar. La línea de 45° representa una concentración igual entre los fluidos corporales y el agua del mar. Como el centollo no puede regular la concentración de sus fluidos corporales, es un conformista con respecto a todos aquellos cambios que se produzcan en el medio externo, el agua del mar que lo rodea. El cangrejo costero, sin embargo, puede regular la concentración osmótica de sus fluidos corporales en una cierta medida, ya que en agua de mar diluida puede mantener la concentración de sus fluidos corporales por encima de la concentración del agua marina. Por ejemplo, cuando el agua marina es 200 mM (milimolar), los fluidos corporales del cangrejo son aproximadamente 430 mM. Las cruces en los extremos de las líneas indican los límites de tolerancia para cada especie.

Las condiciones a lo largo de las costas y en los estuarios o desembocaduras de los ríos, son menos constantes que las que se dan en el océano abierto. Aquí los animales han de ser capaces de tolerar cambios de salinidad de gran magnitud y a veces muy bruscos, a medida que las mareas suben y bajan, mezclando el agua de mar con la dulce que desciende desde los ríos. Estos animales se denominan **eurihalinos** (*G. eurys*, ancho + *halos*, sal), queriendo decir con ello que sobreviven dentro de márgenes de salinidad amplios, principalmente a causa de que presentan una demostrada capacidad de **regulación osmótica**. Por ejemplo, muchos cangrejos de estuarios pueden resistir diluciones de los fluidos corporales a cargo del agua salobre (Figura 33-2). Aunque la concentración de sales de los fluidos corporales disminu-

ye, lo hace menos rápidamente que la concentración de sales en el agua marina. Estos cangrejos de los estuarios son **reguladores hiperosmóticos**, ya que, en un ambiente diluido, pueden mantener la concentración de sal de la sangre por encima de la del agua que los rodea.

¿Cuál es la ventaja de la regulación hiperosmótica sobre el conformismo osmótico y cómo se alcanza este tipo de regulación? La ventaja es que la regulación contra una dilución excesiva protege a las células de cambios extremos y, de este modo, los cangrejos pueden vivir con éxito en un ambiente costero físicamente inestable, pero biológicamente rico. No obstante, sus capacidades de regulación son limitadas, ya que si las aguas presentan diluciones muy altas, su regulación falla y acaban por morir.

Para entender cómo el cangrejo de aguas salobres y otros invertebrados costeros alcanzan la regulación hiperosmótica, examinaremos primero los problemas con los que se enfrentan. En primer lugar, las concentraciones de sales en los fluidos internos son superiores a las que se presentan en el agua marina diluida, lo que causa un flujo constante de agua hacia el interior del cuerpo. Igual que ocurre con un osmómetro de membrana situado en una solución de azúcar (p. 53), el agua se difunde hacia adentro, porque está más concentrada fuera que dentro. El cangrejo costero no es tan permeable como un osmómetro de membrana, de hecho, la mayor parte de su superficie corporal acorazada es prácticamente impermeable al agua, pero las delgadas superficies respiratorias de las branquias son sumamente permeables. Obviamente el cangrejo no puede aislar sus branquias con una piel impermeable y continuar respirando. El problema se soluciona excretando el exceso de agua a través de la acción de los riñones (en este caso las glándulas antenales situadas en la cabeza del cangrejo).

El segundo problema es la pérdida de sales. De nuevo aquí, y ya que el animal es más salado que su medio, no puede evitar una pérdida de iones, debido a una difusión hacia afuera a través de las branquias. La sal también se pierde con la orina. Estos problemas se solucionan con células especiales secretoras de sales en las branquias, que capturan de forma activa iones del agua del mar diluida y los incorporan en la sangre,

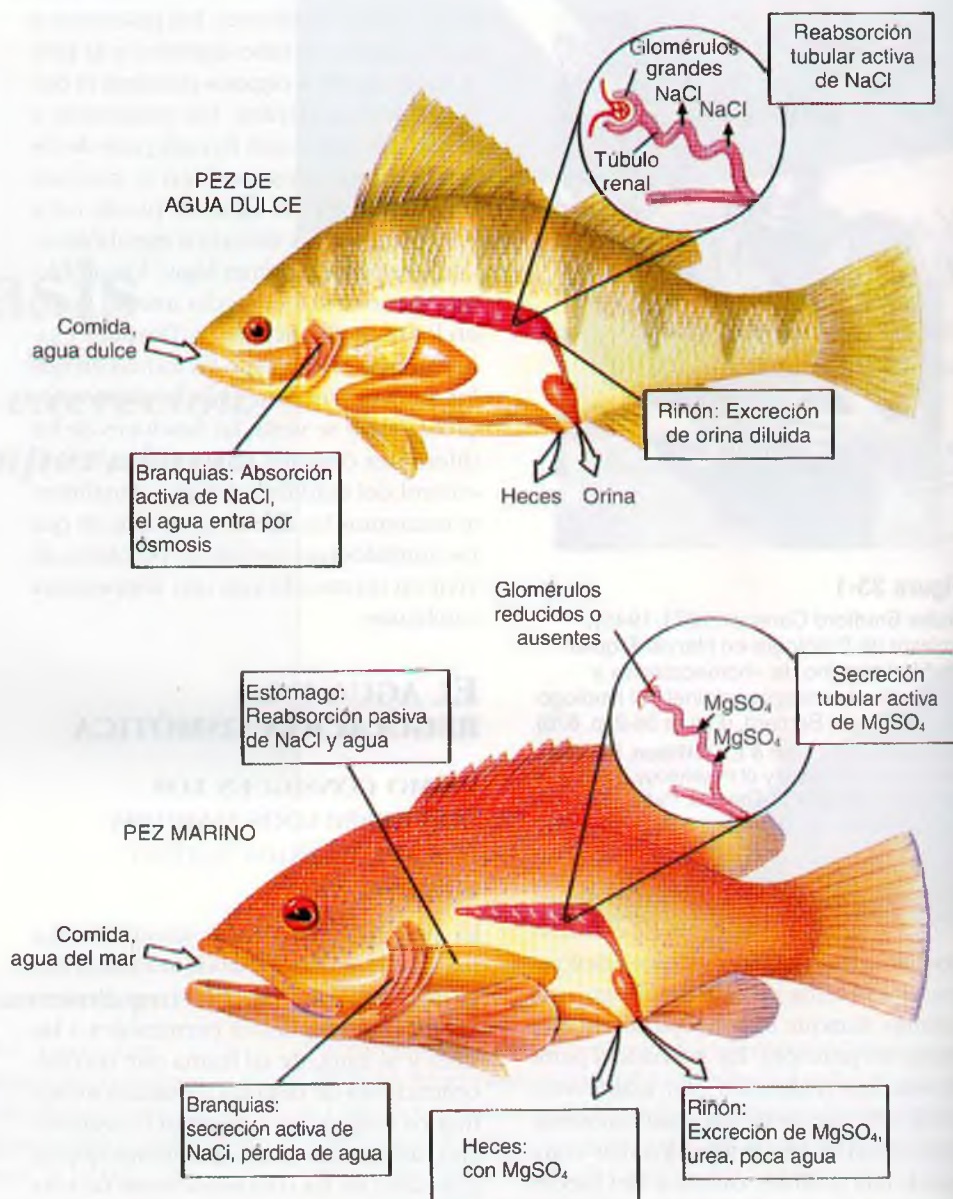


Figura 33-3

Regulación osmótica en los peces óseos de agua dulce y marinos. Los peces de agua dulce mantienen el equilibrio osmótico e iónico en su diluido ambiente, absorbiendo activamente cloruro sódico a través de las branquias (una pequeña parte de la sal entra con la comida). Para expulsar el exceso de agua que constantemente está entrando en el cuerpo, los glomérulos de los riñones producen una orina muy diluida, por reabsorción del cloruro sódico. Los peces marinos deben beber agua del mar para reemplazar la pérdida de agua por ósmosis hacia el medio externo hipersalino. El cloruro sódico y el agua se absorben en el estómago, y el exceso de cloruro sódico es excretado al exterior por las branquias. Las sales marinas bivalentes, principalmente el sulfato de magnesio, se eliminan con las heces y en los túbulos del riñón.

manteniendo así la concentración osmótica interna. Éste es un proceso de **transporte activo** que necesita consumir energía, ya que los iones deben ser transportados en contra del gradiente de concentraciones, es decir, desde una concentración de sales baja (en el agua de mar diluida) a una concentración, en principio, superior a ésta (en la sangre).

LA INVASIÓN DE LAS AGUAS DULCES

Hace 400 millones de años, durante el Silúrico y el Devónico inferior, los principales grupos de peces mandibulados empezaron a penetrar en los estuarios de aguas salobres y a remontar gradualmente los ríos. Por delante tenían un

Figura 33-4

Intercambio de agua y solutos en una rana. El agua atraviesa la piel, muy permeable, y es excretada por el riñón. La piel también transporta, de forma activa, iones (cloruro sódico) desde el ambiente. El riñón forma una orina diluida reabsorbiendo el cloruro sódico. La orina se vierte en la vejiga urinaria, donde, durante su almacenamiento temporal, se recupera la mayor parte del cloruro sódico y se devuelve a la sangre.



hábitat no explotado y con grandes cantidades de alimentos almacenados en forma de insectos y otros invertebrados, que les habían precedido ya en la conquista de las aguas dulces. Sin embargo, las ventajas de este nuevo hábitat iban acompañadas de un duro reto fisiológico: la necesidad de desarrollar una regulación osmótica sumamente eficaz.

Los animales de agua dulce deben mantener la concentración de sales de sus fluidos corporales por encima de la del agua. Esta última penetra osmóticamente en su cuerpo mientras que la sal se pierde por difusión hacia fuera. Sus problemas son semejantes a los del cangrejo de los estuarios, pero más acusados y constantes. El agua dulce está mucho más diluida que la de los estuarios costeros, y además no disponen de lugares donde retirarse para tener un «descanso osmótico». Deben por tanto convertirse, como de hecho lo han conseguido, en eficaces reguladores hiperosmóticos.

La superficie del cuerpo de un pez, escamosa y cubierta de moco, es tan impermeable como puede serlo cualquier otra superficie flexible. Además, los peces de agua dulce tienen varios mecanismos para defenderse del problema que representa la ganancia de agua y la pérdida de sales. En primer lugar, el agua, que inevitablemente penetra por ósmosis a través de las branquias, es bombeada hacia el exterior por el riñón, que es capaz de producir una orina muy diluida (Figura 33-3). En segundo lugar, hay unas células, localizadas en las branquias, que están especializadas en absorber sales, movilizándolas, principalmente de sodio y cloro, desde el agua hasta la sangre. Esto, junto con las sales que hay en los alimentos del pez hace que se reemplacen

las sales perdidas. Estos mecanismos son tan eficaces que los peces de agua dulce dedican tan sólo una pequeña parte de su gasto energético total al mantenimiento del equilibrio osmótico.

Los cangrejos de río, las larvas de los insectos acuáticos, las almejas de río y otros animales de agua dulce, también son reguladores hiperosmóticos, y se enfrentan a los mismos problemas que los peces de agua dulce; ellos también tienen tendencia a ganar demasiada agua y a perder demasiadas sales. No es sorprendente, por tanto, que todas estas especies hayan solucionado estos problemas de la misma forma directa que lo hicieron los peces. Excretan el exceso de agua como orina, y absorben activamente las sales del agua por algún mecanismo de transporte de sales localizado en su superficie corporal.

Los anfibios que viven en el agua también han de compensar la pérdida de sales absorbiéndolas activamente del agua (Figura 33-4), y utilizan su piel para este propósito. Los fisiólogos aprendieron hace años que los fragmentos de piel de rana continúan transportando, de forma activa, sodio y cloro durante algunas horas, después de haber sido extirpados a sus propietarios y situados en una solución salina equilibrada. Por fortuna para los biólogos, pero desgraciadamente para las ranas, estos animales eran tan fáciles de recolectar y de mantener en el laboratorio, que se convirtieron en una fuente de membranas muy apreciada para los estudios sobre el transporte de iones.

EL REGRESO DE LOS PECES AL MAR

Los peces óseos marinos mantienen la concentración de sales de sus fluidos cor-

porales aproximadamente a un tercio de la del agua del mar (fluidos corporales de 0,3 a 0,4 moles gramo por litro [M]; agua de mar = 1M). Son **reguladores hiposmóticos**, ya que sus fluidos corporales están más diluidos que el agua del mar que les rodea. Los peces óseos que viven hoy en los océanos son descendientes de peces óseos primitivos que vivieron en las aguas dulces y que retornaron al mar durante el Triásico, hace aproximadamente 200 millones de años. La vuelta a su lugar de origen se vio posiblemente acelerada por unas condiciones meteorológicas desfavorables en la tierra, y el deterioro de los hábitat de agua dulce, pero la verdad es que sobre este particular únicamente podemos hacer suposiciones. Durante los muchos millones de años en que los peces de agua dulce se estaban adaptando a su ambiente, establecieron una concentración de fluidos equivalente, aproximadamente, a un tercio de la del agua del mar y, de este modo, dejaron fijo el patrón para todos los vertebrados que iban a evolucionar posteriormente, tanto acuáticos, como terrestres o aéreos. La composición iónica de los fluidos corporales de los vertebrados es llamativamente similar a la del agua del mar, un hecho que indudablemente está relacionado con su origen marino.

Cuando expresamos la concentración de sal en el agua del mar como su molaridad, estamos diciendo que la fuerza osmótica es equivalente a la concentración molar de un soluto ideal que presenta la misma fuerza osmótica. De hecho, el agua de mar y los líquidos del cuerpo de los animales no son soluciones ideales, ya que contienen electrolitos que se disocian en una solución. Una concentración 1 M de cloruro sódico (que se disocia al disolverse) presenta una mayor fuerza osmótica que una solución 1 M de glucosa, un soluto ideal que no se disocia al disolverse. En consecuencia, los biólogos normalmente prefieren expresar la fuerza osmótica de una solución biológica como su osmolaridad más que como su molaridad. Una solución 1 osmolar ejerce la misma fuerza osmótica que una solución 1 M de un soluto no electrolito.

Cuando algunos de los peces óseos de agua dulce del Triásico se aventuraron a volver al mar, se encontraron con un nuevo abanico de problemas. Tenían

una concentración osmótica interna mucho más baja que el agua del mar que les rodeaba, pero perdían agua y ganaban sales. Paradójicamente, el cuerpo de los nuevos peces marinos amenazaba con deshidratarse de la misma forma que podía hacerlo un mamífero totalmente privado de agua en el desierto.

Resumiendo, para compensar la pérdida de agua, los teleosteos marinos la beben directamente del mar (Figura 33-3). Ésta es absorbida a nivel del intestino, y la principal de las sales marinas, el cloruro sódico, es transportado por la sangre hasta las branquias, donde células especializadas en la excreción de sal la devuelven al medio. Los iones que permanecen en el residuo intestinal, en particular el magnesio, los sulfatos y el calcio, son expulsados con las heces o excretados por el riñón. Con este circuito, los peces marinos se desprenden del exceso de sales marinas que han bebido, y de ello resulta una ganancia neta de agua, que reemplaza al agua perdida por ósmosis. El «viejo marinero» de Samuel Taylor Coleridge*, «rodeado por agua, agua por todas partes, pero sin una sola gota de agua para beber», indudablemente se hubiera atormentado más todavía de haber conocido la simple solución de los peces marinos ante el problema de la sed. Un pez marino regula cuidadosamente la cantidad de agua marina que bebe, consumiendo sólo la necesaria para reemplazar el agua perdida, y no más.

Los peces cartilaginosos, es decir, tiburones y rayas (elasmobranquios) solucionaron sus problemas en torno al equilibrio hídrico de una forma completamente diferente. Este grupo es casi exclusivamente marino. La composición de sales de la sangre de un tiburón es similar a la de los peces óseos, pero la sangre también transporta una gran cantidad de compuestos orgánicos especialmente urea y óxido de trimetilamina. La urea es, por supuesto, un desecho metabólico que la mayor parte de los animales excretan rápidamente con la orina. El riñón de un tiburón, sin embargo, conserva urea y permite, de este modo, que se acumule en la sangre. La urea sanguínea, añadida a los electrólitos sanguíneos normales,

hace que la presión osmótica de la sangre supere ligeramente la del agua del mar. De este modo, los tiburones y sus parientes hacen de un material de desecho, que de otro modo sería inútil, una herramienta que les permite solucionar el problema osmótico con el que se encontraron los peces óseos marinos.

La alta concentración de urea en la sangre de los tiburones y afines (más de 100 veces la que se presenta en los mamíferos) no podría ser soportada por la mayoría de los restantes vertebrados. En estos últimos, tales concentraciones de urea destruirían los enlaces peptídicos de las proteínas y alterarían su configuración. Los tiburones se han adaptado bioquímicamente a la presencia de la urea, que se difunde por sus fluidos corporales e incluso puede penetrar libremente en las células. Los elasmobranquios están tan acomodados a la presencia de la urea, que sus tejidos no pueden funcionar sin ella, y el corazón dejaría de latir en su ausencia.

CÓMO MANTIENEN LOS ANIMALES TERRESTRES LOS EQUILIBRIOS SALINO E HÍDRICO

Los problemas de vivir en un medio acuático parecen verdaderamente pequeños en comparación con los de vivir en la tierra. Como los cuerpos de los animales están constituidos fundamentalmente por agua, todas las actividades metabólicas se llevan a cabo en un medio acuoso y la vida misma se originó en el agua, podría parecer que los animales, después de todo, deberíamos permanecer de una u otra forma en un medio acuático. Sin embargo, muchos animales, como las plantas que los precedieron, se desplazaron a tierra firme llevando con ellos su composición acuosa. Una vez sobre la tierra, los animales terrestres continuaron su radiación adaptativa, sin intimidarse por la amenaza de la deshidratación, hasta que se hicieron abundantes, incluso en las zonas más áridas del planeta.

Los animales terrestres pierden agua por evaporación a través de las superficies respiratorias y corporales, por excreción en la orina y por eliminación en las heces. Tales pérdidas son reemplazadas por el agua que hay en la comida, la ingestión de agua en el caso de que sea posible, y por la formación de **agua metabólica** en las células a partir de la oxidación de los

nutrientes, especialmente hidratos de carbono. Ciertos artrópodos, como las cucarachas del desierto, ciertas garrapatas y ácaros, y el gusano de la harina, son capaces de absorber vapor de agua directamente del aire atmosférico. En algunos roedores del desierto la ganancia de agua metabólica puede constituir la mayor parte del agua que consigue el animal.

Resulta particularmente reveladora la comparación de los equilibrios hídricos del hombre, un mamífero que habitualmente no vive en los desiertos y que bebe agua, y el de una rata canguro, un roedor desértico, que llega a no beber agua en toda su vida (Tabla 33-1). La rata canguro extrae toda el agua que necesita de la comida (90% como agua metabólica derivada de la oxidación de nutrientes y 10% como humedad libre de los alimentos). A pesar de que nosotros consumimos alimentos con un contenido hídrico mucho mayor que el de las secas semillas que constituyen la mayor parte de la dieta de la rata canguro, todavía hemos de beber la mitad del agua que necesitamos diariamente.

Si disponen de suficiente agua para beber, los hombres pueden tolerar temperaturas extremadamente altas, evitando un aumento de su temperatura corporal. Nuestra capacidad para enfriarnos por evaporación fue demostrada de una forma impresionante hace más de 200 años, por un científico británico que permaneció durante 45 minutos en una habitación calentada a 126 °C. Un filete que llevaba con él quedó completamente cocido, pero el resultado ileso y su temperatura corporal no aumentó. Las tasas de sudoración pueden superar los 3 litros de agua por hora en tales condiciones, y no pueden tolerarse durante demasiado tiempo, a menos que el agua perdida se reponga bebiendo. Sin agua un hombre continúa sudando hasta que el déficit de agua alcanza un 10 % de su peso corporal, momento en el que se produce el colapso. Con un déficit de agua del 12%, un hombre es incapaz de tragar incluso si se le ofrece agua, y la muerte se produce cuando el déficit alcanza entre un 15% y un 20%. Pocas personas pueden sobrevivir más de un día o dos en el desierto sin agua. Por tanto, las personas no están fisiológicamente bien adaptadas para el clima del desierto, y aunque pueden prosperar ahí, solamente lo pueden conseguir gracias a su tecnología cultural.

* N. del T. S. T. Coleridge (1772-1833), conocido poeta romántico inglés, y autor también de obras de teoría literaria. La cita se refiere a su poema «Rime of the Ancient Mariner».

Tabla 33-1

Equilibrio hídrico en el hombre y la rata canguro, un roedor del desierto

	Hombre (%)	Rata canguro (%)
Ganancias		
Bebida	48	0
Agua libre en el alimento	40	10
Agua metabólica	12	90
Pérdidas		
Orina	60	25
Evaporación (piel y pulmones)	34	70
Heces	6	5

Fuente: Algunos datos tomados de K. Schmidt-Nielsen, *How Animals Work*. Cambridge University Press, 1972.

La excreción de los desechos presenta un problema especial en la conservación del agua. El producto final de la descomposición de las proteínas es el amoníaco, una sustancia muy tóxica. Los peces pueden excretar, sin mayores problemas, el amoníaco a nivel de sus branquias, ya que en el exterior existe una cantidad de agua suficientemente grande como para lavarlas. Los insectos terrestres, reptiles y aves no tienen una forma adecuada de eliminar el tóxico amoníaco; en vez de esto, lo convierten en ácido úrico, que es un compuesto inocuo y prácticamente insoluble, lo que les permite excretar una orina semisólida que supone muy poca pérdida de agua. La utilización del ácido úrico tiene otra importante faceta beneficiosa: los reptiles y las aves ponen huevos amnióticos en los que están encerrados sus embriones (Figura 29-4, p. 558), los nutrientes y el agua que éstos necesitan, y todos los desechos que se acumulan durante el desarrollo. Al convertir el amoníaco en ácido úrico, los desechos del embrión en desarrollo pueden precipitar como cristales sólidos, que se almacenan inocuamente dentro del huevo hasta el momento de la eclosión.

Las aves y las tortugas marinas han alcanzado una solución singular para excretar las grandes cantidades de sal que ingieren con los alimentos. Por encima de cada ojo poseen una **glándula salina** especial, que es capaz de excretar una solución muy concentrada de cloruro sódico, hasta dos veces más concentrada que el agua del mar. En las aves, la solución salina es expulsada por las narinas (p. 587). Los lagartos y tortugas marinos, igual que hacía Mock, la tortuga de Alicia en el País de las Maravillas, expul-

san la secreción de estas glándulas salinas como lágrimas saladas. Las glándulas salinas son importantes órganos accesorios en la excreción de sales en estos animales, ya que sus riñones no pueden producir una orina concentrada, como lo hace el riñón de los mamíferos.

ESTRUCTURAS EXCRETORAS DE LOS INVERTEBRADOS

Muchos protozoos y algunas esponjas de agua dulce presentan orgánulos excretorios especiales denominados vacuolas pulsátiles. Los invertebrados más evolucionados presentan órganos excretores que, básicamente, consisten en estructuras tubulares formadoras de orina, que se produce, en primer lugar, por medio de un ultrafiltrado o secreción de fluidos de la sangre. Éstos penetran posteriormente por el extremo proximal del rúbulo, y se van modificando de manera continua, a medida que avanzan por él. El producto final se denomina orina.

VACUOLAS PULSÁTILES

Las diminutas y esféricas vacuolas de los protozoos y esponjas de agua dulce, no son realmente órganos excretores, ya que el amoníaco y otros desechos metabólicos nitrogenados abandonan directamente las células por medio de una simple difusión a través de la membrana de las células al agua que las rodea. Las vacuolas pulsátiles son realmente orgánulos del equilibrio hídrico. Como el citoplasma de los protozoos dulciacuícolas es considerablemente más rico en sales que el ambiente de agua dulce en que

viven, hay una tendencia a que el agua se incorpore por ósmosis en el interior del organismo. Este exceso de agua es eliminado por las vacuolas pulsátiles. El mecanismo de actuación de las vacuolas pulsátiles en *Amoeba proteus* y otros protistas ha sido un misterio durante mucho tiempo. La hipótesis «clásica» que se representa en la Figura 12-7, p. 221, propone que el exceso de agua y de iones en el citoplasma (por ejemplo Na^+ y K^+) se recoge en unas pequeñas y abundantes vesículas que rodean a la fina membrana simple de la vacuola pulsátil. Los iones se reabsorben activamente, por lo que quedan como iones intracelulares, y se produce una solución diluida que se descarga en el interior de la vacuola pulsátil. A medida que el agua se va acumulando en su interior, la vacuola va aumentando de tamaño, hasta que finalmente no puede expandirse más y se vacía a través de un pequeño poro en la superficie, y el ciclo se repite rítmicamente. Avances recientes, obtenidos con métodos de inmunofluorescencia y microscopía electrónica*, han hecho que se modifique este punto de vista clásico. La vacuola pulsátil, en lugar de estar rodeada por una gran cantidad de pequeñas vesículas independientes, en realidad, está conectada a un entramado de canales membranosos continuos, en los que hay una gran cantidad de bombas de protones (las bombas de protones se han descrito en relación con la cadena de transporte de electrones en el Capítulo 5, p. 70). Aunque el mecanismo que produce el llenado de la vacuola no se conoce del todo, parece que estas bombas de protones crean unos gradientes de H^+ y HCO_3^- , que hacen que el agua pase al interior de la vacuola. Ya que lo que se elimina es una solución isosmótica, este modelo resuelve los problemas planteados por la hipótesis clásica, según la cual era necesario que las vacuolas retuviesen agua en contra del gradiente osmótico, algo casi imposible de conseguir con una simple membrana bicapa.

Las vacuolas pulsátiles son frecuentes en los protozoos de agua dulce, las esponjas y los animales radiados (como la hidra de agua dulce), pero raras, o inexistentes, en las formas marinas de estos

* Heuser, J., Q. Zhu, and M. Clarke. 1993. *Jour. Cell Biol.*, 121(6):1311-1327.

grupos, que son isosmóticas con respecto al agua del mar, y en consecuencia ni pierden ni ganan demasiada agua.

NEFRIDIOS

El tipo más corriente de órgano excretor entre los invertebrados es el nefridio, una estructura tubular diseñada para mantener un equilibrio osmótico apropiado. Una de las disposiciones más simples es el sistema de células en llama, o **protonefridios**, de los acelomados (platelmintos) y algunos pseudoce-lomados.

En las planarias y demás platelmintos, el sistema protonefridial tiene el aspecto de un par de entramados tubulares, sumamente ramificados, que se distribuyen por todo el cuerpo (Figura 33-5). El líquido entra en el sistema a través de unas células especiales denominadas «células en llama», después se mueve lentamente hacia atrás por los túbulos, y es finalmente excretado a través de poros que se abren a intervalos en la superficie corporal. El batido rítmico del penacho de flagelos que poseen estas células, que recuerda el parpadeo de una pequeña llama, crea una presión negativa que hace que el líquido atraviese las delgadas interdigitaciones

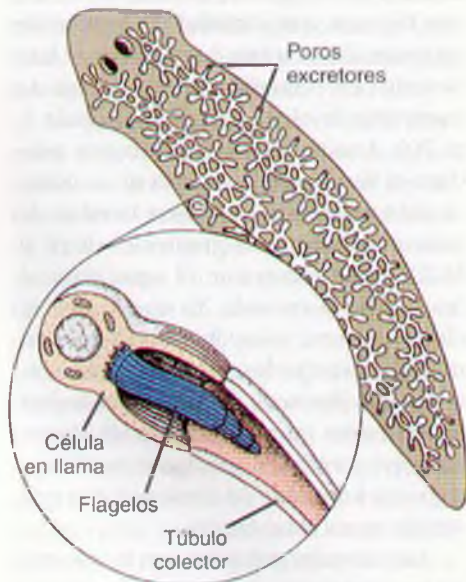


Figura 33-5

Sistema excretor a base de células en llama de un platelminto. Los fluidos corporales son recogidos por las células en llama (protonefridios) y pasan a un sistema de conductos y poros excretores repartidos por la superficie del cuerpo.

que hay entre la célula en llama y la célula tubular, pasando a la porción tubular del sistema. Ya en el túbulo, se recupera agua y ciertos metabolitos útiles por reabsorción, quedando los desechos listos para ser eliminados. Los desechos nitrogenados (principalmente amoníaco) se eliminan por difusión a través de la superficie del cuerpo.

La presencia de un sistema muy ramificado a base de células en llama es una consecuencia de la inexistencia de sistema circulatorio en estos animales acelomados. Este sistema es muy diferente de los riñones condensados de los vertebrados e invertebrados más evolucionados, que dependen de un sistema circulatorio para poder transportar los desechos que se han de excretar.

El protonefridio que acabamos de describir es un sistema **cerrado**. Los túbulos son ciegos y la orina se forma a partir de un fluido que antes de penetrar en los túbulos ha de ser transportado a través de las células en llama. Un tipo más desarrollado de nefridio es el nefridio **abierto** o «verdadero», el **metanefridio**, que poseen varios grupos de eucelomados como los anélidos (Figura 33-6), los moluscos, y otros filos menores. El metanefridio es más avanzado que el protonefridio por dos importantes aspectos. En primer lugar, su túbulo está abierto por *ambos* extremos, lo que permite que el fluido entre rápidamente en él a través de una abertura ciliada en forma de embudo, el **nefrostoma**. En segundo lugar, el metanefridio está rodeado por una red de vasos sanguíneos, que contribuyen en la formación de la orina reabsorbiendo agua, sales, hidratos de carbono, aminoácidos y otras sustancias aprovechables del fluido que hay en el interior del túbulo excretor.

Sin embargo, a pesar de estas mejoras, el proceso básico de la formación de la orina es el mismo en los protonefridios y en los metanefridios: mientras el líquido fluye continuamente por el interior de un túbulo, se va modificando de forma selectiva por: (1) recuperación de sustancias valiosas que retornan al cuerpo (reabsorción), y (2) añadido de solutos de desecho (secreción). Esta secuencia asegura la eliminación de las sustancias de desecho sin que se pierdan otras importantes para el organismo. Veremos

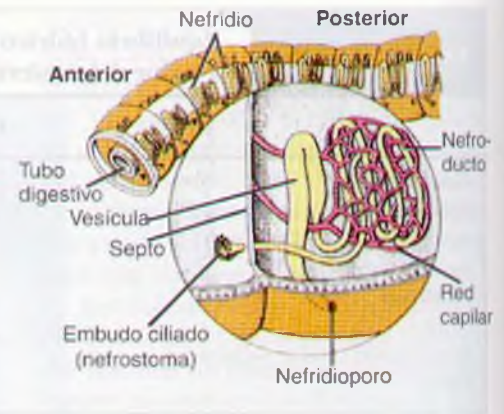


Figura 33-6

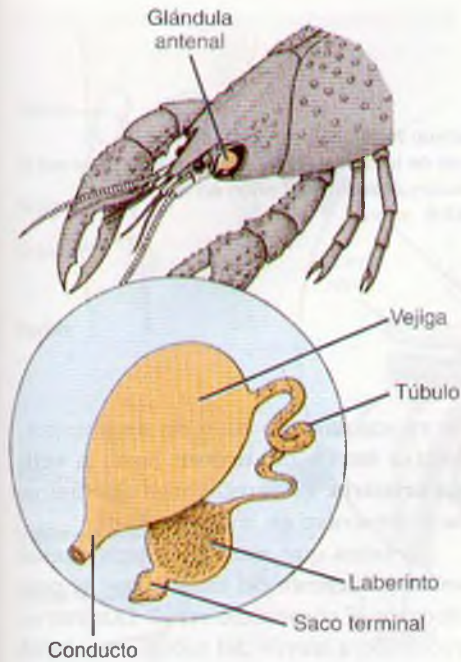
Sistema excretor de una lombriz de tierra. En cada segmento hay un par de grandes nefridios suspendidos en el líquido celomático. Cada nefridio está relacionado con dos segmentos, ya que el embudo ciliado (nefrostoma) abre en el segmento anterior al segmento en que se encuentra el resto del nefridio.

que los desarrollados riñones de los vertebrados funcionan, básicamente, de la misma forma.

ÓRGANOS EXCRETORES DE LOS ARTRÓPODOS

Las **glándulas antenales** pares de los crustáceos son unas estructuras tubulares que se sitúan en la parte ventral de la cabeza (Figura 33-7). Estos órganos excretores presentan un diseño mucho más avanzado que el de los nefridios básicos. Sin embargo, carecen de nefrostomas abiertos; en lugar de ello, se produce un filtrado a partir de la sangre en un saco terminal, por la presión hidrostática del hemocoele. En la porción tubular de la glándula: el filtrado se va modificando por la reabsorción selectiva de ciertas sales y la secreción activa de otras. De este modo, los crustáceos presentan órganos excretores que son básicamente como los de los vertebrados en lo que a la formación de la orina se refiere.

Los insectos y las arañas tienen un sistema excretor exclusivo, los **túbulos de Malpigio**, que actúan en colaboración con unas glándulas especiales de la pared del recto (Figura 33-8). Estos túbulos de Malpigio, son delgados, elásticos, ciegos, y carecen de irrigación arterial. La formación de la orina se inicia por secreción activa de sales, principalmente de pota-

**Figura 33-7**

Glándulas antenales de un cangrejo de río. Estas glándulas son unos «riñones» filtradores, es decir, producen un filtrado sanguíneo que se acumula en el saco terminal. El filtrado se convierte en orina a medida que pasa por el túbulo hasta la vejiga.

sio, hacia el interior de los túbulos, a partir de la hemolinfa. Esta secreción primaria de iones crea un arrastre osmótico, que vacía agua, solutos y desechos nitrogenados, principalmente ácido úrico, hacia el interior del túbulo. El ácido úrico entra por el extremo distal del túbulo como urato potásico soluble, que precipita en forma de ácido úrico insoluble en el extremo proximal del túbulo. Una vez formada la orina pasa al recto, donde la mayor parte del agua y del potasio son reabsorbidos por glándulas rectales especiales, quedando ácido úrico y otros desechos que se eliminan con las heces. Este sistema excretor exclusivo está inmejorablemente adaptado para la vida en ambientes secos y ha contribuido de forma decisiva al gran éxito de los insectos sobre la Tierra.

EL RIÑÓN DE LOS VERTEBRADOS

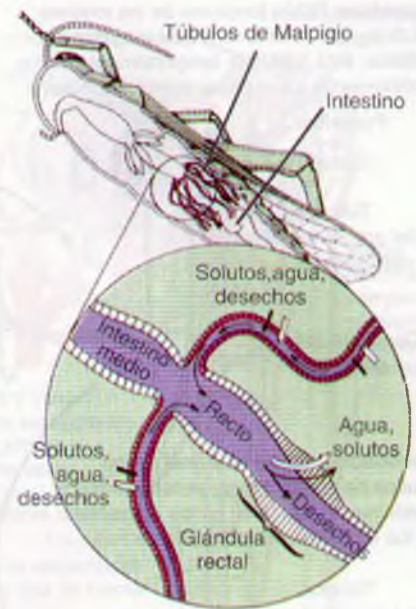
ORIGEN Y EMBRIOLOGÍA

Partiendo de estudios comparados sobre el desarrollo, se puede llegar a la con-

clusión de que el riñón de los primeros vertebrados se extendía a todo lo largo de la cavidad celomática, y estaba constituido por túbulos dispuestos metaméricamente, cada uno de los cuales recordaría a un nefridio como los de los invertebrados. Cada túbulo se abriría por uno de sus extremos en el celoma por medio de un nefrostoma, y por el otro en un **conducto arquinefrico** común. Este riñón primitivo se ha denominado **arquinefros** («primer riñón»); un riñón metamérico muy similar a este arquinefros, es el que poseen los embriones de los mixinos y cecilias (Figura 33-9). Casi desde el comienzo, el sistema reproductor, que se desarrolla después que el excretor, pero a partir de los mismos esbozos mesodérmicos, utiliza los conductos excretores como un sistema de transporte apto también para los productos reproductores. Así, aunque los dos sistemas nada tienen en común desde el punto de vista funcional, están estrechamente relacionados por la utilización de los mismos conductos.

Los riñones de los vertebrados actuales se desarrollan a partir de este sistema primitivo. Durante el desarrollo embrionario de los vertebrados amniotas, se produce una sucesión de tres etapas de desarrollo de los riñones: **pronefros**, **mesonefros**, y **metanefros** (Figura 33-9). Algunos de estos estados, pero no todos, pueden encontrarse también en otros grupos de vertebrados. En todos los embriones de los vertebrados, el estado de pronefros es el primero en desarrollarse. Se localiza en la parte anterior del cuerpo y sólo en los mixinos se convierte en parte del riñón definitivo. En los demás vertebrados degenera durante el desarrollo y es reemplazado por un mesonefros que se localiza más centralmente. El mesonefros es el riñón funcional de los embriones de los amniotas (reptiles, aves y mamíferos), y contribuye a la formación del riñón del adulto (denominado opistonefros) de los peces y anfibios.

El metanefros de los amniotas adultos se distingue en varios aspectos del pronefros y del mesonefros. Está localizado más caudalmente, es mucho más largo, su estructura es mucho más compacta y contiene un gran número de túbulos nefríticos. Desagua por un conducto nuevo, el **uréter**, que se desa-

**Figura 33-8**

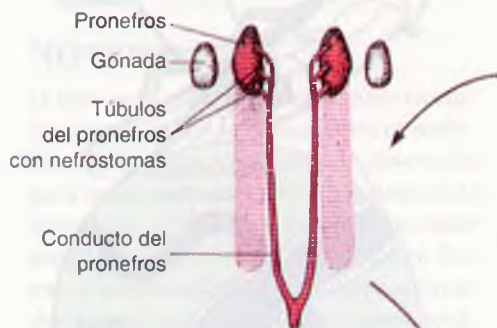
Túbulos de Malpighio de un insecto. Los túbulos de Malpighio se localizan en el punto de unión entre el intestino medio y el posterior (recto). Los solutos, principalmente potasio, se secretan activamente en los túbulos a partir de la hemolinfa que rodea a los túbulos. El agua y los desechos fluyen por ellos. Estos fluidos desembocan en el recto, donde los solutos y el agua se reabsorben activamente, dejando unos desechos que son excretados.

rolla cuando el antiguo conducto arquinefrico pasa a formar parte del sistema reproductor del macho como conducto para el transporte del esperma. Así, los tres tipos de riñón (pronefros, mesonefros y metanefros) se suceden embriológicamente, y también de alguna manera filogenéticamente, en los amniotas.

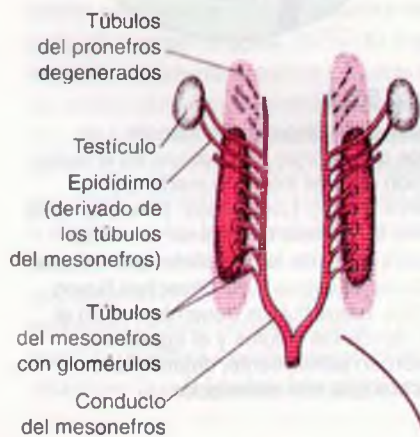
FUNCIÓN DEL RIÑÓN DE LOS VERTEBRADOS

El riñón de los vertebrados es parte de muchos mecanismos interrelacionados con el mantenimiento de la homeostasis. El riñón juega un papel primordial en estos mecanismos de regulación, ya que es el principal órgano que regula el volumen y composición del medio interno fluido. Aunque el riñón normalmente se describe como un órgano excretor, la eliminación de los desechos que realiza es despreciable en comparación con su función reguladora.

Pronefros: Riñón funcional de los mixinos adultos y de los embriones de los peces y anfibios; está presente temporalmente en los embriones de los reptiles, aves y mamíferos.



Mesonefros: Riñón funcional de los adultos de las lampreas, peces y anfibios; parcialmente funcional en los embriones de los reptiles, aves y mamíferos



Metanefros: Riñón funcional de los adultos de los reptiles, aves y mamíferos

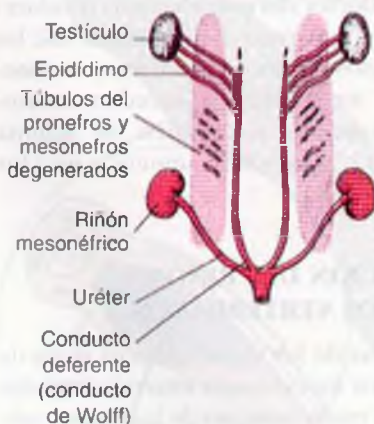
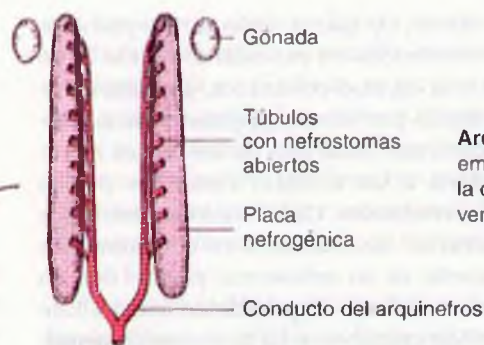


Figura 33-9

Desarrollo comparado de los riñones en los machos de los vertebrados. En rojo oscuro, estructuras funcionales. En rojo claro, estructuras degeneradas o no desarrolladas.



Arquinefros: Riñón que se encuentra en los embriones de los mixinos; se cree que ésta es la disposición ancestral del riñón en los vertebrados.

La estructura del riñón es diferente en los distintos grupos de vertebrados, pero en todos ellos la unidad funcional es un tubo, la **nefrona**, y en todos los casos la orina se forma tras tres procesos fisiológicos bien delimitados: **filtración**, **reabsorción** y **secreción**. Nos centraremos básicamente en la descripción del riñón de los mamíferos, el órgano regulador del que tenemos un mayor conocimiento.

Los dos riñones del hombre son unos pequeños órganos que representan menos del 1% del peso total del cuerpo. No obstante reciben un abundante riego sanguíneo, aproximadamente entre un 20% y un 25% del flujo que sale del corazón, lo que supone unos 2000 litros de sangre al día. Este enorme flujo de sangre se encauza sobre los aproximadamente dos millones de nefronas que hay en el interior de los dos riñones humanos. Cada nefrona empieza por una cámara dilatada, el **corpúsculo renal**, en cuyo interior hay un grupo de capilares, denominado **glomérulo**. La presión sanguínea hace que se produzca un filtrado sin proteínas en el interior de una cámara conocida como **cápsula de Bowman**. A partir de aquí, el filtrado se desplaza por un largo y sinuoso **túbulo renal**, que consta de varias porciones en las que ocurren diferentes procesos. El filtrado pasa en primer lugar por un **túbulo contorneado proximal** y luego por un asa larga y de finas paredes denominada **asa de Henle**, que se introduce hacia la porción central del riñón (la médula), para luego volver hacia la parte superficial de éste (la corteza), donde el asa de Henle se continúa por un **túbulo contorneado distal**. Desde el túbulo contorneado el filtrado pasa a un **conducto colector** que desemboca en la denominada **pelvis renal**. Aquí la orina

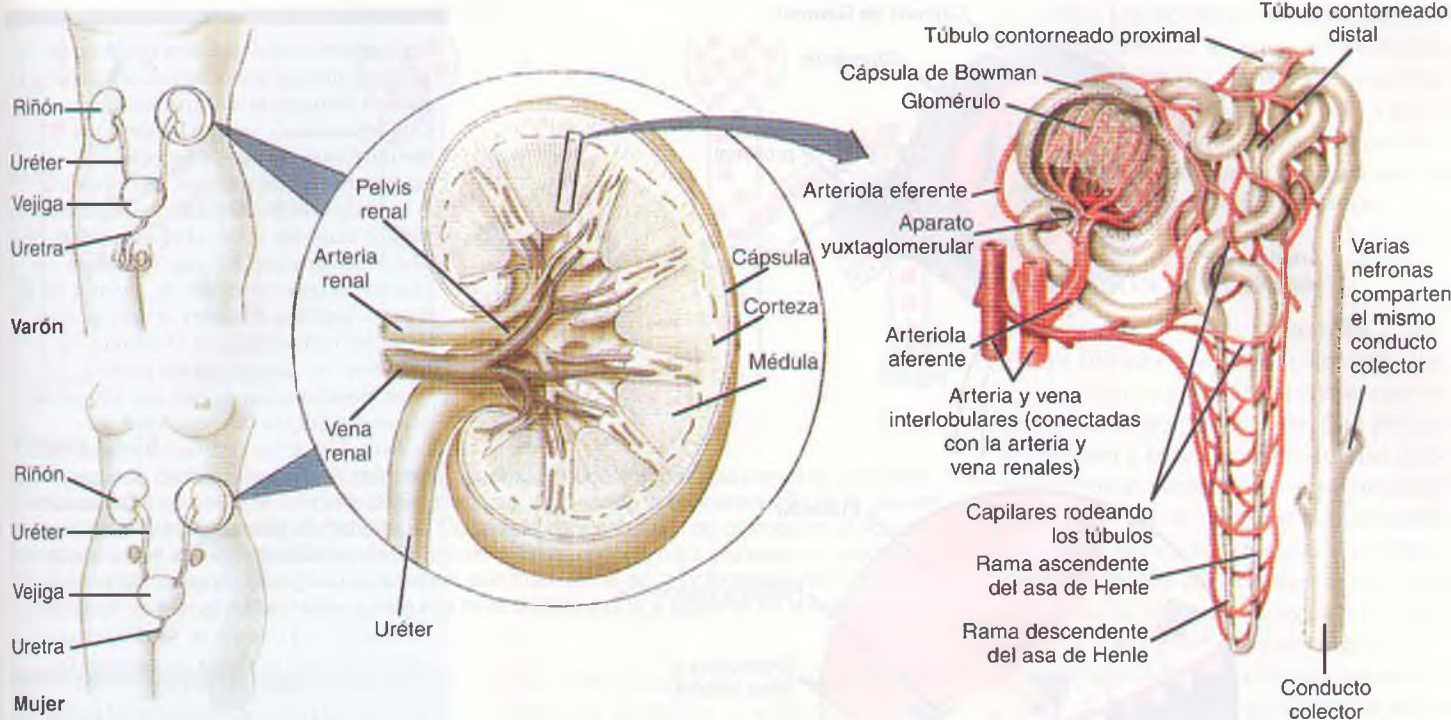
se va acumulando antes de ser transportada, a través del **uréter**, hasta la **vejiga urinaria**. Estas relaciones anatómicas se representan en la Figura 33-10.

La orina que entra en la pelvis renal es muy diferente del filtrado que se produce en el corpúsculo renal. Durante su recorrido a través del túbulo renal y el conducto colector, tanto la composición como la concentración del filtrado original van cambiando. Algunos solutos, como la glucosa o el sodio, son reabsorbidos, mientras que otras sustancias, como los iones de hidrógeno y la urea, se van concentrando en la orina.

La nefrona, con su filtro de presión y su túbulo, se encuentra íntimamente conectada a la circulación sanguínea (Figura 33-11). La sangre de la aorta llega hasta el riñón a través de una gran **arteria renal**, que se divide y ramifica en un sistema de arterias de menor calibre. La sangre arterial fluye a cada corpúsculo renal a través de una **arteriola aferente**, y sale de él por una **arteriola eferente**. Desde cada arteriola aferente la sangre pasa a una extensa red de capilares que rodea y suministra sangre a los túbulos contorneados proximal y distal, así como al asa de Henle (Figura 33-10). Estos capilares constituyen el medio a través del cual se reabsorben o secretan las distintas sustancias por los túbulos renales. Por último, la sangre de estos numerosos capilares es recolectada por una serie de pequeñas venas, que se unen para formar la **vena renal**. Esta vena devuelve la sangre a la vena cava.

FILTRACIÓN GLOMERULAR

Volvamos ahora al glomérulo, donde se inicia la formación de la orina. El glomérulo actúa como un filtro mecánico espe-

**Figura 33-10**

Sistema urinario del hombre, y detalles de un riñón y una nefrona.

**Figura 33-11**

Micrografía electrónica de barrido de un fragmento de la microcirculación del riñón de un mamífero. Se pueden ver varios glomérulos y sus vasos sanguíneos asociados. La cápsula de Bowman, que normalmente rodea a cada uno de los glomérulos, ha sido disuelta durante la preparación del fragmento.

Tomado de *Tissues and Organs: A Text-Atlas of Scanning Electron Microscopy*. Richard G. Kessel & Randy H. Kardon, W. H. Freeman and Co., © 1979.

cializado, en el que la presión sanguínea hace que se produzca un filtrado sin proteínas que atraviesa las paredes de los capilares hacia el espacio, relleno de líquido, de la cápsula de Bowman. Las moléculas pequeñas de soluto pueden atravesar las paredes de los capilares pasando por unos pequeños poros y son transportadas junto con el agua en el que están disueltas. Los eritrocitos y las proteínas plasmáticas son retenidas, ya que son demasiado grandes para atravesar este filtro (Figura 33-12). La presión que ejercen el agua y los solutos al atravesar la membrana de los capilares debe ser lo suficientemente alta como para superar la presión osmótica coloidal de la sangre (creada por las proteínas plasmáticas que no pueden pasar el filtro; p. 693) y vencer la resistencia hasta penetrar en el interior del túbulo.

Entonces, el filtrado penetra en el sistema de túbulos renales, donde sufrirá una gran transformación hasta convertirse en orina. Los riñones de una persona filtran diariamente unos 180 litros, un volumen que excede con mucho el volumen total de sangre. Si todo este volumen de agua, nutrientes valiosos y sales se perdiera, el cuerpo sufriría rápidamente

una carencia de estos compuestos, lo que no sucede porque prácticamente la totalidad del filtrado es reabsorbida.

La conversión del filtrado en orina implica dos procesos diferentes: (1) modificación de la composición del filtrado por reabsorción tubular y secreción, y (2) cambios en la concentración osmótica de la orina mediante una excreción regulada del agua.

REABSORCIÓN TUBULAR

Aproximadamente el 60% del volumen del filtrado y prácticamente la cantidad total de glucosa, aminoácidos, vitaminas y otros nutrientes importantes son reabsorbidos en el túbulo contorneado proximal. Una gran parte de tal reabsorción se produce por **transporte activo**, en el que la energía celular se utiliza para transportar materiales desde el fluido tubular hasta la red de capilares que lo rodean, y desde los cuales volverán a la circulación general. Los iones, como el sodio, el potasio, el calcio, los bicarbonatos y los fosfatos, se reabsorben a nivel de bombas de iones dotadas de proteínas transportadoras que funcionan gracias a la hidrólisis del ATP (las bombas de iones

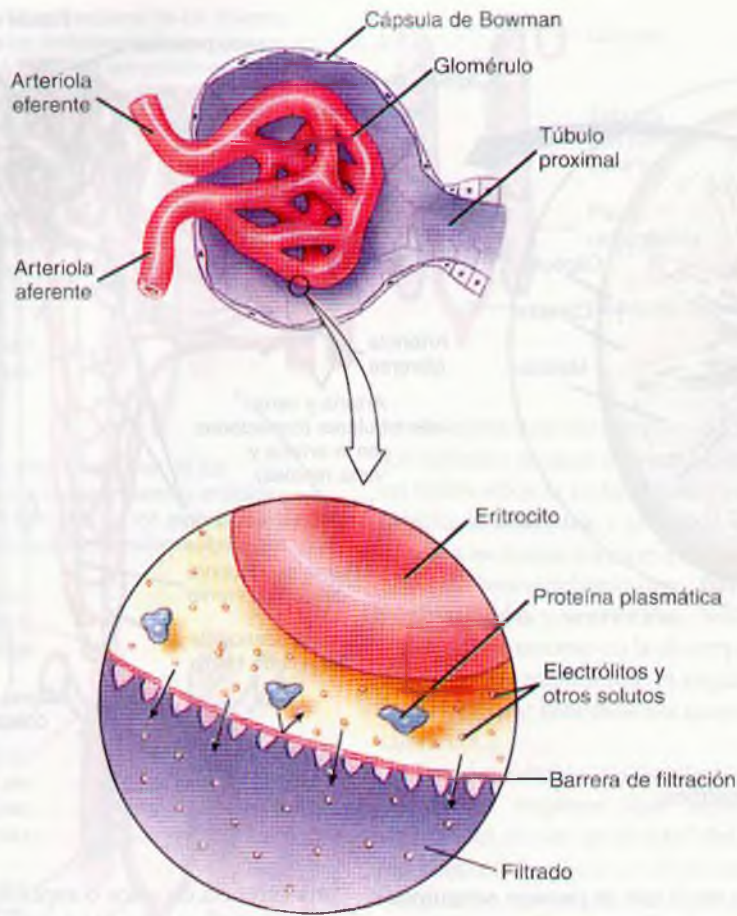


Figura 33-12

Cápsula de Bowman y glomérulo, con un detalle en el que se muestra la filtración de fluido a través de la membrana de los capilares del glomérulo. El agua, los iones y otras moléculas de pequeño tamaño atraviesan los poros que hay en esta barrera de filtración, pero las proteínas plasmáticas son demasiado grandes para poder pasar la barrera. El filtrado está, por tanto, desprovisto de proteínas.

se han descrito en la p. 53). Ya que una de las funciones fundamentales del riñón es la regulación de las concentraciones de los distintos iones en el plasma, cada uno de ellos es reabsorbido de manera independiente por medio de bombas de iones específicas. Algunos sufren una fuerte reabsorción, en tanto que otros se reabsorben en una cantidad mucho menor, según las necesidades del cuerpo para conservar cada uno de dichos minerales. Algunas sustancias se reabsorben pasivamente. Por ejemplo, en el túbulo contorneado proximal, los iones de cloro cargados negativamente acompañan la reabsorción activa de los iones de sodio cargados positivamente. El agua también es reabsorbida de forma pasiva a partir del túbulo, ya que fluye por presión osmótica a medida que se realiza la reabsorción activa de solutos.

Para la mayor parte de las sustancias existe un límite máximo de la cantidad que puede ser reabsorbida. Este límite se denomina **transporte máximo** para esa sustancia. Por ejemplo, la glucosa normalmente se reabsorbe totalmente a nivel de los riñones, ya que el transporte máximo para el mecanismo de reabsorción de la glucosa se encuentra muy por encima de la cantidad de ésta que normalmente aparece en el filtrado del plasma. Si la concentración de glucosa en el plasma sobrepasa este umbral, como sucede en la diabetes mellitus, la glucosa aparece en la orina (Figura 33-13).

A diferencia de la glucosa, la mayoría de los iones se excretan en la orina en cantidades variables. Su excreción es regulada. La reabsorción de sodio, el catión más abundante en el plasma, es un buen ejemplo de la flexibilidad del

En la enfermedad diabetes mellitus, la glucosa alcanza concentraciones en el plasma sanguíneo anormalmente altas (hiperglucemia), ya que la hormona insulina, que permite a las células corporales captar glucosa, es deficitaria. A medida que la cantidad de glucosa en sangre aumenta sobre el nivel normal, de aproximadamente 100 mg/100 ml de plasma, la concentración de glucosa en el filtrado también aumenta, y más glucosa debe ser reabsorbida en el túbulo proximal. Se alcanza así un punto (aproximadamente de 300 mg/100 ml de plasma) en el que la capacidad de reabsorción de las células tubulares está saturada. Este es el máximo de transporte para la glucosa. Si continúa aumentando la cantidad de glucosa en el plasma, ésta acabará perdiéndose en la orina. En la diabetes no tratada, la orina del enfermo tiene un sabor dulce, la sed es siempre acuciante, y el cuerpo se va desgastando, a pesar de que se coma en exceso. En Inglaterra, la enfermedad fue denominada durante siglos, y de forma muy apropiada, el «mal de la micción».

proceso de reabsorción. En los riñones del hombre, se filtran, aproximadamente, 600 g de sodio cada 24 horas. Casi todo él es reabsorbido, pero la cantidad precisa queda igualada con la cantidad de sodio que el cuerpo ha ingerido. Con una ingestión diaria de cloruro sódico de 4 g, el riñón excreta 4 g y reabsorbe 596 g cada día. Una persona con una dieta baja en sales de 0,3 g de cloruro sódico, mantiene, sin embargo, el equilibrio de cloruro sódico, ya que sólo 0,3 g de esta sustancia escapan a la reabsorción. Pero con una ingestión masiva de sales, muy por encima de los 20 g por día, el riñón no puede excretar el sodio tan rápidamente como penetra en el cuerpo. El cloruro sódico no excretado retiene el agua adicional en los fluidos corporales, y la persona empieza a engordar. La ingestión de sal de un americano medio es normalmente de 6 a 18 g al día, aproximadamente 20 veces más de lo que el cuerpo necesita y tres veces más de lo que se considera aceptable para las personas predispuestas a la hipertensión.

El ajuste final de la composición del filtrado se realiza en el túbulo contorneado distal. El sodio que se reabsorbe en el túbulo contorneado proximal (aproximadamente el 85% del que está presente en el filtrado inicial) lo es de mane-

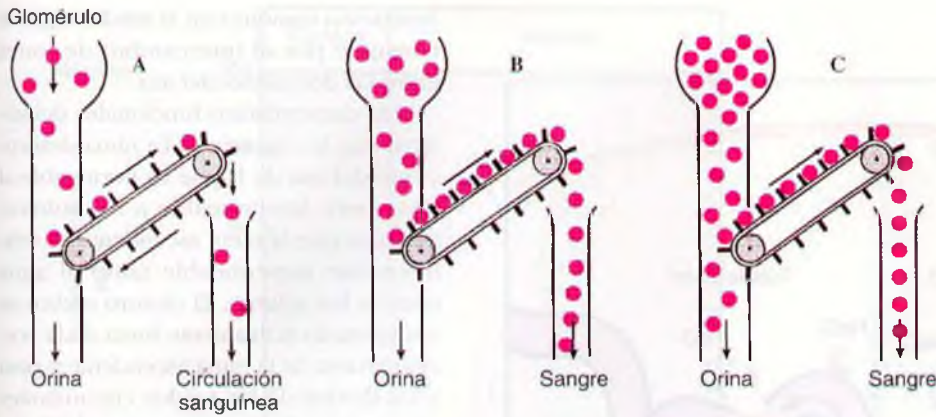


Figura 33-13

El mecanismo de la reabsorción tubular de la glucosa, puede compararse con el de una cinta transportadora que corre a una velocidad constante. **A**, Cuando la concentración de la glucosa en el filtrado es baja, se reabsorbe toda. **B**, Cuando la concentración de glucosa en el filtrado ha alcanzado el transporte máximo, todos los sitios de transporte para ella están ocupados. **C**, Si la concentración de la glucosa aumenta aún más, como en la enfermedad llamada «diabetes mellitus», parte de ella escapa a la cinta de transporte y aparece en la orina.

El riñón humano puede adaptarse a excretar grandes cantidades de sal (cloruro sódico) cuando se ingiere en grandes cantidades. En las sociedades acostumbradas a la ingestión de un exceso de sal debido a que utilizan mucho la salazón como método de conservación de los alimentos (por ejemplo, el cerdo o los arenques en salazón) la ingestión diaria de sal puede rondar e incluso sobrepasar los 100 g. El peso corporal puede permanecer normal en estas condiciones. No obstante, una ingestión de 20-40 g/día por parte de voluntarios no adaptados a estas enormes ingestiones de sal, causa inflamación de los tejidos, incremento del peso corporal y, en algunos casos, aumento de la presión sanguínea.

radica como respuesta a niveles bajos de sodio en la sangre, o a bajas presiones sanguíneas (que pueden producirse cuando el volumen de la sangre desciende demasiado). La renina desencadena entonces una serie de acontecimientos enzimáticos que culminan con la producción de **angiotensina**, una proteína sanguínea que posee varios efectos relacionados. En primer lugar, estimula la liberación de aldosterona, que a su vez actúa aumentando la reabsorción de sodio en el túbulo distal. En segundo lugar, aumenta la producción de **hormona antidiurética** (vasopresina, que se discutirá más adelante en este capítulo), una hormona que favorece la retención de agua en el riñón. En tercer lugar, aumenta la presión sanguínea. Por último, aumenta la sensación de sed. Todas estas acciones de la angiotensina tienden a invertir las circunstancias (poco sodio en la sangre y presión o volumen sanguíneos bajos) que desencadenaron la secreción de renina. El sodio y el agua se conservan, y el volumen y la presión sanguíneos vuelven a los niveles normales.

La flexibilidad de la reabsorción distal de sodio varía notablemente en los distintos animales: está restringida en el hombre, pero es muy grande en muchos roedores. Estas diferencias han aparecido porque las presiones selectivas durante la evolución han hecho que los roedores se adapten a los ambientes secos. Deben conservar agua y, al mismo tiempo, excretar una cantidad considerable

de sodio. Los hombres, sin embargo, no estamos diseñados para satisfacer los grandes apetitos salinos que muchos tenemos. Nuestros parientes más cercanos, los grandes primates, son vegetarianos y tienen una ingestión salina media de aproximadamente 0,5 g diarios.

SECRECIÓN TUBULAR

Además de reabsorber materiales a partir del filtrado plasmático, los túbulos renales son capaces de secretar ciertas sustancias al líquido tubular. Este proceso, inverso a la reabsorción tubular, permite al riñón aumentar las concentraciones en la orina de una serie de materiales que van a ser excretados como el hidrógeno, los iones de potasio, fármacos y una serie de materiales orgánicos extraños. El túbulo distal es el centro de la mayor parte de las secreciones tubulares.

En el riñón de los peces óseos marinos, los reptiles y las aves, la secreción tubular es un proceso mucho más desarrollado que en los riñones de los mamíferos. Los peces óseos marinos secretan activamente grandes cantidades de magnesio y sulfatos, que son los productos de su tipo de regulación osmótica. Los reptiles y las aves excretan ácido úrico en vez de urea como principal desecho nitrogenado. Este material es secretado de forma activa por el epitelio de los túbulos. Como el ácido úrico es casi insoluble, forma cristales en la orina y requiere muy poca agua para ser excretado. De este modo, la excreción de ácido úrico es una importante adaptación para la conservación de agua.

EXCRECIÓN DE AGUA

La presión osmótica de la sangre está estrechamente regulada por el riñón. Cuando la ingestión de líquidos es alta, el riñón excreta una orina diluida, reteniendo las sales y excretando principalmente agua. Cuando la ingestión de líquidos es baja, el riñón retiene agua y excreta una orina más concentrada. Una persona deshidratada puede concentrar su orina hasta cuatro veces la concentración osmótica de su sangre. Esta importante capacidad para concentrar la orina hace posible la excreción de desechos con una mínima pérdida de agua.

La capacidad del riñón de los mamíferos y de ciertas aves para producir una

ra obligada, es decir, esta cantidad se reabsorbe independientemente de la cantidad de sodio ingerida con la dieta. En el túbulo contorneado distal, sin embargo, la reabsorción de sodio está controlada por la **aldosterona**, una hormona esteroide de la corteza de la glándula suprarrenal (p. 759). La aldosterona hace que se incremente la retención de sodio en los túbulos distales y, por tanto, disminuye la cantidad que se pierde con la orina. La secreción de aldosterona está regulada, principalmente, por la enzima **renina**, que se produce en el **aparato yuxtaglomerular**, un complejo celular que se localiza en las arteriolas aferentes, en el punto en que se unen con el glomérulo (Figura 33-10). La renina es libe-

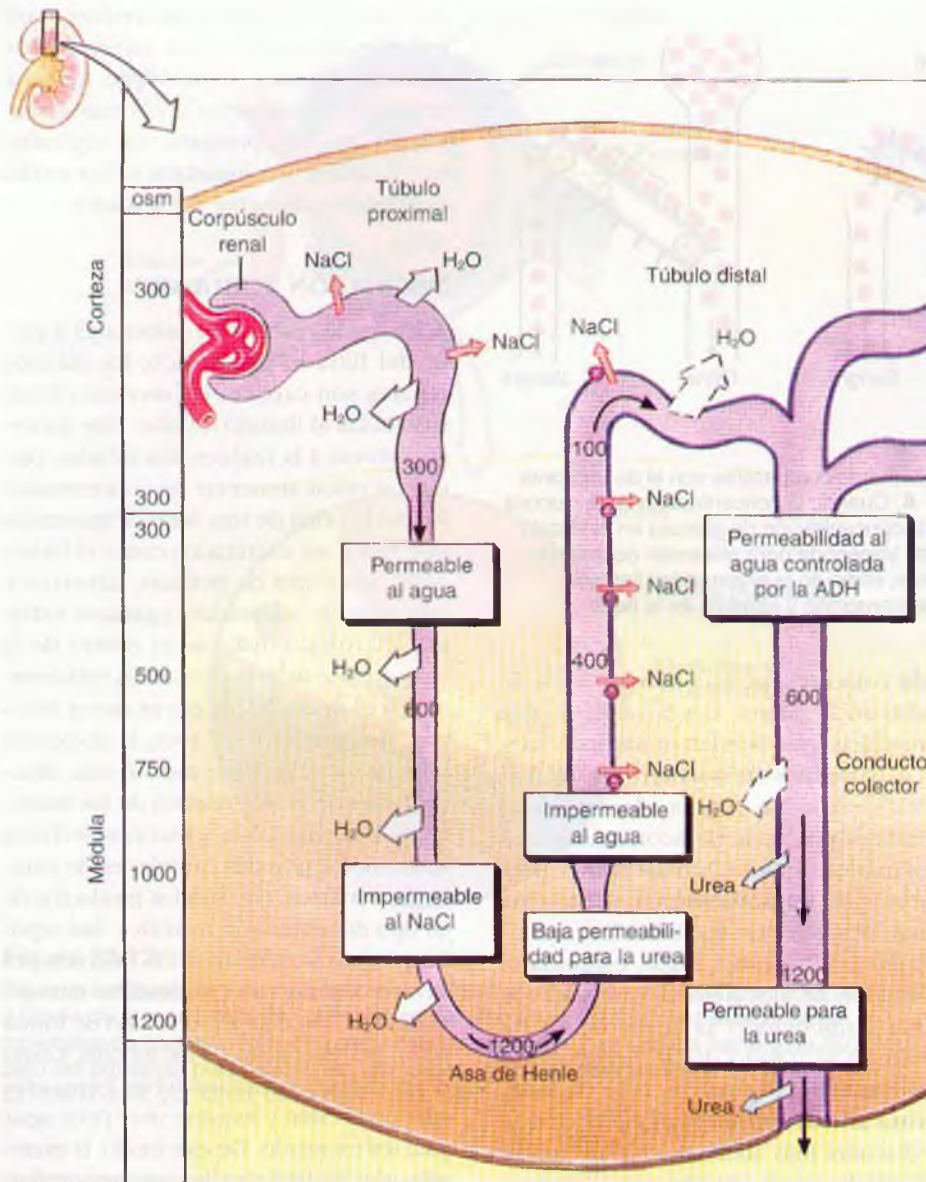


Figura 33-14

Mecanismo de concentración de la orina en los mamíferos. El cloruro sódico es bombeado activamente desde la rama ascendente del asa de Henle, y el agua sale pasivamente de la rama descendente, que es impermeable para el cloruro sódico. El cloruro sódico y la urea, reabsorbidos a nivel del conducto colector, aumentan la concentración osmótica en la médula del riñón, creando un gradiente osmótico relacionado con el control de la reabsorción del agua en el conducto colector.

orina concentrada está relacionada con el asa de Henle y los conductos colectores. El funcionamiento de estas estructuras trae como consecuencia la formación de un gradiente osmótico en el riñón, tal y como se representa en la Figura 33-14. En la corteza, el líquido intersticial es isosmótico con respecto a la sangre, pero en las zonas más internas de la médula, la concentración osmótica es hasta cuatro veces más alta que la de la sangre (en los roedores y los mamíferos que viven en los desiertos, que pueden producir una

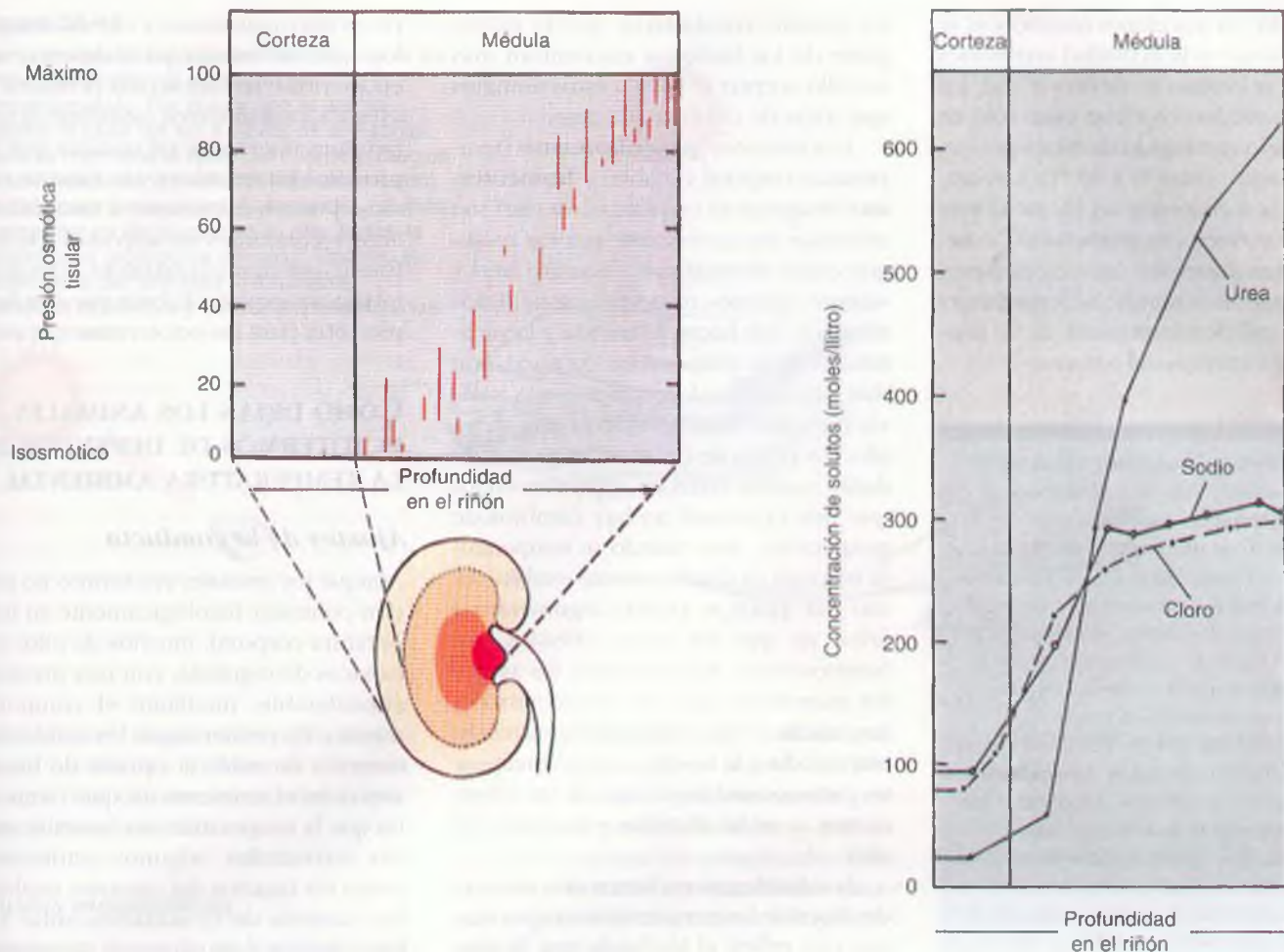
orina muy concentrada, el gradiente osmótico es mucho mayor que en el hombre). Las elevadas concentraciones osmóticas se consiguen por un intercambio de iones en el asa de Henle, mediante un sistema **multiplicador contracorrente**. El término «contracorrente» hace referencia a que el fluido se mueve en direcciones opuestas por las dos ramas del asa de Henle: hacia abajo por la rama descendente y hacia arriba por la rama ascendente. El término «multiplicador» indica el incremento de la con-

centración osmótica en la médula que se consigue por el intercambio de iones entre las dos ramas del asa.

Las características funcionales del sistema son las siguientes: La rama descendente del asa de Henle es permeable al agua pero impermeable a los solutos, mientras que la rama ascendente es relativamente impermeable tanto al agua como a los solutos. El cloruro sódico es transportado activamente fuera de la porción gruesa de la rama ascendente y pasa a los fluidos de los tejidos circundantes (Figura 33-14). A medida que el líquido intersticial que rodea el asa se va concentrando más con los solutos, el agua va entrando de forma pasiva en la rama descendente. El fluido tubular en la base del asa, ahora más concentrado, se desplaza hacia la rama ascendente, donde se bombea hacia afuera todavía más cloruro sódico. De esta manera, el efecto del transporte activo de iones en la rama ascendente se multiplica a medida que aumenta la entrada de agua desde la rama descendente y el fluido que llega a la rama ascendente se hace más concentrado. La urea también contribuye significativamente a la concentración del fluido tisular en el fondo del asa, reabsorbiéndose en el conducto colector que se sitúa en paralelo (Figuras 33-14 y 33-15).

El ajuste final de la concentración de la orina no ocurre en las asas de Henle, sino en los conductos colectores. La orina en formación que entra en el túbulo distal desde el asa de Henle es diluida (debido al bombeo activo de sal), y se diluye aún más por la reabsorción activa de más cloruro sódico en el túbulo distal. La orina en formación, baja en solutos pero con urea, pasa a continuación al conducto colector. Debido a la elevada concentración de solutos alrededor del conducto colector, el agua es bombeada hacia fuera de la orina. A medida que la concentración de la orina aumenta, la urea también se difunde y se añade a la presión osmótica elevada en la médula renal (Figura 33-15).

La cantidad de agua recuperada y la concentración final de la orina dependen de la permeabilidad de las paredes del conducto colector. Ésta está controlada por la **hormona antidiurética** (ADH, o vasopresina), que es liberada por el lóbulo posterior de la hipófisis (neurohipófisis). La liberación de esta hormona está controlada a su vez por receptores especiales del

**Figura 33-15**

Concentración osmótica del fluido tisular en el riñón de los mamíferos. El fluido tisular es isosmótico en la corteza renal (a la izquierda del diagrama), pero aumenta constantemente a través de la médula del riñón, y alcanza un máximo en el punto en que la orina penetra en el uréter.

encéfalo, que constantemente detectan y miden la presión osmótica de la sangre. Cuando ésta aumenta, por ejemplo durante una deshidratación, se libera más ADH desde la hipófisis. La ADH aumenta la permeabilidad del conducto colector, probablemente aumentando el tamaño de los poros en la membrana del conducto. Entonces, a medida que el fluido en el conducto colector va pasando por la región hiperosmótica de la médula renal, el agua atraviesa los poros y pasa al fluido intersticial que le rodea, y de allí es conducida a la circulación sanguínea (Figura 33-10). La orina pierde agua y se hace cada vez más concentrada. Si ésta es la secuencia de pasos durante la deshidratación, es fácil imaginar la respuesta del sistema ante una hiperhidratación: la liberación de ADH por la hipófisis cesa, los poros de las paredes del conducto colector se cierran y se excreta un volumen grande de orina diluida.

La capacidad variable de diferentes mamíferos para formar una orina concentrada está íntimamente relacionada con la longitud de sus asas de Henle. El castor, que no tiene ninguna necesidad de conservar agua en el medio en que vive, presenta asas cortas, y puede concentrar su orina a solamente el doble que su plasma sanguíneo. Los hombres, con asas relativamente más largas, pueden formar una orina 4,2 veces más concentrada que el plasma sanguíneo. Como es fácil suponer, los mamíferos de los desiertos tienen capacidades de concentración de orina muy superiores. El camello puede producir orina 8 veces más concentrada que el plasma; el gerbillo, 14 veces, y el ratón saltador australiano, 22 veces. En esta criatura, el mayor concentrador de orina conocido, las asas de Henle se extienden hasta el extremo de una larga papila renal que llega hasta la mismísima boca del uréter.

REGULACIÓN DE LA TEMPERATURA

Hemos visto que un problema fundamental para los animales es mantener su medio interno en un estado que permita el funcionamiento celular normal. Los procesos bioquímicos son sensibles a los ambientes químicos, y hasta aquí hemos examinado cómo se estabilizaban dichos ambientes químicos. Las reacciones bioquímicas también son extremadamente sensibles a la temperatura. Todas las enzimas tienen una temperatura óptima; a temperaturas diferentes de este óptimo, la función de la enzima se ve entorpecida. Cuando la temperatura corporal desciende demasiado, los procesos metabólicos se ralentizan y la cantidad de energía que los animales pueden dedicar a sus actividades y a la reproducción se reduce. Si la temperatura del cuerpo sube

demasiado, las reacciones metabólicas se desequilibran, y la actividad enzimática se altera o incluso se destruye. Así, los animales pueden vivir con éxito sólo en un intervalo restringido de temperaturas, normalmente entre 0 y 40 °C. Los animales deben encontrar un hábitat donde no se encuentren con temperaturas extremas, o bien desarrollar unos mecanismos que les permitan regular su temperatura corporal independientemente de las temperaturas extremas del entorno.

Una diferencia de temperatura de 10 °C se ha convertido en un estándar que se usa para medir la sensibilidad a la temperatura de una función biológica. Este valor, denominado Q_{10} , se determina (para intervalos de temperatura de 10 °C exactamente) dividiendo, simplemente, el valor del ritmo de una función (como la tasa metabólica o la velocidad de una reacción enzimática) a la mayor temperatura, por el valor del ritmo de esa misma función a la menor temperatura en que puede producirse. En general, las reacciones metabólicas tienen unos valores de Q_{10} de aproximadamente 2,0 a 3,0. Los procesos puramente físicos tienen valores de Q_{10} mucho menores, generalmente próximos a 1,0.

ECTOTERMIA Y ENDOTERMIA

Los términos «sangre fría» y «sangre caliente» se han utilizado frecuentemente para dividir a los animales en dos grupos: invertebrados y vertebrados que son fríos al tacto, y aquellos otros, como los humanos, los demás mamíferos y las aves, que no lo son. Es cierto que la temperatura corporal de los mamíferos y aves normalmente, aunque no siempre, supera a la del ambiente, pero un animal de «sangre fría» no está necesariamente frío. Los peces y los insectos tropicales, así como los reptiles que están tomando el sol, pueden tener una temperatura corporal igual, o incluso superior, a la de los propios mamíferos. Además hay muchos mamíferos de «sangre caliente» que hibernan, llegando sus temperaturas corporales a aproximarse al punto de congelación del agua. Por tanto, los términos «sangre caliente» y «sangre fría» son enormemente subjetivos y poco concretos, aunque están tan firmemente enraizados

en nuestro vocabulario, que la mayor parte de los biólogos encuentran más sencillo aceptar el uso de estos términos que tratar de cambiar a la gente.

Los términos **poiquilotermo** (temperatura corporal variable) y **homeotermo** (temperatura corporal constante) son utilizados frecuentemente por los zoólogos como alternativas a «sangre fría» y «sangre caliente», respectivamente. Estos términos, que hacen referencia a la variabilidad de la temperatura corporal, son más precisos e informativos, pero todavía presentan algún problema. Por ejemplo, los peces de las grandes profundidades marinas viven en ambientes en los que prácticamente no hay cambios de temperatura. Aun cuando su temperatura corporal es absolutamente estable, día tras día, poco se podría argumentar a favor de que los peces abisales son homeotermos. Además entre las aves y los mamíferos, que son homeotermos, hay muchos cuyas temperaturas cambian entre el día y la noche, o estacionalmente, como ocurre en el caso de los hibernantes, o en las distintas estaciones del año.

Los fisiólogos prefieren otra manera de describir las temperaturas corporales, una que refleje el hecho de que la temperatura de un animal es el resultado de un equilibrio entre la ganancia y la pérdida de calor. Todos los animales producen calor a partir de su metabolismo celular, pero en muchos casos el calor es expulsado a medida que se produce. En estos animales, los **ectotermos**, y la gran mayoría de los animales pertenecen a este grupo, la temperatura corporal está determinada únicamente por el ambiente. Muchos ectotermos pueden utilizar su entorno mediante comportamientos para seleccionar zonas con una temperatura más favorable, por ejemplo, tomando el sol, pero la fuente de energía que utilizan para incrementar su temperatura corporal procede del ambiente, y no de su propio cuerpo. Por el contrario, algunos animales son capaces de producir y retener suficiente calor como para elevar su propia temperatura corporal por encima de la del entorno, pero a un nivel estable. Ya que la fuente de su calor corporal es interna, reciben el nombre de **endotermos**. En el Reino Animal son escasos, y son las aves y los mamíferos, así como unos pocos reptiles y algunos

peces muy nadadores, y ciertos insectos, los que, al menos parcialmente, son endotermos. La endotermia permite a las aves y a los mamíferos estabilizar su temperatura interna de tal manera que los procesos bioquímicos y la función nerviosa pueden mantenerse a unos niveles altos y constantes de actividad. De esta forma, pueden permanecer activos en invierno y explotar hábitat que son inexplorables para los ectotermos.

CÓMO DEJAN LOS ANIMALES ECTOTERMOS DE DEPENDER DE LA TEMPERATURA AMBIENTAL

Ajustes de la conducta

Aunque los animales ectotermos no pueden controlar fisiológicamente su temperatura corporal, muchos de ellos son capaces de regularla, con una precisión considerable, mediante el comportamiento. En primer lugar, los ectotermos tienen a menudo la opción de buscar zonas en el ambiente en que viven, en las que la temperatura sea favorable para sus actividades. Algunos ectotermos, como los lagartos del desierto, explotan los cambios de la radiación solar a lo largo del día para mantener su temperatura corporal relativamente constante (Figura 33-16). Por la mañana temprano, salen de sus madrigueras y toman el sol con el cuerpo aplastado contra el suelo para absorber una mayor cantidad de calor. A medida que el día se va haciendo más caluroso, pasan a situarse de cara al sol, para reducir así el área corporal expuesta, y levantan el cuerpo para aislarse del suelo caliente. En las horas más calurosas del día, los lagartos pueden volver a sus madrigueras. Más tarde, salen para tomar nuevamente el sol, cuando éste está bajo y la temperatura del aire descende.

Estos patrones de conducta ayudan a mantener una temperatura corporal relativamente constante entre 36° y 39 °C, mientras que la temperatura del aire oscila entre 29° y 44 °C. Algunos lagartos pueden tolerar mediodías muy calurosos sin protegerse. La iguana del desierto del sudoeste de los Estados Unidos prefiere una temperatura corporal de 42 °C cuanto está en plena actividad y puede tolerar subidas hasta los 47 °C, una temperatura que es letal para

Figura 33-16

Forma en que un lagarto del desierto regula su temperatura corporal mediante el comportamiento. Por la mañana el animal absorbe el calor del sol a través de su cabeza, mientras mantiene el resto del cuerpo protegido del aire fresco de la mañana. Más tarde saldrá del todo para tomar el sol. Al mediodía, cuando la temperatura de su cuerpo es alta, busca la sombra para protegerse del calor. Cuando la temperatura del aire baja al atardecer, abandona la sombra y descansa paralelo a los rayos solares.



todas las aves, los mamíferos y la mayoría de los demás reptiles. El término «sangre fría» claramente no debe aplicarse a estos animales.

Ajustes metabólicos

Incluso sin la ayuda de los ajustes del comportamiento que acabamos de describir, la mayoría de los ectotermos pueden ajustar sus ritmos metabólicos a la temperatura reinante, de tal manera que la intensidad del metabolismo permanezca prácticamente constante. Esto recibe el nombre de **compensación de la temperatura** y ello implica complejos ajustes bioquímicos y celulares. Estos ajustes permiten a un pez o a una salamandra, por ejemplo, tener el mismo nivel de actividad tanto en ambientes fríos como calurosos. Así, mientras los endotermos alcanzan la homeostasis metabólica regulando su temperatura corporal, los ectotermos logran casi lo mismo regulando directamente su metabolismo. Esto también es una forma de homeostasis.

REGULACIÓN DE LA TEMPERATURA EN LOS ANIMALES ENDOTERMOS

La mayor parte de los mamíferos tienen una temperatura corporal entre 36 y 38 °C, algo más baja que la de las aves,

que oscilan entre 40 y 42 °C. Estas temperaturas constantes se mantienen mediante un delicado equilibrio entre la producción y la pérdida de calor, y éste es un asunto ciertamente complicado, dado que estos animales constantemente alternan períodos de descanso con explosiones de actividad.

El calor está producido por el metabolismo del animal, que incluye la oxidación de los alimentos, el metabolismo celular basal y la contracción muscular. Los endotermos deben comer más que los ectotermos del mismo tamaño, ya que la mayor parte de la ingestión diaria de calorías es necesaria, en los endotermos, para producir calor, sobre todo con una temperatura ambiental fría. El calor se pierde por radiación, conducción y convección (movimiento del aire), a un ambiente más frío, y por evaporación del agua (Figura 33-17). Un ave o un mamífero pueden controlar ambos procesos de producción y pérdida de calor dentro de unos límites bastante amplios. Si el animal se enfría demasiado, puede aumentar su producción de calor con una mayor actividad muscular (mediante el ejercicio o tiritando), y disminuyendo la pérdida de calor con un mejor aislamiento. Si el animal se calienta en exceso, puede disminuir la producción de calor y aumentar su pérdida. Examinaremos estos procesos con los siguientes ejemplos.

Adaptaciones a los ambientes calientes

A pesar de las duras condiciones de los desiertos (calor intenso durante el día, frío durante la noche, y escasez de agua y de lugares donde cobijarse), muchos tipos de animales viven con éxito en ellos. Los mamíferos desérticos de menor tamaño son, fundamentalmente, **fosores** (están bien dotados para excavar galerías) o **nocturnos**, es decir, son activos durante la noche. Las temperaturas más bajas y la mayor humedad de las galerías ayudan a reducir la pérdida de agua por evaporación. Como se ha explicado antes (p. 658), algunos mamíferos del desierto, como las ratas canguro o las ardillas de tierra de los desiertos americanos, pueden, si lo precisan, obtener toda el agua que necesitan a partir de sus secos alimentos, sin llegar a beber jamás. Tales animales producen una orina muy concentrada y heces prácticamente secas.

Obviamente los grandes ungulados (mamíferos rumiantes dotados de pezuñas) de los desiertos no pueden escapar al calor excavando galerías. Animales como los camellos y los antílopes (gacelas, óryx y eland [antílope taurotragol]) poseen una serie de adaptaciones para enfrentarse con la deshidratación. Las del eland se muestran en la Figura 33-18. Los mecanismos para controlar la pérdida de

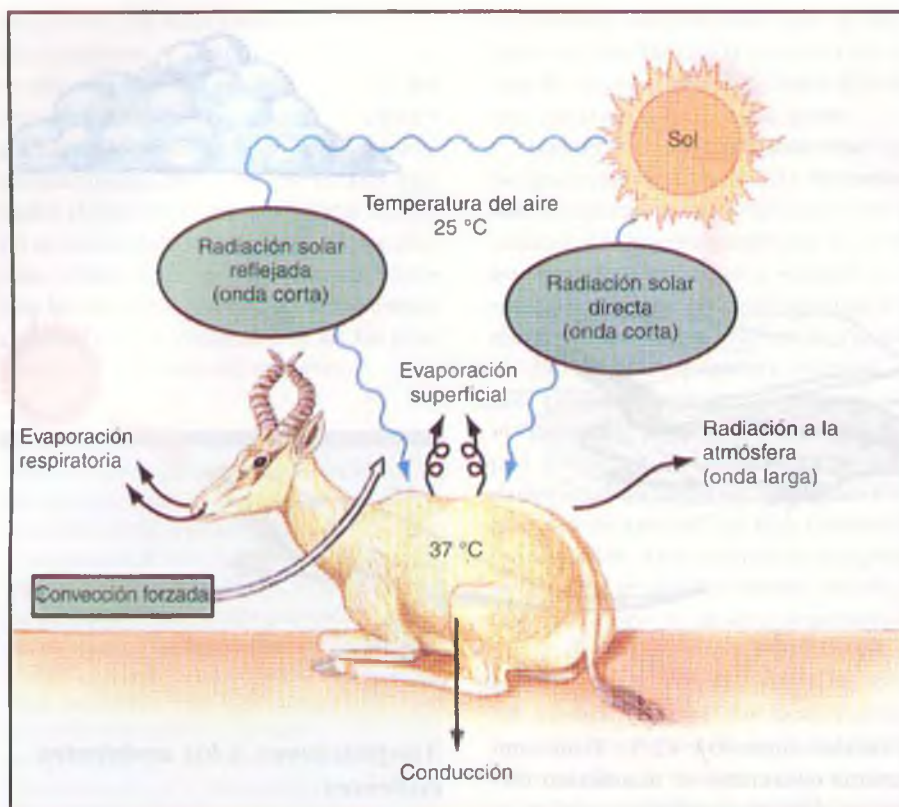


Figura 33-17

Intercambio de calor entre un animal y su ambiente durante un día caluroso. Las flechas azules indican las fuentes de ganancia neta de temperatura por el animal (todas ellas de radiación); las flechas negras indican las vías de pérdida neta de calor (enfriamiento evaporativo, conducción al suelo, radiación de onda larga a la atmósfera, y convección forzada por el aire). Si la temperatura del aire y la del suelo son más elevadas que la del animal las flechas de la convección forzada, conducción y radiación desde el espacio deben invertirse. Entonces el animal sólo puede perder calor por medio del enfriamiento evaporativo.

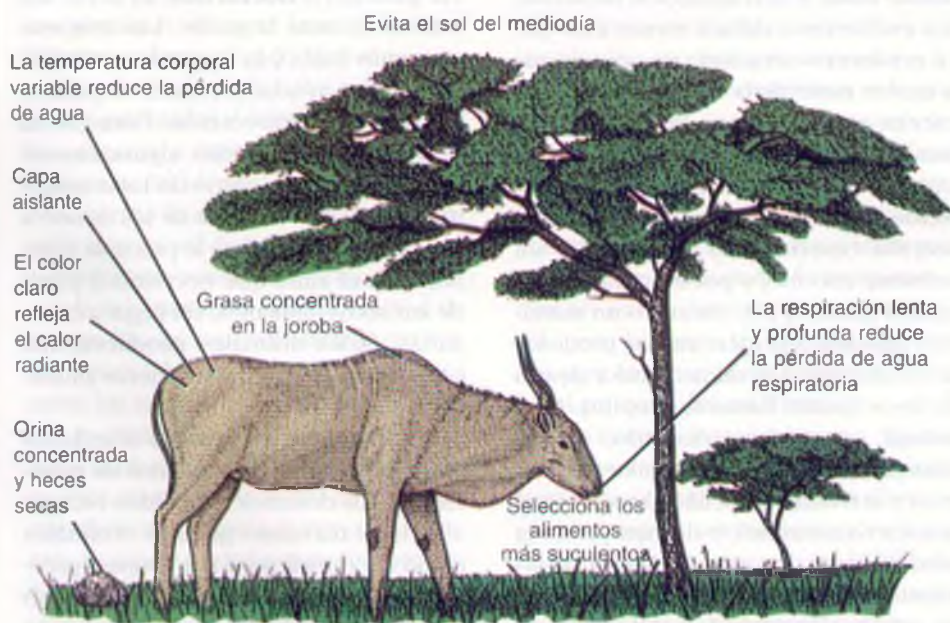


Figura 33-18

Adaptaciones fisiológicas y del comportamiento del eland común para mantener el equilibrio térmico en la cálida y árida sabana de África Central.

agua y evitar el sobrecalentamiento están íntimamente ligados. El lustroso color pálido de la piel refleja la luz incidente del sol, y la misma piel es un excelente aislante que actúa manteniendo el calor fuera del cuerpo. El calor se pierde por convección y por conducción en las partes inferiores del animal, en donde el pelaje es muy fino. El tejido adiposo, una reserva alimentaria esencial, se acumula en una joroba dorsal en vez de distribuirse uniformemente bajo la piel, donde podría impedir la pérdida de calor por radiación. El eland evita la pérdida de agua por evaporación, el único medio que tiene el animal para enfriarse cuando la temperatura ambiental es más alta que la del cuerpo, permitiendo que su temperatura corporal disminuya durante la fría noche y que después aumente lentamente durante el día, a medida que el cuerpo almacena el calor. Sólo cuando la temperatura corporal alcanza los 41 °C, el eland debe evitar un mayor aumento, mediante un **enfriamiento por evaporación**, sudando y jadeando. El agua también se conserva por medio de la producción de una orina muy concentrada y unas heces secas. Todas estas adaptaciones también están desarrolladas en un grado similar o incluso mayor, en los camellos, los mejor adaptados de todos los grandes mamíferos del desierto.

Adaptaciones a los ambientes fríos

En los ambientes fríos, los mamíferos utilizan dos mecanismos principales para mantener la homeotermia: (1) **disminución de la conductividad**, es decir, disminución de la pérdida de calor aumentando la efectividad del aislamiento; y (2) **aumento de la producción calórica**.

Es bien conocido el excelente aislamiento térmico que ofrece el grueso pelaje de los mamíferos árticos. En todos los mamíferos que viven en regiones frías de la Tierra, el grosor del pelaje aumenta en invierno, a veces hasta en un 50%. La gruesa borra constituye la capa aislante principal, mientras que los pelos largos y más visibles protegen frente al desgaste y ofrecen una coloración protectora. No obstante, y en contra de lo que ocurre en el tronco del cuerpo, que está bien aislado, las extremidades (patas,

cola, nariz y oídos) de los animales árticos no pueden estar tan bien aisladas y quedan expuestas a enfriamientos rápidos. Para evitar que estas partes se conviertan en las principales vías de pérdida de calor, se les permite enfriarse a temperaturas bajas, a veces próximas al punto de congelación. A medida que la sangre caliente arterial fluye dentro de una pata, por ejemplo, el calor pasa directamente de la arteria a la vena y es devuelto a la masa corporal (Figura 33-19). Este mecanismo evita la pérdida del valioso calor corporal a través de las regiones distales de la pata, mal aisladas. Como consecuencia de este **sistema de intercambio calórico periférico**, las patas y pies deben operar con temperaturas bajas. Las temperaturas de los pies del zorro ártico y del caribú están muy poco por encima del punto de congelación; de hecho, puede ser incluso inferior a 0 °C en las pezuñas y en los cojinetes plantares. Para mantener flexible y móvil el pie a temperaturas tan bajas, la grasa en las extremidades tiene un punto de congelación muy bajo, hasta 30 °C más bajo que el de la grasa corporal normal.

En condiciones de frío intenso, todos los mamíferos pueden producir más calor **aumentando la actividad muscular**, bien por medio del ejercicio o por el acto de tiritar. Todos estamos familiarizados con la efectividad de ambas actividades. Una persona puede aumentar su producción de calor más de 18 veces con una tiritona violenta, cuando está expuesta a un frío máximo. Otra fuente de calor es el aumento de la oxidación de los alimentos, especialmente las reservas de grasa parda. Este mecanismo se denomina **termogénesis no tiritante**.

Los pequeños mamíferos, como los lemmings, las ratas y los ratones, se enfrentan al problema de un ambiente frío de una manera bien distinta. Estos pequeños animales no siempre están bien aislados como los grandes mamíferos, porque el grosor del pelaje está limitado por la necesidad de mantener la movilidad. Por esta razón, estos animales han explotado con éxito las excelentes propiedades aislantes de la nieve, y viven bajo ella en pequeñas galerías excavadas en el suelo del bosque, donde además también encuentran su alimen-

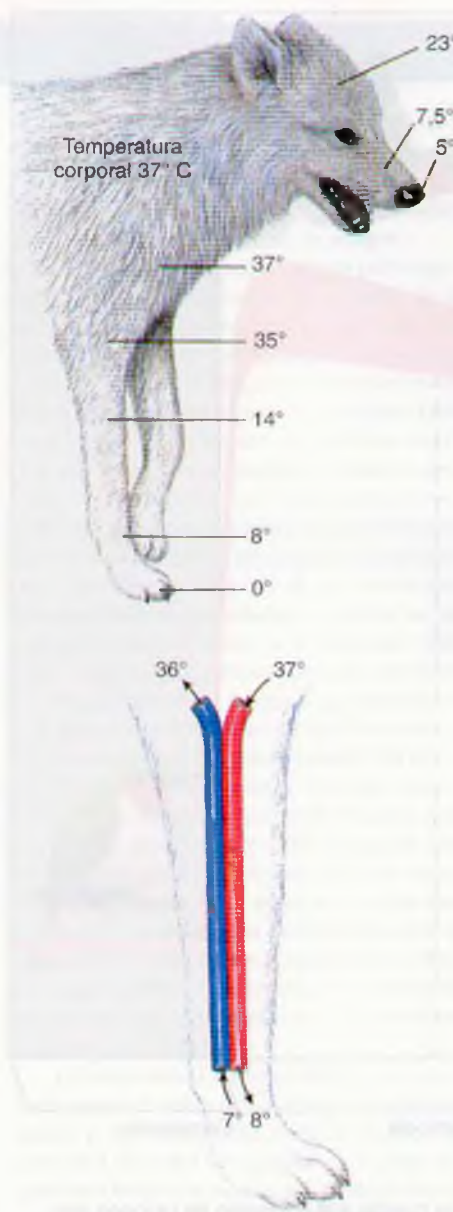


Figura 33-19

Intercambio calórico periférico (de contracorrientes) en la pata del lobo ártico. El diagrama superior muestra cómo se enfrían las extremidades cuando el animal se expone a las bajas temperaturas ambientales. El esquema inferior muestra un fragmento de una arteria y una vena de la pata anterior, en donde se puede ver la forma en que se intercambia calor entre la sangre arterial, que se dirige hacia el pie, y la sangre venosa, que retorna hacia el cuerpo. De esta forma se consigue evitar la pérdida de calor corporal.

to. En este **ambiente subnívico**, la temperatura rara vez baja de los -5 °C, aunque la temperatura del aire pueda ser de -50 °C. El aislamiento de la nieve disminuye la conductividad térmica de los pequeños mamíferos, de la misma forma

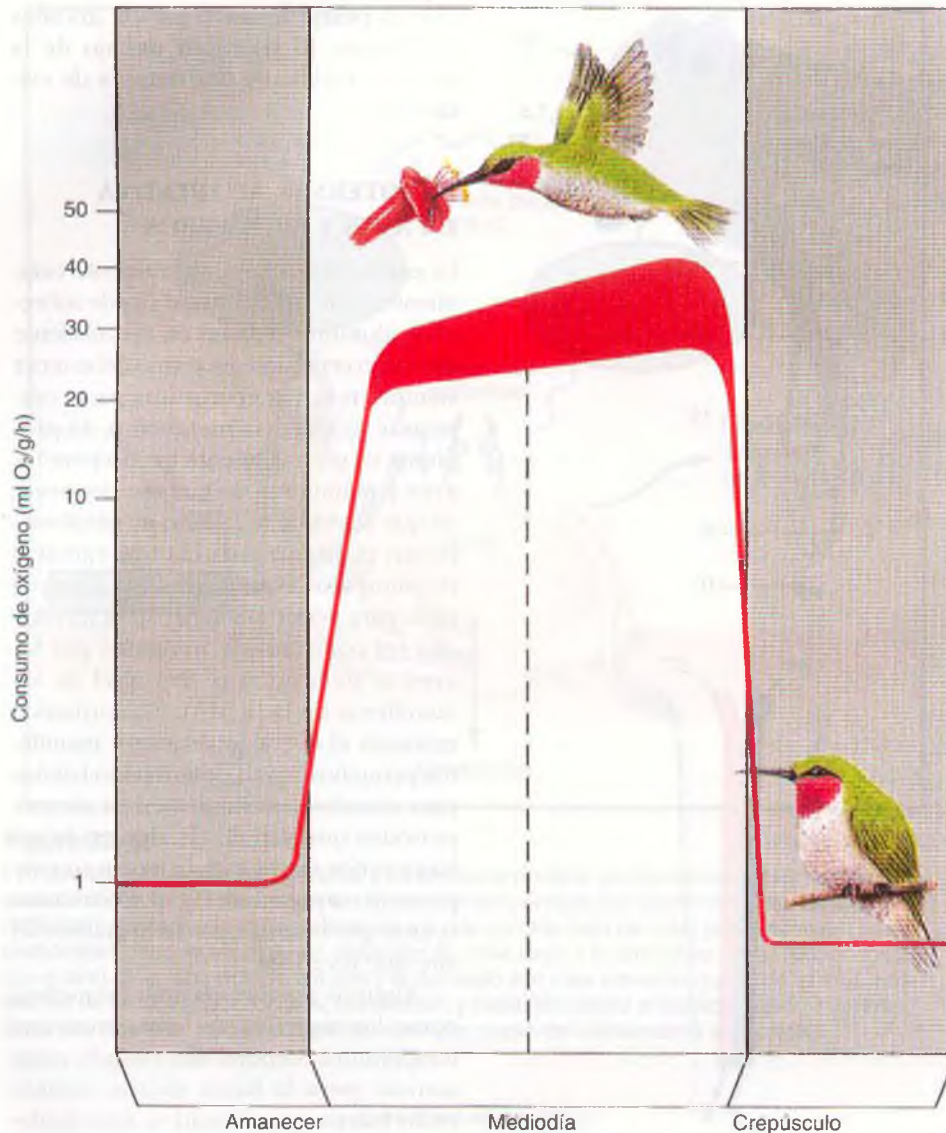
que el pelaje lo hace en los grandes mamíferos. El vivir por debajo de la nieve es realmente una manera de evitar el frío.

HIPOTERMIA ADAPTATIVA EN AVES Y MAMÍFEROS

La endotermia es energéticamente cara. Mientras que un ectotermo puede sobrevivir durante semanas en un ambiente frío sin comer, un endotermo debe tener siempre reservas energéticas para compensar su alta tasa metabólica. El problema es especialmente agudo para las aves y mamíferos de tamaño pequeño, ya que debido a su intenso metabolismo, deben consumir cada día una cantidad de alimentos equivalente a su propio peso para poder mantener su homeotermia (el consumo de alimentos por las aves se trata en la p. 584, y el de los mamíferos en la p. 613). No sorprende entonces el que algunas aves y mamíferos pequeños hayan desarrollado hábitos para abandonar la homeotermia durante períodos que van desde algunas horas hasta varios meses y disminuyan su temperatura corporal hasta igualarla o situarla justo por encima de la temperatura del aire que les rodea.

Algunos mamíferos muy pequeños, como los murciélagos, mantienen una temperatura corporal alta cuando están activos, pero la bajan mucho cuando están inactivos o dormidos. Esto recibe el nombre de **letargo diario**, una hipotermia adaptativa que proporciona un enorme ahorro de energía a los pequeños endotermos que, con una temperatura corporal normal, nunca están más de unas pocas horas sin hambre. Los colibríes también pueden bajar su temperatura corporal durante la noche, cuando tienen pocos alimentos disponibles (Figura 33-20).

Muchos mamíferos de pequeño y mediano tamaño, de regiones nortenas templadas, solucionan el problema de la escasez de alimento y las bajas temperaturas del invierno entrando en un estado de sopor, prolongado y controlado: la **hibernación**. Los auténticos hibernadores, como las ardillas de tierra, los ratones saltadores, las marmotas y afines (Figura 33-21), se preparan para la hibernación acumulando grandes cantidades de grasa corporal. La entrada en hiber-

**Figura 33-20**

Letargo diario en los colibríes. La temperatura del cuerpo y el consumo de oxígeno son elevados cuando los colibríes están activos durante el día, pero disminuyen hasta 1/20 de estos niveles cuando los colibríes se aletargan al atardecer. El letargo hace que disminuyan notablemente las demandas de energía que se pueden obtener a partir de las limitadas reservas de este pájaro.

nación es gradual. Después de una serie de «ensayos», durante los cuales la temperatura corporal disminuye unos pocos grados y después vuelve a la temperatura normal, el animal se enfría hasta alcanzar una diferencia de 1 °C, o menos, con la temperatura ambiental. El metabolismo disminuye a una fracción del normal. En las ardillas de tierra, por ejemplo, el ritmo respiratorio disminuye, respecto al

normal de 200 inspiraciones por minuto, a 4 ó 5 por minuto, y el ritmo cardíaco pasa de 150 a 5 latidos por minuto. Durante la fase de reactivación, el animal hibernante produce calor, tanto tiritando violentamente como por medio de la termogénesis no tiritante.

Algunos mamíferos como los osos, los tejones, los mapaches y las zarigüeyas entran en sueños prolongados durante el

invierno, aunque sin una disminución aparente de su temperatura corporal, lo que no puede considerarse como una auténtica hibernación. Los osos de los bosques del norte pueden permanecer escondidos en su guarida durante varios meses. El ritmo cardíaco de un oso puede disminuir de 40 a 10 latidos por minuto, pero su temperatura corporal permanece normal, y el oso puede despertar si se le molesta lo suficiente. Cierta intrépido pero inconsciente biólogo, aprendió rápidamente con qué facilidad se despierta un oso «hibernante» cuando entró en su guarida e intentó tomarle la temperatura rectal con un termómetro.

**Figura 33-21**

Marmota *Marmota monax* (orden Rodentia) hibernando en una madriguera que se ha puesto al descubierto mientras el animal dormía, ajeno a la intrusión. Las marmotas inician su hibernación a finales de septiembre, cuando el tiempo es todavía bastante caluroso, y pueden dormir durante seis meses. El animal se vuelve rígido y muy frío al tacto. La respiración es imperceptible y muy lenta (aproximadamente una inspiración cada cinco minutos). Aunque parece muerta, la marmota podría despertar si la temperatura de la madriguera bajase peligrosamente.

Resumen

A lo largo de la vida, la materia y la energía pasan a través del cuerpo, produciendo perturbaciones del estado fisiológico interno. La homeostasis, la capacidad del organismo para mantener la estabilidad interna a pesar de esas perturbaciones, es una característica de todos los seres vivos. La homeostasis supone la actividad coordinada de varios mecanismos fisiológicos y bioquímicos, y es posible relacionar los principales sucesos de la evolución animal con el incremento de la independencia interna respecto a los cambios que se producen en el medio circundante. En este capítulo hemos examinado dos aspectos de la homeostasis: (1) la capacidad variable de los animales para estabilizar la composición osmótica y química de la sangre, y (2) la capacidad de los animales para regular su temperatura e independizarse de los cambios de temperatura del ambiente.

La mayor parte de los invertebrados marinos pueden depender de la estabilidad del océano con el que son osmóticamente conformes, o deben ser capaces de tolerar grandes fluctuaciones de la salinidad ambiental. Algunos de estos últimos presentan una capacidad limitada de regulación osmótica, esto es, un poder limitado para neutralizar cambios osmóticos internos, a través del desarrollo de órganos reguladores especializados. Todos los animales que viven en agua dulce son hiperosmóticos con respecto a su medio, y han desarrollado mecanismos para recuperar sales a partir del agua y bombear el exceso de ésta que penetra osmóticamente en su cuerpo.

Todos los vertebrados, con la excepción de los mixines, presentan una excelente homeostasis osmótica. Los osteictios marinos mantienen sus fluidos corporales marcadamente hipos-

móticos en relación con su medio, bebiendo agua marina y destilándola fisiológicamente. Los elasmobranchios (tiburones y afeines) han adoptado una estrategia de casi conformidad osmótica, reteniendo urea en su sangre.

El riñón es el principal órgano para regular la composición química y osmótica de la sangre. En todos los metazoos, el riñón es una modificación de un patrón común: una estructura tubular que forma orina introduciendo una secreción fluida filtrada de la sangre o del líquido intersticial, dentro de un túbulo en el que esa secreción se modifica selectivamente para formar orina. Los vertebrados terrestres presentan riñones particularmente complejos, ya que deben ser capaces de regular estrechamente el contenido de agua en la sangre, equilibrando sus pérdidas y ganancias. La unidad excretora básica es la nefrona, compuesta por un glomérulo donde se produce un ultrafiltrado de la sangre, y por un túbulo nefrítico donde la orina en formación es modificada selectivamente por el epitelio del túbulo. El agua, las sales y otros materiales aprovechables pasan, tras ser reabsorbidos, a la circulación peritubular, y ciertos desechos son secretados desde la circulación a la orina. Todos los mamíferos y algunas aves pueden producir una orina más concentrada que la sangre, por medio de un sistema de contracorriente multiplicador localizado en el asa de Henle, una especialización que no poseen los vertebrados inferiores.

La temperatura tiene un efecto muy marcado sobre el ritmo de las reacciones bioquímicas y, por ello, sobre el metabolismo y la actividad de todos los animales. Los animales pueden clasificarse según sea su temperatura corporal variable (poiquiloterms) o estable

(homeotermos), o por la fuente del calor corporal, externa (ectotermos) o interna (endotermos).

Los ectotermos se liberan parcialmente de sus limitaciones térmicas, bien buscando hábitat con temperaturas favorables, por comportamientos de termorregulación, o ajustando su metabolismo a la temperatura reinante mediante alteraciones bioquímicas.

Las aves y los mamíferos endotermos se diferencian de los ectotermos en que poseen una tasa de producción de calor metabólico más elevada y una tasa de conductividad del calor del cuerpo mucho más baja. Mantienen su temperatura corporal constante equilibrando la producción con la pérdida de calor.

Los pequeños mamíferos de hábitat calientes escapan de las altas temperaturas y reducen la pérdida de agua por evaporación excavando galerías. Los mamíferos grandes emplean diversas estrategias para enfrentarse a la exposición directa al calor, como reflejar los rayos del sol, almacenar el calor de cuerpo o enfriarse mediante la evaporación de agua.

Los animales endotermos de hábitat fríos mantienen su temperatura corporal, disminuyendo la pérdida de calor con pelajes o plumajes gruesos, y con enfriamientos periféricos, así como mediante el incremento de la producción de calor mediante una termogénesis tiritante o no tiritante.

La hipotermia adaptativa es una estrategia utilizada por mamíferos y aves de pequeño tamaño, para disminuir las demandas energéticas durante periodos de inactividad (letargo diario) o periodos de frío prolongado y escasa disponibilidad de alimento (hibernación).

Cuestionario

1. Defina la homeostasis y explique por qué la estabilidad del fluido corporal puede considerarse como un estado de equilibrio *dinámico*.
2. Diferencie entre los siguientes pares de términos: conformidad osmótica y regulación osmótica; estenohalino y eurihalino; hiperosmótico e hiposmótico.
3. Explique por qué los peces óseos marinos, pero no los de agua dulce, deben beber agua del mar para mantener el equilibrio osmótico.
4. La mayoría de los invertebrados marinos son conformistas osmóticos. ¿En qué se

- diferencia la composición de su fluido corporal con respecto a la de los condriktos (tiburones y rayas), que también están casi en equilibrio osmótico con su ambiente.
5. ¿Qué estrategia debe emplear la rata canguro para sobrevivir en el desierto sin beber nada de agua?
6. ¿Qué animales poseen glándulas salinas? ¿Cuál es su función?
7. Explique la función de las vacuolas pulsátiles basándose en la siguiente afirmación: Para expulsar una cantidad de líquido equivalente, en volumen, al volumen del propio animal, un

- protozoo de agua dulce requiere de 4 a 53 minutos, y otras especies marinas necesitan entre 2 y 5 horas.
8. ¿En qué se diferencian, estructural y funcionalmente, un protonefridio y un nefridio verdadero (metanefridio)? ¿En qué se parecen?
9. Describa los estados del desarrollo de los riñones de los amniotas. ¿En qué se diferencia la secuencia del desarrollo en los anfibios y en los peces?
10. ¿En qué se parecen, estructural y fisiológicamente, el nefridio de las lombrices de tierra y la nefrona humana?

11. Describa lo que sucede en los siguientes estados de la formación de la orina en la nefrona de los mamíferos: filtración, reabsorción tubular y secreción tubular.
12. Explique cómo circula el cloruro sódico entre las ramas ascendente y descendente del asa de Henle del riñón de los mamíferos, y las características de estos túbulos especialmente permeables, que hacen que se alcancen en la médula renal unas concentraciones osmóticas elevadas.
13. Explique cómo controla la hormona antidiurética (vasopresina) la excreción de agua en el riñón de los mamíferos.
14. Defina los siguientes términos y comente sus limitaciones (si las hay), referidos a las relaciones térmicas de los animales: poiquilothermia, homeothermia, ectothermia, endothermia.
15. Defienda la frase siguiente: «Tanto los ectotermos como los endotermos alcanzan homeostasis metabólica en ambientes con temperaturas variables, pero ambos emplean estrategias fisiológicas completamente diferentes».
16. Los grandes mamíferos viven con éxito tanto en los desiertos como en el Ártico. Describa las diferentes adaptaciones que utilizan para mantener la homeothermia en estos ambientes.
17. Explique por qué es ventajoso para ciertas aves y mamíferos pequeños abandonar la homeothermia durante periodos breves o extensos de sus vidas.

Bibliografía

Ver también la Bibliografía general de la Parte IV, p. 783.

Cossins, A. R., y K. Bowler. 1987.

Temperature biology of animals.

London, Chapman y Hall. *Tratado exhaustivo sobre los ectotermos y los endotermos*.

Dantzler, W. H. 1989. Comparative physiology of the vertebrate kidney. *Tratado exhaustivo sobre el funcionamiento de los riñones de los vertebrados*.

Hardy, R. N. 1983. Homeostasis, ed. 2 The Institute of Biology's Studies in Biology no. 63, London, Edward Arnold. *Da a*

conocer la historia del concepto de homeostasis; en el capítulo final trata la regulación de la temperatura y la regulación osmótica.

Rankin, J. C., y J. Davenport. 1981. Animal osmoregulation. New York, John Wiley & Sons, Inc. *Tratado conciso y selectivo*.

Riegel, J. A. 1972. Comparative physiology of renal excretion. New York, Hafner Publishing Company. *Excelente perspectiva del sistema excretor tanto de los vertebrados como de los invertebrados*.

Schmidt-Nielsen, K. 1981. Countercurrent systems in animals. *Sci. Am.* **244**:118-

128 (May). *Explica cómo el sistema de contracorriente transfiere calor entre fluidos que se mueven en direcciones opuestas*.

Smith, H. W. 1953. From fish to philosopher. Boston, Little, Brown & Company. *Tratado clásico sobre la evolución del riñón de los vertebrados*.

Storrey, K. B., y J. M. Storey. 1990. Frozen and alive. *Sci. Am.* **263**:92-97 (Dec.). *Explica la forma en que algunos animales emplean distintas estrategias para sobrevivir completa o casi completamente congelados durante los meses de invierno*.

34

Fluidos internos,

*Inmunidad, circulación,
e intercambio gaseoso***El descubrimiento de William Harvey**

Durante toda la vida de un hombre, su corazón está incesantemente bombeando sangre por las arterias, los capilares y las venas: a razón de 5 litros por minuto aproximadamente: hasta que llega el momento de la muerte, a una edad normal, se ha contraído alrededor de 2500 millones de veces, y ha bombeado unas 300 000 toneladas de sangre. Cuando el corazón deja de latir, la vida también se acaba.

La gran importancia del corazón y de sus contracciones para la vida del hombre es bien conocida desde la antigüedad, probablemente desde que el hombre existe. No obstante, la circulación de la sangre, el hecho de que el corazón bombee la sangre hacia la circulación arterial y que se produzca su retorno a través de las venas, sólo se sabe desde hace unos pocos centenares de años. La primera descripción correcta del flujo sanguíneo la realizó el médico inglés William Harvey, que recibió fuertes críticas cuando lo publicó en 1628. Varios siglos antes, el anatomista griego Galeno había dicho que el aire entraba en el corazón a través de la tráquea y que la sangre podía pasar de un ventrículo al otro por unos «poros»

situados en el tabique interventricular. También creía que la sangre recorría desde el corazón todos los vasos y luego retornaba por el mismo camino, es decir, se producía un flujo y un reflujo. Aun cuando no había casi nada de cierto en esta idea, se mantuvo obstinadamente hasta la publicación de Harvey. Las conclusiones de Harvey estaban basadas en sólidas pruebas experimentales. Utilizó diversos animales para sus experimentos y fue criticado por los especialistas en anatomía humana, que decían que sólo ellos conocían la anatomía de los vertebrados, y no tenían conocimiento de la circulación sanguínea. Haciendo ligaduras en las arterias, Harvey observó que la región entre el corazón y la ligadura se hinchaba. Si la ligadura la realizaba en las venas, la hinchazón se producía más allá de la ligadura. Cuando cortaba los vasos, la sangre salía de las arterias por el extremo del corte más próximo al corazón, y con las venas sucedía lo contrario. Por medio de estos experimentos Harvey descubrió el esquema correcto de la circulación de la sangre, aunque no pudo ver los capilares que conectan los flujos arterial y venoso. ■

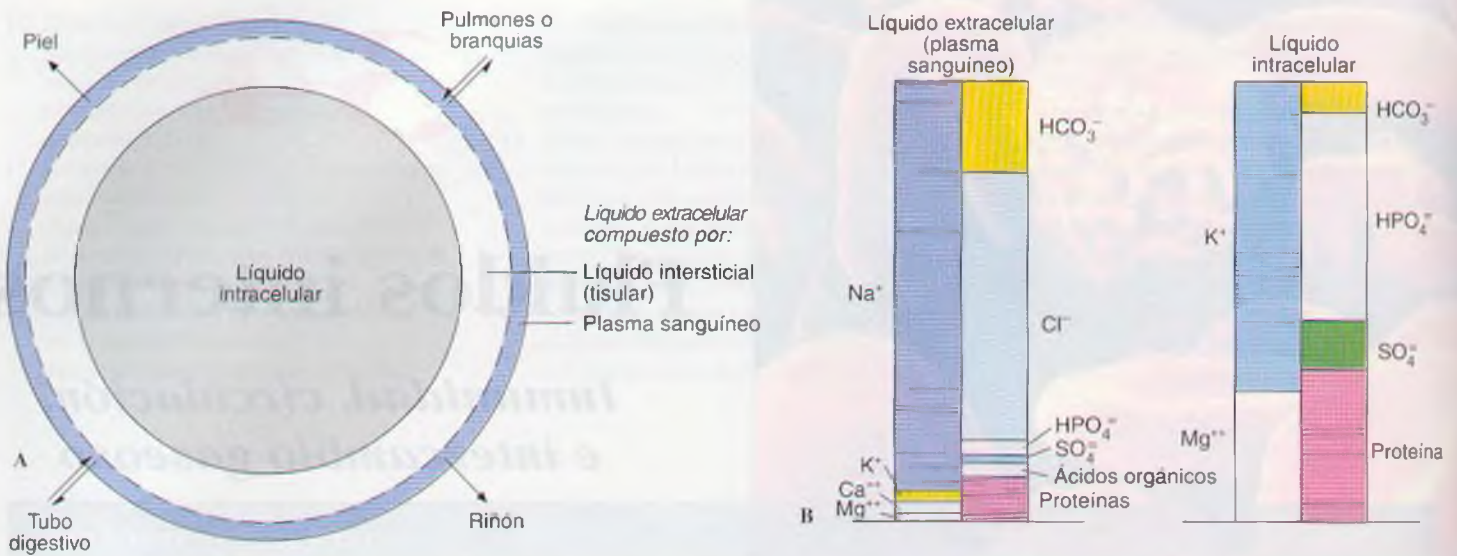


Figura 34-1

Compartimentos líquidos del cuerpo. A, Todas las células corporales pueden representarse como un único y gran compartimento líquido que está totalmente rodeado y protegido por el líquido extracelular (*medio interno*). Este líquido está constituido por el plasma y por el líquido intersticial. Todos los intercambios con el medio externo se producen a través del plasma. B, Composición electrolítica de los líquidos extracelular e intracelular. Se representa, a igual escala, la concentración total de cada uno de los principales constituyentes. En cada compartimento líquido hay igual cantidad de aniones (iones con carga negativa) y de cationes (iones con carga positiva). Como se puede ver, el sodio y el cloro son los electrolitos más abundantes en el plasma y están casi totalmente ausentes (presentan concentraciones muy bajas) en el líquido intracelular, y la concentración de proteínas es mucho más alta en el interior de las células.

Los organismos unicelulares viven en contacto directo con su medio. Obtienen los nutrientes y el oxígeno, y expulsan los residuos, directamente a través de su superficie celular. Estos organismos son tan pequeños que no necesitan sistemas especiales de transporte, ya que les bastan las corrientes que se producen en su citoplasma. Incluso algunas formas pluricelulares primitivas, como las esponjas, los cnidarios y los platelmintos, tienen una organización interna tan simple y unas demandas metabólicas tan bajas que no precisan de un sistema circulatorio. La mayoría de los organismos pluricelulares avanzados, por su tamaño, actividad y complejidad, necesitan de un sistema circulatorio especializado para transportar los nutrientes y los gases respiratorios, desde y hasta todos los tejidos de su cuerpo. Además de cubrir estas necesidades de transporte primario, los sistemas circulatorios han asumido otras funciones adicionales; transportan las hormonas hasta alcanzar los órganos diana donde, junto al sistema nervioso, controlarán las funciones del organismo. El agua, los iones y otros muchos componentes de los líquidos corporales, se distribuyen e intercambian entre diferentes órganos y tejidos. La respuesta eficaz frente a las enfermedades y las heridas se acelera enormemente

cuando se posee un sistema circulatorio eficaz. La homeotermia de las aves y los mamíferos depende fundamentalmente de la circulación sanguínea, gracias a la cual pueden conservar o disipar el calor, según sea necesario para mantener una temperatura corporal constante.

MEDIO INTERNO FLUIDO

El fluido corporal de un organismo unicelular es su citoplasma celular, un líquido gelatinoso en el que se encuentran flotando los diferentes sistemas de membranas y orgánulos celulares. En los animales pluricelulares, los fluidos corporales son de dos tipos principales, los **intracelulares** y los **extracelulares**. El fluido intracelular (también denominado líquido intracelular) se encuentra en el interior de todas las células del cuerpo. El fluido (o líquido) extracelular rodea externamente a las células (Figura 34-1A). De esta forma, las células, el lugar último en el que se producen todas las actividades metabólicas, están sumergidas en un medio líquido propio, el fluido extracelular, que amortigua los cambios físicos y químicos, en ocasiones graves, que se producen fuera del cuerpo. La importancia del líquido extracelular fue originalmente puesta de relieve por el gran fisiólogo francés Claude Bernard (Figura 34-2).



Figura 34-2

El francés Claude Bernard (1813-1878), uno de los fisiólogos de mayor prestigio en el Siglo XIX. Bernard creyó en la constancia del *milieu intérieur* (medio interno), que es el líquido extracelular que baña las células. Señaló que a través de este *milieu intérieur* se produce el intercambio de alimentos, desechos y gases, y los mensajeros químicos se distribuyen por el cuerpo. En uno de sus escritos decía: «Los organismos vivos en realidad no viven en el medio externo (aire o agua exterior) sino en su propio *milieu intérieur* líquido... que baña sus elementos tisulares.»

Tomado de J. F. Fulton & L. G. Wilson. *Selected Readings in the History of Physiology*. 1966. Por cortesía de Charles C. Thomas, Publisher, Springfield, Illinois.



Figura 34-3

Elementos formes de la sangre humana. Los glóbulos rojos, en los que se encuentra la hemoglobina, carecen de núcleo en el hombre y en otros mamíferos, pero en los demás vertebrados son siempre nucleados. Los diferentes leucocitos constituyen un sistema de células móviles para la protección del cuerpo. Las plaquetas intervienen en la coagulación de la sangre.

En los animales que tienen sistemas circulatorios cerrados (vertebrados, anélidos y otros pocos grupos de invertebrados; p. 346) el líquido extracelular se puede subdividir en **plasma sanguíneo** y **líquido intersticial (intercelular)** (Figura 34-1A). El plasma está contenido dentro de los vasos sanguíneos, mientras que el líquido intersticial, o fluido tisular, como también se le denomina, ocupa el espacio inmediato alrededor de las células. Los nutrientes y gases que pasan entre el plasma sanguíneo y las células han de atravesar esta estrecha barrera de fluidos. El líquido intersticial está formándose constantemente a partir del plasma, por filtración a través de las paredes de los capilares.

COMPOSICIÓN DE LOS FLUIDOS CORPORALES

Estos líquidos (plasma, intersticial e intracelular) difieren entre sí por la composición de sus solutos, pero todos ellos tienen una característica común: están formados principalmente por agua. Los animales, a pesar de su aspecto sólido, no son más que agua en un 70-90%. Por ejemplo, en el hombre aproximadamente un 70% de su peso es agua. De este porcentaje, un 50% es agua celular, un 15% líquido intersticial y el 5% restante corresponde al plasma sanguíneo. A través del plasma se produce el intercambio entre las células del cuerpo y el mundo exterior. Este intercambio de gases, nutrientes y desechos se realiza en órganos especializados (riñones, pulmones, branquias, tubo digestivo) y a través de la piel (Figura 34-1A).

Los fluidos corporales tienen disueltas muchas sustancias, tanto orgánicas como inorgánicas. Entre ellas, los electrolitos inorgánicos y las proteínas son las más importantes. Los **iones sodio, cloro y bicarbonato** son los electrolitos extracelulares más importantes, mientras que los **iones potasio, magnesio y fosfato**, junto con las **proteínas**, son los principales electrolitos intracelulares (Figura 34-1B). Estas diferencias son muy importantes y gracias a ellas se mantiene un flujo continuo de sustancias entre el interior y el exterior de las células. Los dos tipos de fluido extracelular, plasma y líquido intersticial, tienen una composición parecida, si bien el plasma es más rico en proteínas que, por su tamaño, no pueden atravesar los capilares para pasar al líquido intersticial.

COMPOSICIÓN DE LA SANGRE

Entre los invertebrados que carecen de sistema circulatorio (como los platelmintos o los cnidarios) no se puede diferenciar una «sangre» como tal. Estos animales poseen un líquido tisular, claro y de aspecto acuoso, en el que hay algunas células fagocitarias, unas pocas proteínas y una mezcla de sales parecida a la del agua del mar. La «sangre» de otros invertebrados algo más evolucionados, los que poseen sistemas circulatorios abiertos, es más compleja y a menudo se denomina **hemolinfa** (G. *haimo*, sangre + L. *lymph*a, agua). En los invertebrados que poseen sistemas circulatorios

cerrados, ya se puede apreciar una separación neta entre la sangre que circula por los vasos sanguíneos y el líquido tisular (o intersticial) que rodea dichos vasos.

En los vertebrados la sangre es un tejido líquido y complejo, constituido por plasma y por los denominados elementos formes, principalmente glóbulos rojos (también llamados eritrocitos o corpúsculos sanguíneos), que están suspendidos en el plasma. Mediante centrifugación pueden separarse los glóbulos rojos y los demás elementos formes del líquido sanguíneo, pudiéndose entonces observar que la sangre está compuesta por un 55% de plasma y un 45% de elementos formes, aproximadamente.

La composición de la sangre de los mamíferos es la siguiente:

Plasma

1. Agua 90%.
2. Sólidos disueltos, tales como proteínas plasmáticas (albúmina, globulinas, fibrinógeno), glucosa, aminoácidos, electrolitos, diversas enzimas, anticuerpos, hormonas, desechos metabólicos, y pequeñísimas cantidades de otras sustancias, tanto orgánicas como inorgánicas.
3. Gases disueltos, principalmente oxígeno, dióxido de carbono y nitrógeno.

Elementos formes (Figura 34-3)

1. Glóbulos rojos (eritrocitos), que contienen la hemoglobina encargada del transporte del oxígeno y del dióxido de carbono.

2. Glóbulos blancos (leucocitos), que actúan como fagocitos y células defensoras.
3. Fragmentos celulares (plaquetas de los mamíferos) o células (trombocitos de los demás vertebrados) que actúan en la coagulación de la sangre.

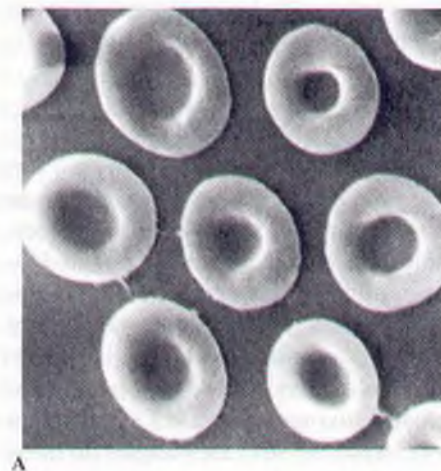
Las proteínas plasmáticas son un grupo de proteínas, de pequeño y gran tamaño, que realizan numerosas funciones. Los principales tipos de proteínas son: (1) **albúminas**, el tipo más abundante, que constituyen el 60% del total, y que contribuyen a mantener el equilibrio osmótico entre el plasma y las células del cuerpo; (2) **globulinas** (34% del total), un grupo de diferentes proteínas de elevado peso molecular, entre las que se encuentran las inmunoglobulinas y diferentes proteínas con núcleo metálico; y (3) **fibrinógeno**, una proteína de gran tamaño con un importante papel en la coagulación de la sangre. El **suero** sanguíneo es la parte del plasma en la que se encuentran las proteínas responsables de la formación de coágulos (ver más abajo).

Los glóbulos rojos, o **eritrocitos**, se encuentran en la sangre en cantidades enormes, aproximadamente 5,4 millones/mm³ de la sangre del varón adulto y 4,8 millones/mm³ en las mujeres. En los mamíferos y las aves, los glóbulos rojos se forman ininterrumpidamente, a partir de unos grandes eritroblastos nucleados que se localizan en la médula ósea roja (en otros vertebrados los glóbulos rojos se producen principalmente en los riñones y en el bazo). Durante la formación de los eritrocitos se sintetiza la hemoglobina y las células se dividen varias veces. En los mamíferos, el núcleo se contrae durante la eritrogénesis hasta quedar reducido a un pequeño residuo que, en un momento dado, termina desapareciendo. Otras muchas características de una célula típica también se pierden: ribosomas, mitocondrias y la mayor parte de los sistemas enzimáticos. Lo que queda es un disco bicóncavo, formado por una membrana a modo de bolsa en cuyo interior hay aproximadamente 280 millones de moléculas del pigmento sanguíneo de transporte, la hemoglobina. Aproximadamente un 33% del peso de un eritrocito es hemoglobina. La forma bicóncava (Figura 34-3) es una innovación propia de los mamíferos, que proporciona una mayor superficie para la

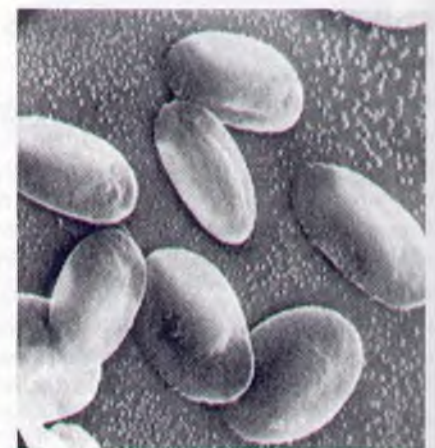
difusión de los gases que la que se consigue con una forma plana o esférica. Los restantes vertebrados poseen eritrocitos nucleados que, por regla general, tienen una forma elipsoidal (Figura 34-4).

Los eritrocitos tienen una vida media de aproximadamente cuatro meses. Durante ese tiempo recorren unos 1000 km pasando repetidas veces por los capilares, que en ocasiones son tan delgados que los eritrocitos han de doblarse para poder recorrerlos. Por último, se fragmentan y son rápidamente deglutidos por unas grandes células carroñeras llamadas **macrófagos**, que se encuentran en el hígado, la médula ósea roja y el bazo. El hierro de la hemoglobina se recupera y puede ser reutilizado; el resto del pigmento se convierte en **bilirrubina**, un pigmento biliar. Se estima que cada segundo se producen unos diez millones de eritrocitos y se destruyen otros tantos en el interior del cuerpo humano.

Los glóbulos blancos, o **leucocitos**, forman un sistema celular móvil para la protección del cuerpo. En la sangre de los adultos hay tan sólo unos 7500/mm³, es decir, aproximadamente un leucocito por cada 700 eritrocitos. Hay varios tipos de leucocitos: **granulocitos** (subdivididos en **neutrófilos**, **basófilos** y **eosinófilos**) y **agranulocitos**, entre los que se encuentran los **linfocitos** y los **monocitos** (Figura 34-3). El papel de los leucocitos en la defensa del cuerpo se discutirá posteriormente.



A



B

Figura 34-4

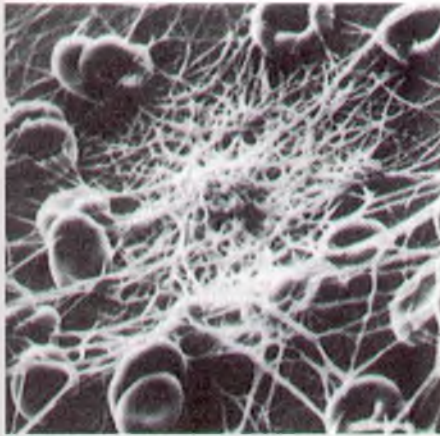
Eritrocitos de mamíferos y anfibios. **A**, Los eritrocitos de un jerbo son discos bicóncavos que contienen hemoglobina y están rodeados por un resistente estroma. **B**, Los eritrocitos de una rana son discos convexas, cada uno con su propio núcleo, que en esta micrografía electrónica de barrido puede apreciarse como una prominencia en el centro de cada célula. (Aumentos de los eritrocitos de mamífero, x 6300; eritrocitos de rana, x 2400).

HEMOSTASIS: PREVENCIÓN DE LA PÉRDIDA DE SANGRE

Los animales necesitan tener métodos para evitar la pérdida rápida de sus fluidos corporales tras una herida. Ya que la sangre fluye y se encuentra siempre bajo una considerable presión hidrostática, es muy vulnerable a pérdidas por hemorragia.

Cuando se daña un vaso, la musculatura lisa de sus paredes se contrae, reduciendo su luz, y en algunos casos la contracción es tan fuerte que el flujo sanguíneo se detiene por completo. Este primitivo, pero muy eficaz, mecanismo es empleado tanto por los invertebrados como por los vertebrados. Además de este sistema contra la pérdida de sangre, todos los vertebrados, así como algunos invertebrados de gran tamaño y muy activos, con alta presión sanguínea, poseen elementos celulares y proteínas especiales en la sangre que son capaces de formar tapones, o coágulos, en el lugar de la herida.

En los vertebrados, la **coagulación sanguínea** es el principal mecanismo de defensa hemostática. Los coágulos sanguíneos se forman como una red fibrosa a partir de una proteína plasmática, el **fibrinógeno**. La transformación del fibrinógeno en una malla de **fibrina** (Figura 34-5), en la que quedan retenidas las células sanguíneas, formándose así un coágulo gelatinoso, está catalizada por la enzima trombina, que se encuentra normalmente en la sangre en forma inactiva,

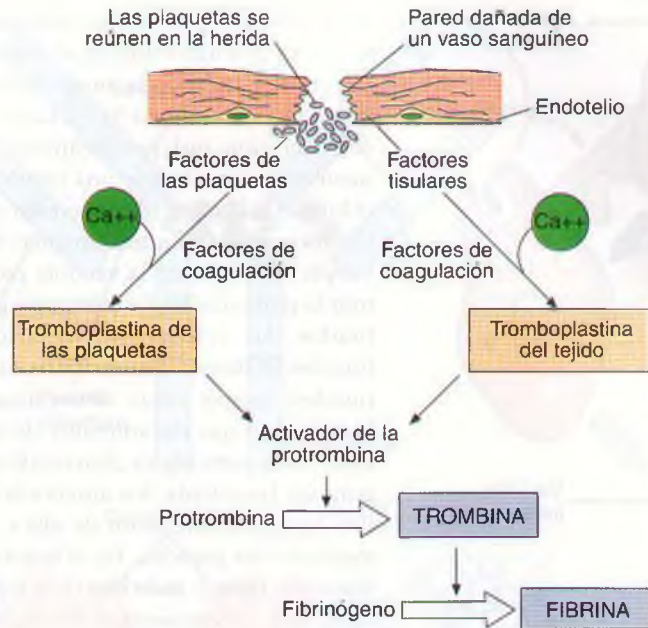
**Figura 34-5**

Eritrocitos humanos atrapados en un coágulo de fibrina. La coagulación se inicia tras un daño en un tejido, y al desintegrarse las plaquetas de la sangre, lo que hace que se desencadene una compleja serie de reacciones intravasculares que terminan con la transformación de una proteína plasmática, el fibrinógeno, en unos polímeros grandes, resistentes e insolubles de fibrina. Esta fibrina y los eritrocitos que quedan retenidos en ella, forman los coágulos sanguíneos que detienen la hemorragia. Probablemente por debajo de la malla de fibrina, que se aprecia en el centro, hay un grupo de plaquetas.

como **protrombina**, que ha de activarse para que se produzca la coagulación.

Las plaquetas de la sangre (Figura 34-3) desempeñan un papel muy importante en todo este proceso. Las plaquetas se originan en la médula ósea roja a partir de unas grandes células de las que periódicamente se van desprendiendo pequeñas porciones de citoplasma; es decir, las plaquetas son fragmentos celulares. En cada milímetro cúbico de sangre hay entre 150 000 y 300 000 plaquetas. Cuando la pared interna de un vaso, normalmente lisa, se altera, bien sea por una rotura o por el depósito de lípidos o de colesterol, las plaquetas se adhieren rápidamente a la superficie del vaso en ese punto y liberan tromboplastina y otros factores coagulantes. Estos factores, junto con los que proceden del tejido dañado y con iones de calcio, inician la transformación de la protrombina en trombina. Los distintos pasos de la formación de la fibrina están resumidos en la Figura 34-6.

La secuencia catalítica de dicho esquema es sumamente compleja, e implica la actuación de una serie de factores proteicos plasmáticos, cada uno de los cuales permanece inactivo hasta que es acti-

**Figura 34-6**

Fases de la formación de la fibrina.

vado por el factor anterior de la secuencia. Todas estas reacciones se producen en «cascada», de forma que cada sustancia obtenida provoca un gran incremento en la producción de la siguiente. Se han descubierto al menos 13 factores de coagulación sanguínea diferentes. La falta de un solo factor puede retrasar, o impedir, todo el proceso de la coagulación. ¿Cómo se ha desarrollado un mecanismo de coagulación tan complejo? Posiblemente es necesario que exista un sistema de seguridad capaz de responder ante cualquier tipo de hemorragia, interna o externa, que pudiera presentarse y que, además, no pueda activarse y formar peligrosos coágulos sin que se haya producido alguna herida.

En el hombre se conocen varios tipos de anomalías de la coagulación. Una de ellas, la hemofilia, es una enfermedad que se caracteriza por la imposibilidad de coagulación de la sangre, de manera que incluso heridas insignificantes pueden producir hemorragias importantes y constantes. Se debe a una rara mutación (aproximadamente en uno de cada 10 000 varones) en el cromosoma sexual X, que conlleva la falta congénita de uno de los factores de las plaquetas en los varones y en las mujeres homocigóticas. La llamada «enfermedad de los reyes» apareció en un momento determinado en Europa entre las familias reales, muy emparentadas,

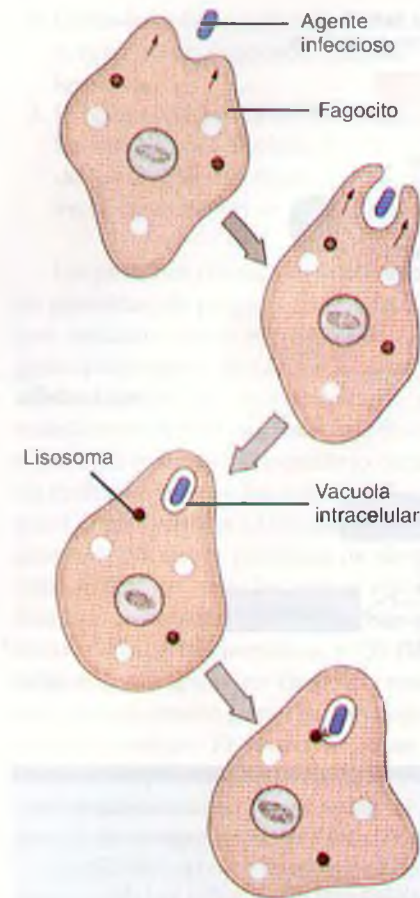
La hemofilia es una de las enfermedades hereditarias mejor conocidas en el hombre ligadas al sexo (p. 136). En realidad está ligada a dos loci del cromosoma X. La hemofilia clásica (hemofilia A) es la que padecen el 80% del total de afectados por esta enfermedad, mientras que el resto padecen la denominada enfermedad de Christmas (hemofilia B). El alelo de cada locus implica la falta de un factor de plaquetas diferente.

posiblemente después de haberse originado por una mutación en el padre o en la madre de la Reina Victoria.

MECANISMOS DE DEFENSA DEL CUERPO

INMUNIDAD INNATA

La mayoría de los animales tienen uno o más mecanismos para protegerse frente a la invasión por parte de un cuerpo extraño o un agente infeccioso. Algunos son inespecíficos, los que se deben a las propiedades que poseen algunas estructuras (por ejemplo una piel endurecida o la elevada acidez estomacal), otros pueden ser eficaces contra una gran variedad de invasores y no contra uno en particu-

**Figura 34-7**

Fagocitosis. Un fagocito engloba una partícula mediante la emisión de pseudópodos. Los lisosomas se unen a la vacuola en que se encuentra la partícula y descargan su contenido (enzimas digestivas y lisozimas) hacia el interior de la vacuola para destruir la partícula.

lar (capas de moco, fagocitosis, complemento [p. 684], etc.). Estos últimos mecanismos pueden ser características que han evolucionado como adaptaciones defensivas y, en los vertebrados, pueden estar muy relacionadas con procesos de inmunización previa frente al agente invasor.

Fagocitosis

Para poder defenderse ante un invasor, éste ha de ser previamente reconocido. Las células de un animal deben «saber» cuándo una sustancia no pertenece a ese animal; deben reconocer «lo extraño». La **fagocitosis** es un buen ejemplo de reconocimiento de lo extraño; se da en casi todos los metazoos y es uno de los principales mecanismos de alimentación en los protistas (p. 221). Una célula con tal capacidad es un **fagocito**. La fagocitosis

es el proceso por el que una partícula invasora es englobada en el interior de una invaginación de la membrana celular de un fagocito (Figura 34-7). La invaginación termina independizándose de la membrana, formándose una vacuola intracelular con la partícula encerrada en ella. Los lisosomas descargan enzimas digestivas en el interior de la vacuola para destruir la partícula. En los metazoos invertebrados, las células que realizan esta función se llaman **amebocitos** (aunque pueden recibir otras denominaciones según el grupo de animales de que se trate). Si la partícula es demasiado grande para ser fagocitada, los amebocitos pueden agregarse alrededor de ella e ir destruyendo sus paredes. En el hombre hay fagocitos **fijos** y **móviles**. Los fagocitos fijos, que se encuentran en el hígado, bazo, ganglios linfáticos y otros tejidos, forman en conjunto el llamado **sistema retículo endotelial (sistema RE)**. Este sistema RE filtra y destruye las partículas y los eritrocitos viejos cuando la sangre pasa por los órganos antes citados. Los fagocitos móviles se encuentran en la sangre, y son leucocitos del tipo de los granulocitos (principalmente los neutrófilos) y del tipo de los monocitos, que pasan a ser fagocitados (Figura 34-3). Cuando los monocitos pasan desde la sangre a los tejidos, se diferencian como **macrófagos**.

RESPUESTA INMUNITARIA ADQUIRIDA EN LOS VERTEBRADOS

Los vertebrados tienen un sistema de reconocimiento de lo extraño que proporciona un aumento de la resistencia frente a una sustancia extraña o invasora *específica*, después de repetidas exposiciones a ella. Una sustancia que produce una respuesta inmunitaria se denomina **antígeno** (G. *anti*, contra + *genos*, nacimiento). Cualquier sustancia con un peso molecular superior a 3000 puede ser un antígeno, generalmente una proteína, y son normalmente (pero no siempre) extrañas al sujeto. Hay dos tipos de respuestas inmunitarias, conocidas como **humoral** y **celular**. Las respuestas inmunitarias humorales se basan en la producción de **anticuerpos** (Figura 34-8) que se disuelven y circulan en la sangre, mientras que las respuestas celulares están relacionadas con las superfi-

cies celulares. Hay una gran comunicación e interrelación entre las células responsables de las respuestas inmunitarias humorales y celulares.

Bases del reconocimiento de lo propio y lo extraño

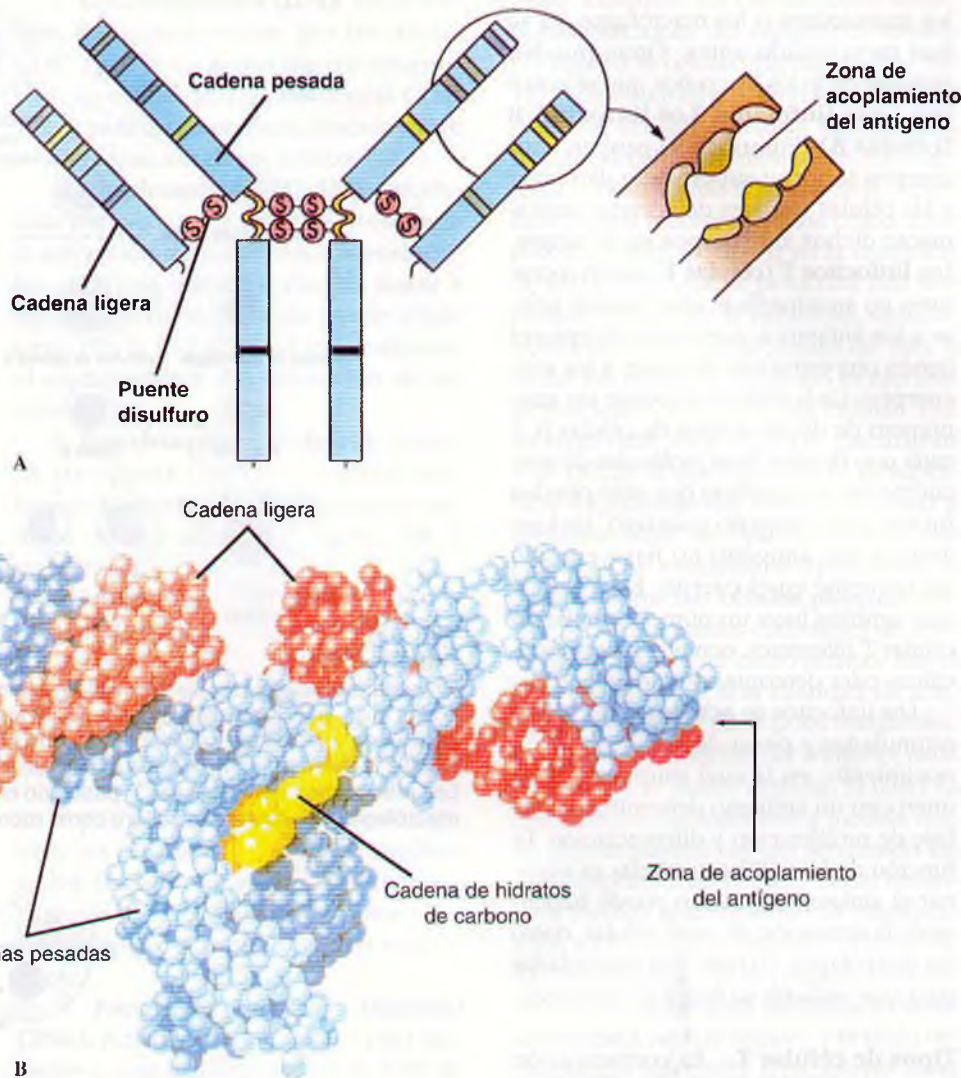
El reconocimiento de lo extraño es muy específico: si un tejido de un individuo se trasplanta a otro de la misma especie, el injerto podrá crecer durante un cierto tiempo y más tarde morirá al aparecer la inmunidad contra él. Sin la inmunodepresión, los injertos de tejidos sólo pueden crecer con éxito cuando se realizan entre gemelos o entre animales de una misma raza muy emparentados. Las bases moleculares de este reconocimiento de lo extraño dependen de ciertas proteínas que se localizan en la superficie de las células. Estas proteínas están codificadas por ciertos genes, a los que denominamos **complejo principal de histocompatibilidad (MHC, major histocompatibility complex)**, ya que se descubrieron tras experimentos de injertos de tejidos. Las proteínas del MHC se encuentran entre las de mayor variabilidad conocida y, en individuos no emparentados, casi siempre dependen de genes diferentes. Hay dos tipos de proteínas del MHC: las de **tipo I** y de **tipo II**. Las de tipo I se encuentran en la superficie de casi todas las células nucleadas, mientras que las de tipo II existen sólo sobre ciertas células que participan en la respuesta inmunitaria, como ciertos linfocitos o como los macrófagos.

La capacidad de desencadenar una respuesta inmunitaria se desarrolla algo más tarde que el organismo. Todas las sustancias presentes en el momento del desarrollo de esta capacidad, son reconocidas como propias en cualquier momento posterior y durante toda la vida. Desgraciadamente, el sistema de reconocimiento de lo propio y lo extraño hay veces que falla, y un animal puede producir anticuerpos contra partes de él mismo. Esto conduce hacia una de las denominadas enfermedades autoinmunitarias, como por ejemplo la artritis reumatoide, la esclerosis múltiple o la dependencia de insulina en la diabetes mellitus.

Figura 34-8

A. La molécula de un anticuerpo está formada por dos polipéptidos cortos (cadenas ligeras) y otros dos largos (cadenas pesadas) que están unidas entre sí por enlaces covalentes de tipo disulfuro. En estos anticuerpos pueden diferenciarse unas regiones, o ramas, variables y otras constantes, formadas cada una por unos 110 aminoácidos. El modelo es más complejo de lo que aquí se representa. Los puentes disulfuro que unen las diferentes regiones hacen que la molécula sea flexible. Los extremos variables, tanto de las cadenas ligeras como de las pesadas, acaban en unas zonas hipervariables que actúan como puntos de acoplamiento antigénico.

B. Modelo de la molécula de un anticuerpo.



Anticuerpos

Los anticuerpos son proteínas denominadas **inmunoglobulinas**. Molecularmente, un anticuerpo está formado por cuatro polipéptidos: dos cadenas ligeras, idénticas entre sí, y otras dos cadenas pesadas, también iguales entre sí, que se unen unas con otras mediante puentes disulfuro y de hidrógeno, y adoptan una forma de Y (Figura 34-8). La secuencia de aminoácidos en los extremos de las ramas de la Y puede variar (**región variable**) tanto en las cadenas ligeras como en las pesadas, en función de cada molécula específica de anticuerpo, de lo que depende que se pueda producir la unión antígeno-anticuerpo. La región variable de cada uno de los extremos de la Y es como una «llave» que actúa como lugar de anclaje del antígeno (Figura 34-8), y la especificidad de la molécula depende de la forma de esta «llave» y

El principal problema de la inmunología es entender cómo el genotipo de los mamíferos puede contener la información necesaria para producir, al menos, un millón de anticuerpos diferentes. Al parecer, la respuesta es que los genes de los anticuerpos aparecen fragmentados, más que como secuencias continuas de DNA y que los lugares de reconocimiento de antígenos (regiones variables) de las cadenas pesadas y ligeras de las moléculas de anticuerpo, están reagrupadas a partir de la información proporcionada por diferentes secuencias de DNA, que pueden ser barajadas para aumentar la diversidad de productos génicos. El inmenso repertorio de anticuerpos se consigue, en parte, por reagrupamientos complejos de genes y, en parte, por mutaciones somáticas frecuentes que producen una variabilidad adicional en la estructura proteica de las regiones variables de las cadenas pesadas y ligeras de los anticuerpos.

de las propiedades de los grupos químicos que posea. El resto del anticuerpo es lo que se conoce como **región constante**, aunque esta región «constante» varía hasta cierto punto. Las variaciones en la región constante de las cadenas pesadas son las que determinan la clase de anticuerpo, cuyas abreviaturas son: **IgM**, **IgG** (conocidas vulgarmente como «gammaglobulinas»), **IgA**, **IgD** e **IgE**. La clase de anticuerpo determina el efecto que producirá en la respuesta inmunitaria (por ejemplo, si el anticuerpo es secretado o si se mantiene unido a la superficie de la célula), pero no está relacionada con el reconocimiento del antígeno.

Células responsables de la respuesta inmunitaria

Algunas de las células que son importantes en la respuesta inmunitaria, como

los granulocitos o los macrófagos, ya se han mencionado antes. Otras pueden incluirse entre los leucocitos que se conocen como **linfocitos**. Los **linfocitos B (células B)** (Figura 34-9) poseen anticuerpos sobre su superficie y dan lugar a las células capaces de secretar activamente dichos anticuerpos en la sangre. Los **linfocitos T (células T)** tienen receptores en su superficie que pueden unirse a los antígenos, pero estos receptores tienen una estructura diferente a los anticuerpos. Cada individuo posee un gran número de distintos tipos de células B, y cada uno de ellos lleva moléculas de anticuerpo en su superficie que sólo pueden unirse a un antígeno concreto, incluso aunque ese antígeno no haya entrado previamente en el cuerpo. Es probable que también haya un número similar de células T diferentes, con receptores específicos para determinados antígenos.

Los linfocitos se **activan** cuando son estimulados a pasar de la fase de reconocimiento, en la cual simplemente se unen con un antígeno determinado, a la fase de proliferación y diferenciación. La función de las células activadas es eliminar el antígeno. También puede hablarse de la activación de otras células, como los macrófagos, cuando son estimuladas para que realicen su función defensiva.

Tipos de células T. La comunicación entre células en la respuesta inmunitaria, la regulación de dicha respuesta y determinadas funciones concretas, son llevadas a cabo por diferentes tipos de células T. Aunque morfológicamente son similares, los distintos tipos de células T pueden distinguirse por las proteínas características que hay en la superficie de sus membranas. Por ejemplo, las células con la proteína CD4 (del inglés *Cluster and Differentiation*) se denominan células CD4⁺ y las células con la proteína CD8 son las células CD8⁺. El control de la respuesta inmunitaria se debe a un complejo entramado en el que, entre otras, están implicadas las células CD4⁺ y CD8⁺ (Figura 34-10). Entre todas ellas, las denominadas células T_H (o de colaboración) activan la respuesta inmunitaria por medio de células y suprimen la repuesta de tipo humoral (células T_H1), mientras que otras (denominadas células T_H2) activan la respuesta humoral y suprimen la respuesta inmunitaria por medio de células.

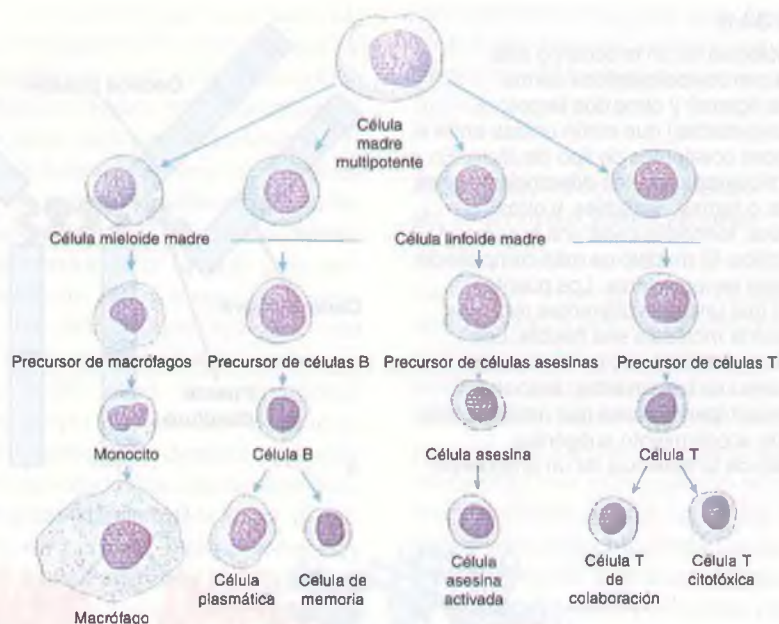


Figura 34-9

Procedencia de algunas de las células activas relacionadas con la respuesta inmunitaria. Todas ellas, así como los eritrocitos y los demás tipos de glóbulos blancos sanguíneos derivan de unas células multipotentes que se encuentran en la médula ósea roja. Las células B maduran en la médula ósea y desde allí pasan a la sangre o al líquido linfático. Los precursores de las células T pasan un cierto tiempo en el timo. Los precursores de los macrófagos circulan por la sangre como monocitos.

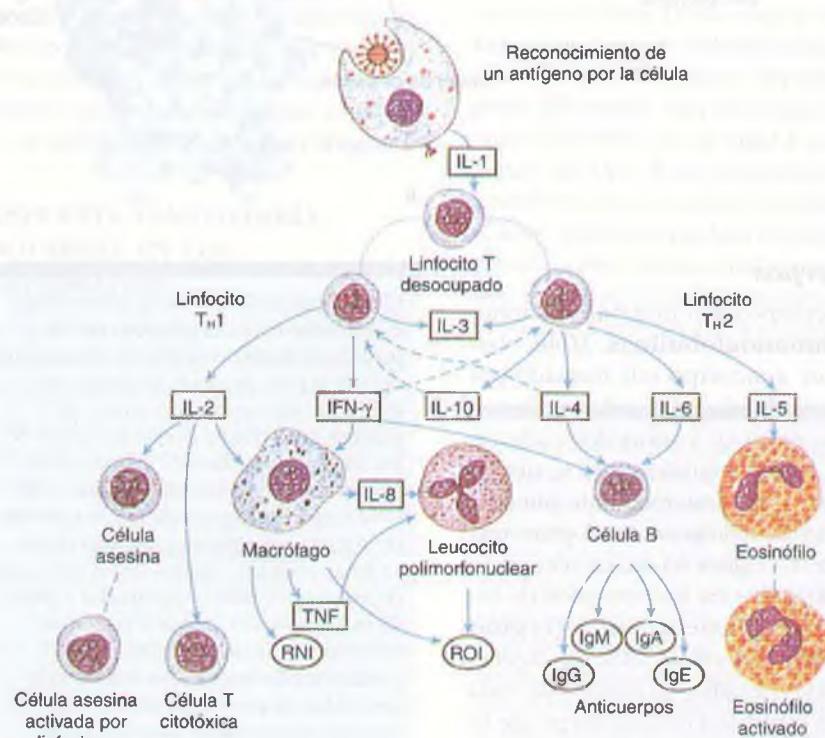


Figura 34-10

Principales mecanismos y rutas en las respuestas por medio de células (T_H1) y humoral (T_H2) y con las citoquinas como mediadores. Las flechas continuas indican estímulos y las discontinuas indican señales de inhibición. Las líneas discontinuas sin flecha indican la ruta de activación celular. IFN-γ, interferón-γ; Ig, inmunoglobulina; IL, interleuquina; T_H, células T de colaboración; TNF, factor de necrosis tumoral; RNI y ROI, sustancias tóxicas liberadas en el invasor.

Los **linfocitos T citotóxicos (CTLs)** son células CD8⁺ capaces de matar a las células que poseen determinados antígenos. Estas células CTLs se unen estrechamente a las células con el antígeno y secretan una proteína que hace aparecer poros en la membrana de la célula diana, que a continuación sufre una lisis.

Otras células. Las **células K** (*killer cells*, células asesinas naturales, NK) son células de tipo linfocito que pueden, sin intervención de anticuerpos, destruir a otras células que estén infestadas por virus, o a células tumorales. Los **mastocitos** son similares a los leucocitos basófilos y se encuentran en la dermis y en otros tejidos. En su superficie llevan receptores para las regiones constantes de las IgE e IgG.

Citoquinas

En la década de 1980 aumentaron rápidamente los conocimientos sobre la manera en que las células del sistema inmunitario se comunican unas con otras. Lo hacen por medio de unas hormonas proteicas denominadas citoquinas. Las citoquinas pueden producir su efecto en las mismas células que las han elaborado, en células cercanas o en células muy alejadas. A continuación se citan unas pocas de las muchas citoquinas importantes en las respuestas inmunitarias, pero para poder simplificar, no se tratarán todas las citoquinas que intervienen en el proceso que se representa en la Figura 34-10.

1. **Interleuquina-1 (IL-1).** Originalmente, las interleuquinas recibieron este nombre, debido a que se sintetizan en el interior de los leucocitos y además ejercen su acción sobre estas células. En la actualidad se sabe que hay otra serie de células capaces de producir interleuquinas, y las producidas por los leucocitos pueden afectar a otras células diferentes. Las IL-1 son producidas por macrófagos activados e intervienen en las respuestas inflamatorias. También activan las células T a las células B.

2. **Interleuquina-2 (IL-2).** Es producida por las células CD4⁺ y, en menor cantidad, por las células CD8⁺. Es el principal factor de crecimiento para las células T y B, e intensifica la actividad citolítica de las células asesinas, induciendo la formación de los denominados **linfocitos asesinos activados (LAK)**.

3. **Interleuquina-4 (IL-4).** Es producida, fundamentalmente, por las células CD4⁺ T_H2. Es un factor de crecimiento para las células B, algunas células CD4⁺ T_H2, y para los mastocitos, pero suprime la diferenciación de las células T_H1.

4. **Interleuquina-5 (IL-5).** Es producida por ciertas células CD4⁺ y estimula la activación de los leucocitos eosinófilos, de forma que éstos puedan atacar a algunos parásitos. También puede actuar junto con la IL-2 y la IL-4 para estimular el crecimiento y diferenciación de las células B.

5. **Interleuquina-10 (IL-10).** Deriva de las células CD4⁺ T_H2, y actúa inhibiendo la síntesis de otras citoquinas por parte de las células T_H1, CD8⁺, NK y macrófagos.

6. **Interferón-γ (IFN-γ).** Es producido por algunas células CD4⁺ y por casi todas las células CD8⁺. Es un poderoso factor de activación de los macrófagos, produce una gran variedad de células productoras de moléculas de MHC de tipo II, estimula la diferenciación de células T y B, activa los leucocitos neutrófilos y las células NK y, además, también activa las células endoteliales (p. 692) para que dejen pasar a los linfocitos a través de las paredes de los vasos sanguíneos.

7. **Factor de necrosis tumoral (TNF).** Activa a los macrófagos para que secreten una mayor cantidad de TNF. Es el principal factor de inflamación. A bajas concentraciones, el TNF activa las células endoteliales y granulocitos, estimula a los macrófagos y favorece la formación de otras citoquinas (entre ellas, IL-1, IL-6 y más TNF). A concentraciones elevadas, produce un incremento en la síntesis de prostaglandinas (p. 755) por parte del hipotálamo, lo que hace que suba la fiebre.

Generación de una respuesta humoral

Cuando un antígeno penetra en el cuerpo, se une a un anticuerpo específico de la superficie de una célula B determinada, pero generalmente esto es insuficiente para que la célula B se active y se multiplique. Una parte del antígeno es captado por las **células de reconocimiento del antígeno (APCs)**, como los macrófagos, que digieren parcialmente al anti-

geno. Entonces las células APCs incorporan porciones del antígeno a su propia superficie celular (Figuras 34-10 y 34-11). Los macrófagos también secretan IL-1, que activa las células T_H2 apropiadas. Estas células T reconocen los fragmentos de antígeno que hay en la superficie de los macrófagos, así como a las proteínas MHC de tipo II en la superficie de éstos (para que se produzca una respuesta, han de estar presentes simultáneamente tanto las proteínas de tipo II como los antígenos, ninguno es efectivo por sí solo). Entonces las células T_H2 secretan otras interleuquinas, que activan a las células B que llevan sobre su superficie fragmentos del mismo antígeno y proteínas MHC de tipo II. Entonces las células B se multiplican rápidamente y producen muchas **células plasmáticas**, que secretan grandes cantidades de anticuerpos durante un cierto tiempo, tras el cual mueren. Así, si la cantidad de anticuerpo (**título**) se mide poco tiempo después de la penetración del antígeno, nada o casi nada se puede detectar. El título va aumentando rápidamente a medida que las células plasmáticas van secretando los anticuerpos; luego el título va decreciendo a medida que aquéllas van muriendo y los anticuerpos se degradan (Figura 34-12). Sin embargo, si se produce la entrada de una nueva dosis del antígeno (**estimulación**), no hay retraso, y el título del anticuerpo crece muy rápidamente hasta llegar a un nivel muy superior al alcanzado después de la primera inmunización. Ésta es la **respuesta secundaria**, y se produce porque algunas células B activadas dieron origen a células de vida más duradera denominadas **células de memoria**. Hay muchas más células de memoria en el cuerpo que células B originales con los anticuerpos específicos en su superficie, y pueden multiplicarse rápidamente para producir células plasmáticas adicionales.

Acción de los anticuerpos. Los anticuerpos pueden destruir a un invasor (antígeno) de maneras muy diferentes. Una partícula extraña, por ejemplo, puede ser recubierta con moléculas de anticuerpos al unirse sus regiones variables a ella. Los macrófagos fagocíticos reconocen la región constante y son estimulados a engullir la partícula. Este proceso se llama **opsonización**.

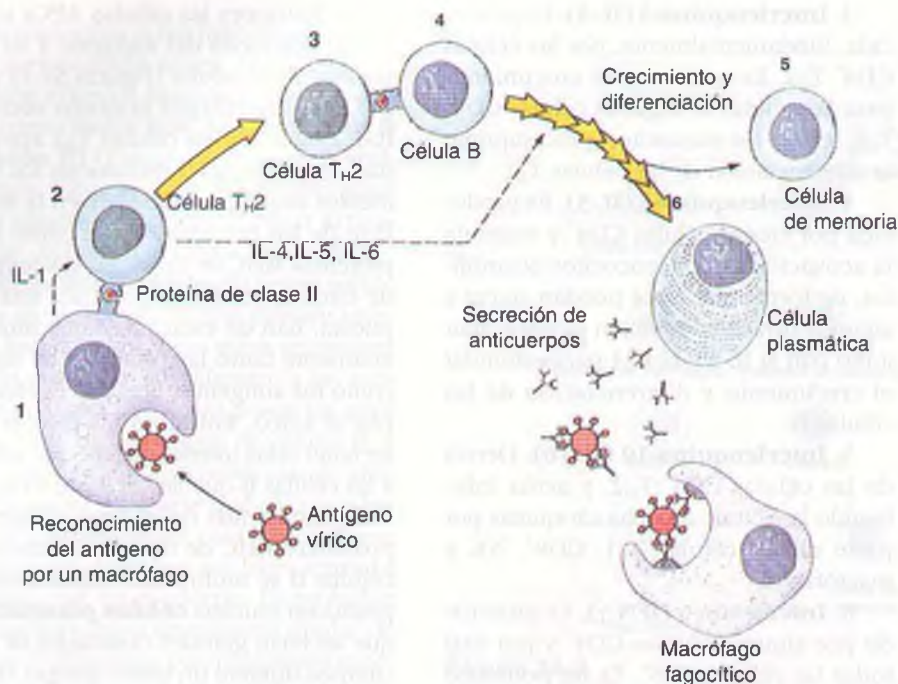


Figura 34-11

Respuesta inmunitaria humoral. (1) El macrófago captura el antígeno, lo digiere parcialmente y muestra partes de aquél, junto con proteínas MHC de tipo II sobre su propia superficie; también produce interleuquina-1 (IL-1). (2) Las células T_H2 , estimuladas por la IL-1, reconocen el antígeno y las proteínas de tipo II de la superficie del macrófago, se activan y producen interleuquinas 4, 5 y 6 (IL-4, IL-5, IL-6). (3) Entonces las células T_H2 activan a las células B y les transfieren el antígeno y la proteína de tipo II a su superficie. Las IL-4, IL-5 e IL-6 estimulan la proliferación de las células B. (4) Las células B activadas se multiplican, y finalmente producen gran cantidad de células plasmáticas productoras de anticuerpos. (5) Algunas células de la estirpe B se transforman en células de memoria. (6) Los anticuerpos producidos por las células plasmáticas se unen a los antígenos y estimulan a los macrófagos para que ataquen a éstos (opsonización).

Muchos aspectos de la inmunología se han beneficiado del descubrimiento de un método para producir clones estables de células que producirán sólo un tipo de anticuerpo. Tales anticuerpos monoclonales se anclan sólo a un tipo de determinante antigénico (la mayor parte de las proteínas presentan muchos determinantes antigénicos diferentes y, por tanto, estimulan la producción de complejas mezclas de anticuerpos). Los anticuerpos monoclonales se consiguen fusionando las células plasmáticas productoras de los anticuerpos normales con una estirpe de células plasmáticas de crecimiento constante, obteniéndose un híbrido de la célula normal que puede dividirse indefinidamente en el cultivo. Esto se conoce como un *hibridoma*. Los clones crecen a partir de los híbridos y se convierten en «fábricas» que producen cantidades casi ilimitadas de un anticuerpo concreto. Las técnicas a base de hibridomas se descubrieron en 1975, y se han convertido ya en uno de los más importantes campos de investigación para los inmunólogos.

Otro procedimiento importante, sobre todo en la destrucción de bacterias, es la interacción con el **complemento**. El complemento es un grupo de 12 enzimas que se activan cuando se unen con los anticuerpos y que producen la lisis de las células al destruir la pared de éstas. El complemento también actúa durante la opsonización.

Respuesta por medio de células

Algunas respuestas inmunitarias dependen exclusivamente de la actuación de ciertas células, y los anticuerpos intervienen poco (o nada). En la inmunidad por medio de células (CMI) también es necesario que los macrófagos reconozcan un fragmento del antígeno, pero sólo se activan las células T_H1 del sistema inmunitario, mientras que las células T_H2 permanecen inactivas. Las células efectoras son los macrófagos, granulocitos, células T citotóxicas y las células asesinas activadas. La interacción específica

entre los linfocitos y el antígeno que produce una CMI, ejerce una enorme influencia sobre la respuesta inespecífica que denominamos **inflamación**.

Hace sólo unos pocos años el trasplante de órganos de una persona a otra parecía imposible. Entonces los médicos comenzaron a trasplantar riñones y a reducir la respuesta inmunológica del receptor. Fue muy difícil conseguir la suficiente inmunodepresión del receptor para que el nuevo órgano no fuese rechazado, y al mismo tiempo no dejar al paciente sin defensas contra la infección. Después se descubrió la ciclosporina, una droga derivada de un hongo, y ya no sólo los riñones, sino también el corazón, los pulmones y el hígado, pueden trasplantarse. La ciclosporina inhibe la IL-2 y afecta a las CTLs más que a las células T_H2 . No tienen ningún efecto en otros linfocitos, ni en los mecanismos de cicatrización, de tal manera que el paciente mantiene su sistema inmunitario, pero no rechaza el trasplante. Sin embargo el receptor debe continuar tomando la ciclosporina, ya que si la droga se suprime, su cuerpo podría reconocer al órgano trasplantado como extraño, y rechazarlo.

Como la inmunidad humoral, la CMI también puede producir una respuesta secundaria, como resultado de la existencia de un gran número de células T de memoria que se produjeron a partir de la activación original. Así por ejemplo un segundo injerto procedente del mismo donante (estímulo) podrá ser rechazado mucho más rápidamente por el receptor que el primero.

Síndrome de inmunodeficiencia adquirida (SIDA)

El SIDA es una enfermedad extremadamente grave en la que la capacidad para producir una respuesta inmunitaria está paralizada. En 1981 se reconoció el primer caso y la Organización Mundial de la Salud* estima que para el año 2000 habrá 40 millones de personas infectadas, de las cuales morirán alrededor de 10 millones. Los enfermos de SIDA están

* Organización Mundial de la Salud. 1994. The current global situation of the HIV/AIDS pandemic. Ginebra, Suiza, Global Programme on AIDS.

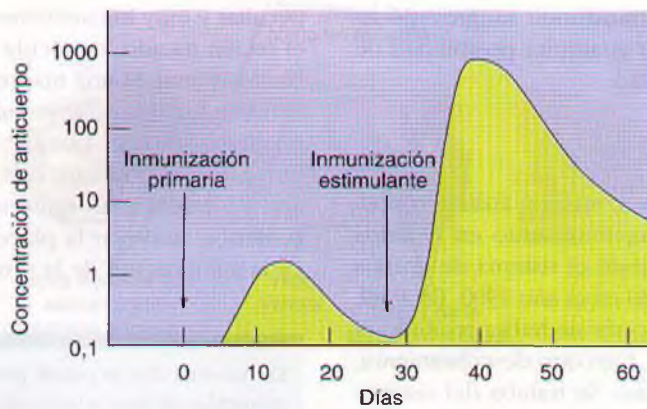


Figura 34-12

Esquema de una respuesta típica de producción de inmunoglobulina después de las inmunizaciones primaria y de estímulo. La respuesta secundaria se produce por la existencia de una gran cantidad de células de memoria que se desarrollaron después de la activación primaria de las células B.

constantemente sufriendo diversas infecciones (en muchos casos parasitosis), que generalmente son insignificantes para personas con un sistema inmunitario normal. La enfermedad está producida por un virus (VIH), que invade y destruye, fundamentalmente, a los linfocitos CD4⁺. Las proteínas superficiales de estas células CD4⁺ son la principal superficie receptora para el virus. Generalmente, las células CD4⁺ constituyen entre un 60 y un 80% del total de células T; en las personas con SIDA, pueden llegar a ser tan escasas que no pueden detectarse. Las células T_{H1} se ven relativamente más afectadas que las células T_{H2}, lo que perturba el equilibrio inmunorregulador y hace que las células B estén siempre estimuladas.

INFLAMACIÓN

La inflamación es un proceso de suma importancia en la movilización de las defensas corporales contra un organismo invasor, así como en la reparación de los daños que éste pueda producir. El proceso de inflamación está muy influido por el grado de inmunización previo con respecto al agresor de que se trate y por la duración o persistencia del invasor en el interior del cuerpo. Sin embargo, los procesos por los que el invasor finalmente acaba por ser destruido, carecen de especificidad. Dependiendo de si la respuesta es mediante células o humoral, la inflamación puede ser de **hipersensibilidad retardada (DTH)** o de **hipersensibilidad inmediata**.

La reacción DTH es un tipo de CMI en la que los efectores son macrófagos acti-

vados. Desde la penetración del antígeno, ha de transcurrir un período de 24 o más horas, antes de que se produzca la respuesta, un retraso al que se debe el nombre de este tipo de respuesta. Este retraso ocurre debido a que se necesita un cierto tiempo para que un tipo concreto de células T_{H1} lleguen hasta el lugar de entrada del antígeno, se activen y secreten citoquinas. De las citoquinas que se producen, los TNF hacen que los leucocitos se adhieran a las células endoteliales; en primer lugar los neutrófilos y luego los linfocitos y monocitos. Los TNF también hacen que las células endoteliales produzcan citoquinas inflamatorias, que aumentan la movilidad de los leucocitos y facilitan el paso de éstos a los tejidos. Los TNF y los IFN- γ , también hacen que cambie la forma de las células de los vasos, lo que facilita el paso a través de ellas de ciertas macromoléculas y células.

A medida que los monocitos salen de los vasos sanguíneos, comienzan a activar a los macrófagos, que son los principales responsables de que se produzca una DTH. Éstos fagocitan un antígeno concreto, secretan los mediadores que estimulan la inflamación local y secretan citoquinas y factores de crecimiento que favorecen la curación. Si el antígeno no es destruido y eliminado, su presencia crónica conduce a la formación de tejido conjuntivo fibroso, es decir a una **fibrosis**.

La hipersensibilidad inmediata implica la exocitosis de gránulos citoplasmáticos de los mastocitos en el área afectada. Las superficies de los mastocitos llevan los receptores para las regiones constantes de los anticuerpos, en espe-

cial IgE. La ocupación de estos puntos por los anticuerpos específicos para el antígeno en cuestión estimula la liberación de los gránulos por parte de los mastocitos cuando las regiones variables de los anticuerpos se unen con el antígeno para el que son específicas. Los gránulos contienen varias sustancias, como las histaminas, que producen una dilatación local de los vasos sanguíneos e incrementan la permeabilidad de los mismos. El plasma sanguíneo que sale desde estos vasos hacia los tejidos circundantes produce una hinchazón (que se conoce como **edema**) y al llenarse los vasos de sangre se produce un enrojecimiento característico. Aunque el enrojecimiento y el edema de muchas de las reacciones de hipersensibilidad inmediata desaparecen al cabo de aproximadamente una hora, en algunos casos duran de 2 a 4 horas. También se produce una acumulación de granulocitos y monocitos, por lo que la reacción se parece a una DTH. La hipersensibilidad inmediata en la especie humana es la base de todas las alergias y del asma. Cuando todo el cuerpo reacciona mediante una hipersensibilidad inmediata, se produce lo que se conoce como **anafilaxis**, que puede ser fatal si no se trata rápidamente.

Siempre se produce la muerte de algunas células, pero la cantidad de dichas células muertas no suele ser importante cuando se produce una inflamación leve. Si los daños celulares están confinados en un área concreta, el «pus» (líquido tisular y leucocitos muertos) puede aumentar la presión hidrostática a ese nivel y se produce un **absceso**. Un área de inflamación abierta al exterior en la piel o en una superficie mucosa se conoce como una **úlcera**.

ANTÍGENOS DE LOS GRUPOS SANGUÍNEOS

Grupos sanguíneos ABO*

La sangre difiere químicamente de una persona a otra, y cuando se mezclan dos sangres de diferente tipo (incompatibles), se produce la **aglutinación** (unión) de

* N. del T. El sistema ABO (A, B, Cero) se denomina a veces, erróneamente, como ABO (A, B, O). Es lógico que el grupo sanguíneo que NO presenta antígenos A ni B se designe con un «cero» y no con la letra «O», carente de significado.

los eritrocitos. Estas diferencias químicas se deben a que en las membranas de los eritrocitos aparece una serie de antígenos propios. El mejor conocido de estos sistemas de antígenos es el de los grupos sanguíneos ABO. Los genes para los antígenos A y B se heredan como alelos dominantes, de forma que, como se muestra en la tabla 34-1, un individuo con genes *A/A* o *A/O*, desarrollará el antígeno A (tipo sanguíneo A). La presencia del gen B hará que aparezca el antígeno B (tipo sanguíneo B), y con el genotipo *A/B* se producirán los antígenos A y B (tipo sanguíneo AB).

El sistema ABO tiene una característica llamativa. En principio, sería de esperar que un individuo con sangre de tipo A desarrollase anticuerpos contra la sangre de tipo B, sólo en el caso de que células de este tipo B fuesen introducidas en su cuerpo. Pues bien, las personas de tipo A, siempre tienen anticuerpos anti-B en su sangre, incluso sin la exposición previa a la sangre de tipo B. De la misma manera, los individuos con sangre de tipo B, siempre poseen anticuerpos anti-A. Los individuos con sangre de tipo AB no poseen anticuerpos ni anti-A ni anti-B (en caso de que no sucediera esto último, se destruirían sus propias células), y los que tienen sangre de tipo O poseen anticuerpos anti-A y anti-B.

Vemos por tanto, que los nombres de los grupos sanguíneos identifican sus correspondientes *contenidos antigénicos*. Las personas con sangre de tipo O se denominan donantes universales, ya que, al carecer de antígenos, su sangre puede ser transfundida a otra persona sea cual sea su grupo sanguíneo. Aunque la sangre de tipo O posee anticuerpos anti-A y anti-B, éstos se diluyen tanto durante la transfusión que no reaccionan con los antígenos A o B de la sangre del receptor. Sin embargo, en la práctica, los médi-

cos prefieren transfundir sangres idénticas para evitar cualquier posibilidad de incompatibilidad.

Factor Rh

Karl Landsteiner, médico austriaco posteriormente nacionalizado en Estados Unidos, descubrió el sistema de grupos sanguíneos ABO en el año 1900. En 1940, diez años después de haber recibido el Premio Nobel, hizo otro descubrimiento, aún más famoso. Se trataba del sistema de grupos sanguíneos conocido como factor Rh, así denominado porque lo descubrió en el macaco *Rhesus*. En Estados Unidos, aproximadamente el 85% de los individuos de raza blanca presentan este factor (positivos) y el otro 15% no lo presenta (negativos). Las sangres Rh-positiva y Rh-negativa son incompatibles, de forma que cuando en una transfusión se mezcla la sangre de un donante Rh-positivo con la de un receptor Rh-negativo, previamente sensibilizado en una transfusión anterior, el receptor puede sufrir un shock e incluso se puede llegar a producir su muerte. La incompatibilidad Rh es la causa de una forma de anemia

peculiar y muy frecuentemente mortal en el recién nacido, conocida como eritroblastosis fetal. Si una madre Rh-negativa tiene un hijo Rh-positivo (el padre es Rh positivo) puede quedar inmunizada durante el embarazo. Los anticuerpos anti-Rh pueden, durante un embarazo posterior, atravesar la placenta y producir la aglutinación de la sangre del feto.

En nuestros días se puede prevenir la eritroblastosis fetal administrando anticuerpos anti-Rh a una madre Rh-negativa justo después del nacimiento de su primer hijo Rh-positivo. Estos anticuerpos neutralizan cualquier célula sanguínea Rh-positiva fetal que pudiese haber entrado en la circulación de la madre, evitando así que su propia maquinaria de anticuerpos se estimule para producir anticuerpos Rh-positivos. La inmunidad permanente se bloquea. La madre debe ser tratada después de cada embarazo (si se asume que el padre del niño es Rh positivo). Si la madre, de cualquier forma, hubiese desarrollado la inmunidad, se puede salvar al niño con una transfusión inmediata y total con sangre libre de anticuerpos.

La genética del factor Rh es mucho más compleja de lo que se creía cuando se descubrió este factor. Algunos especialistas creen que hay tres genes, situados unos junto a otros, en el mismo cromosoma, mientras que otros son partidarios de la existencia de un sistema de un único gen, con numerosos alelos. En 1968 el estudio de un solo gen permitió hacer una lista de 37 alelos necesarios para que se puedan obtener los fenotipos conocidos. Además, la frecuencia de los distintos alelos es enormemente variable entre los hombres de raza blanca, orientales y negros.

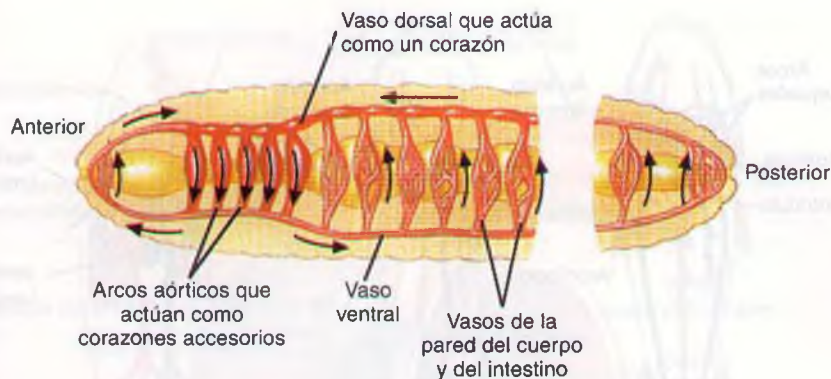
CIRCULACIÓN

En el prólogo de este capítulo ya se indicó que la mayoría de los animales, además de la difusión simple, han desarrollado un mecanismo para el transporte de sustancias entre las diferentes regiones del cuerpo. Para las esponjas y los cnidarios, el agua en que viven les es suficiente como medio de transporte. El agua, impulsada por movimientos ciliares, flagelares o corporales, pasa a través de una serie de canales o compartimentos, facilitando así el transporte de los alimentos, gases respiratorios y dese-

Tabla 34-1

Principales grupos sanguíneos

Grupo sanguíneo	Genotipo	Antígenos en los eritrocitos	Anticuerpos en el suero	Pueden donar a	Pueden recibir sangre de	Frecuencia en los Estados Unidos (%)		
						Blancos	Negros	Orientales
O	<i>O/O</i>	Ninguno	Anti-A y anti-B	Todos	O	45	48	31
A	<i>A/A, A/O</i>	A	Anti-B	A, AB	O, A	41	27	25
B	<i>B/B, B/O</i>	B	Anti-A	B, AB	O, B	10	21	34
AB	<i>A/B</i>	AB	Ninguno	AB	Todos	4	4	10

**Figura 34-13**

Flujo sanguíneo a través del sistema circulatorio cerrado de un lombriz de tierra.

chos. La presencia de un auténtico sistema circulatorio, es decir, aquél en el que la sangre corre por el interior de una serie de vasos, es fundamental para los animales en los que, bien sea por su gran tamaño o por su actividad, los sistemas de difusión no son capaces de suministrar todo el oxígeno que necesitan. La forma del cuerpo, obviamente, también es importante. Los platelmintos (acelomados), con su cuerpo comprimido o en forma de hoja, aunque pueden llegar a ser bastante grandes, no necesitan poseer sistema circulatorio, ya que la distancia entre cualquier punto del cuerpo y la superficie es muy pequeña; los gases respiratorios y los desechos metabólicos pueden transferirse por difusión simple.

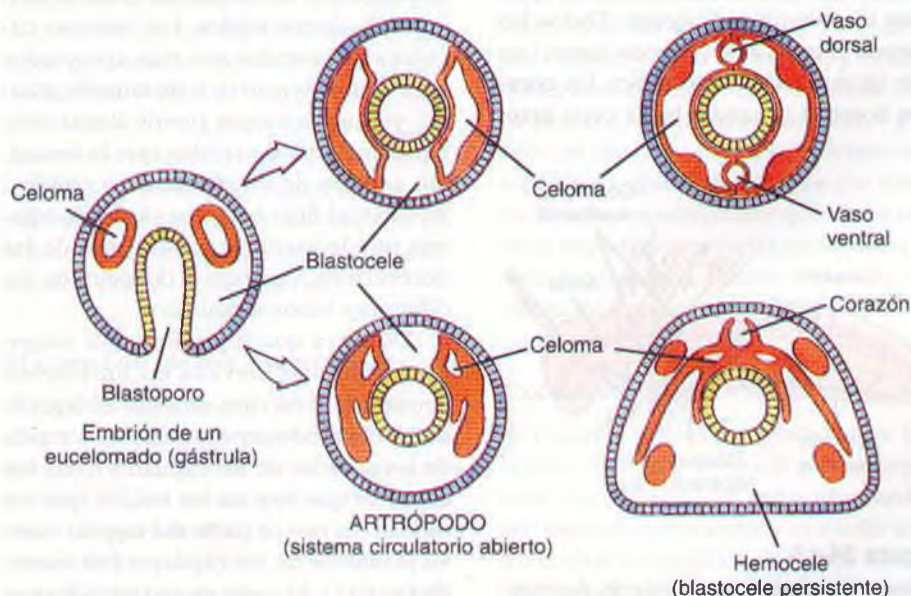
En los anélidos se puede apreciar fácilmente la presencia de un sistema circulatorio bien desarrollado, con una serie de componentes complementarios (órgano propulsor, sistema arterial de distribución, capilares y sistema venoso de reserva y retorno). En una lombriz de tierra (Figura 34-13) hay dos vasos circulatorios principales, uno dorsal, que lleva la sangre hacia el extremo anterior del cuerpo, y otro ventral, por el que la sangre corre hacia el extremo posterior; para repartir la sangre por todo el cuerpo poseen una serie de vasos segmentarios y una extensa red de capilares. El vaso dorsal impulsa la sangre hacia delante por medio de contracciones peristálticas (p. 709) y actúa como si se tratase de un corazón. Asimismo poseen cinco arcos aórticos que conectan, a ambos lados del cuerpo, los vasos dorsal y ventral; estos arcos también son contráctiles y actúan como corazones accesorios para mantener constante el flujo de la sangre por el

vaso ventral. También son contráctiles muchos de los pequeños vasos segmentarios que reparten la sangre hacia los capilares de los diferentes tejidos. Como se puede apreciar se trata de un sistema sin una bomba localizada que impulse la sangre para que ésta circule por un conjunto de vasos pasivos; no obstante las zonas contráctiles están ampliamente distribuidas por todo este sistema vascular.

SISTEMAS CIRCULATORIOS ABIERTOS Y CERRADOS

Un sistema como el que acabamos de describir es un **sistema circulatorio cerrado**, ya que el líquido que circula por

él, la **sangre**, está confinada en una serie de vasos por los que realiza el recorrido por todo este sistema vascular. Muchos invertebrados poseen un sistema **circulatorio abierto**, en el que no hay vasos sanguíneos pequeños, o capilares, conectando las arterias y las venas. En los insectos y demás artrópodos, así como en la mayoría de los moluscos y en otros pequeños grupos de invertebrados, hay una serie de senos sanguíneos, que en conjunto constituyen lo que se denomina **hemocèle**, que sustituyen a las redes de capilares que tienen los animales con un sistema circulatorio cerrado. En estos grupos, durante el desarrollo de la cavidad del cuerpo, el blastocèle no llega a obliterarse totalmente por la expansión del mesodermo. Este espacio da origen al hemocèle, que no es más que la cavidad primaria del cuerpo (blastocèle persistente), a través de la cual la sangre (también denominada **hemolinfa**) circula libremente (esquemas inferiores de la Figura 34-14). Ya que el líquido extracelular no está separado en plasma sanguíneo y linfa (como ocurre en los sistemas circulatorios cerrados, p. 694), el volumen sanguíneo es grande y puede suponer de un 20 a un 40% del volumen del cuerpo. Por el contrario, el volumen de la sangre de los animales con un sistema circulatorio cerrado (por ejemplo, los vertebrados)

**Figura 34-14**

Origen de los sistemas circulatorios abierto y cerrado. La cavidad principal del cuerpo en los artrópodos es un blastocèle persistente, a partir del cual se forma el hemocèle; el verdadero celoma está prácticamente sin desarrollar.

dos) sólo representa entre un 5 y un 10% del volumen total del cuerpo.

En los artrópodos, el corazón y todas las vísceras están bañadas por la sangre y se encuentran en el interior del hemocele (Figura 34-14). La sangre entra en el corazón a través de una serie de orificios dotados de válvulas, los ostiolas, y las contracciones del corazón, que se parecen a movimientos peristálticos hacia delante, impulsan la sangre hacia un pequeño sistema arterial. La sangre se distribuye por la cabeza y los demás órganos, y después sale al hemocele. Antes de retornar al corazón, la sangre es dirigida a través del cuerpo y de los apéndices por una serie de pantallas y membranas longitudinales (septos). Debido a que la presión de la sangre en los sistemas abiertos es muy baja (raramente sobrepasa 4-10 mm Hg), muchos artrópodos poseen corazones auxiliares o vasos contráctiles para poder mantener un flujo constante de la sangre (Figura 34-15).

Durante el desarrollo embrionario de los animales con un sistema circulatorio cerrado (la mayoría de los anélidos, los moluscos cefalópodos y todos los vertebrados), el celoma, la cavidad secundaria del cuerpo, aumenta de tamaño hasta que oblitera por completo al blastocele (esquemas superiores de la Figura 34-14). En el mesodermo se desarrolla un sistema de vasos sanguíneos conectados entre sí sin discontinuidad alguna. Todos los sistemas circulatorios cerrados tienen una serie de características comunes. Un **corazón** bombea la sangre hacia unas **arte-**

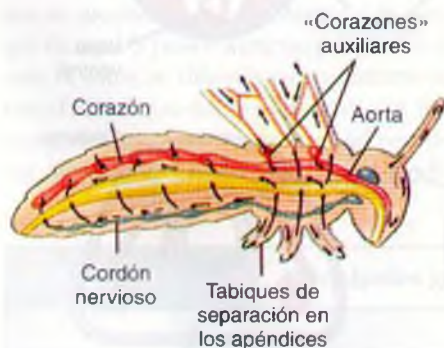


Figura 34-15

Sistema circulatorio de un insecto. Aunque es un sistema abierto, la sangre es dirigida hacia los canales de los apéndices que están constituidos por tabiques longitudinales. Las flechas indican el sentido de la circulación.

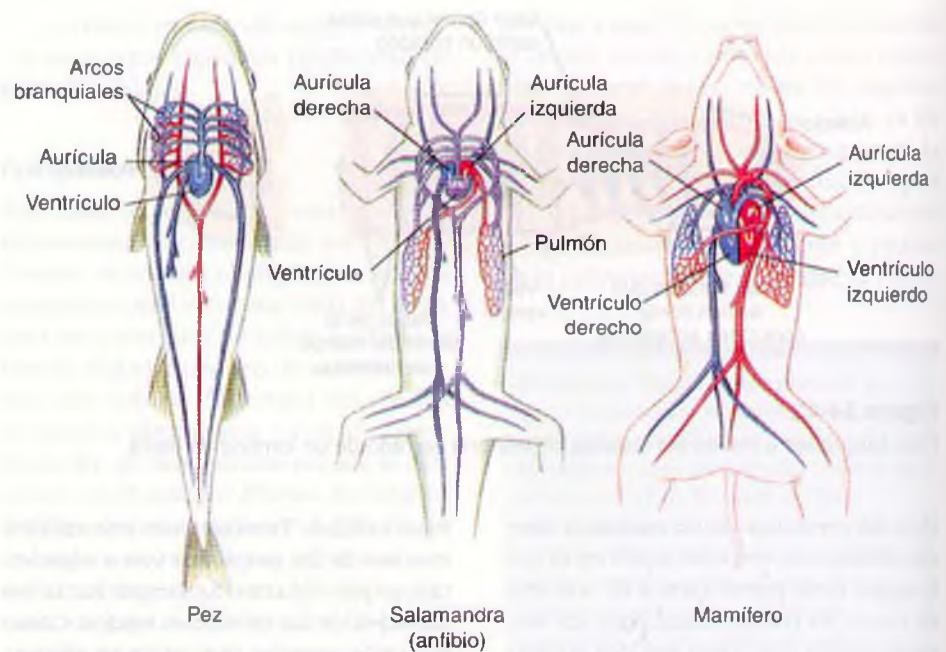


Figura 34-16

Sistemas circulatorios de un pez, un anfibio y un mamífero, mostrando, en los que poseen pulmones, la evolución de la separación de los circuitos sistémico y pulmonar.

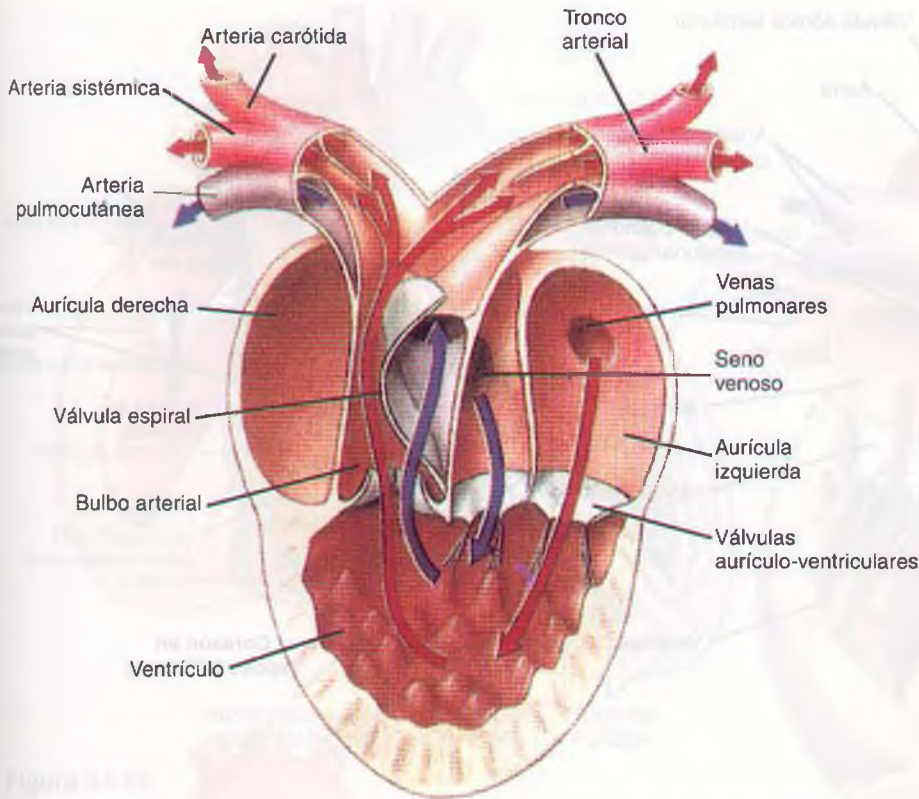
rias, que se van ramificando y estrechando hasta pasar a ser las denominadas **arteriolas**, que finalmente dan origen a un sistema muy desarrollado de **capilares**. La sangre pasa desde los capilares a unas **vénulas** y desde éstas a las **venas**, a través de las cuales retorna al corazón. Las paredes de los capilares son finas, lo que permite una elevada tasa de transferencia de sustancias entre la sangre y los demás tejidos. Los sistemas circulatorios cerrados son más apropiados para animales activos y de tamaño grande, ya que la sangre puede llegar muy rápidamente a los tejidos que la necesitan a través de estos sistemas cerrados. Además, el flujo hacia los distintos órganos puede ajustarse, en función de las necesidades, variando el diámetro de los diferentes vasos sanguíneos.

Debido a que la presión de la sangre es mucho más elevada en un sistema cerrado que en otro abierto, el líquido se está filtrando constantemente a través de las paredes de los capilares hacia los espacios que hay en los tejidos que los rodean. La mayor parte del líquido vuelve al interior de los capilares por ósmosis (p. 693). El resto es recuperado por el **sistema linfático**, que ha ido evolucionando paralelamente al sistema circulatorio de alta presión de los vertebrados.

ESTRUCTURA DE LOS SISTEMAS CIRCULATORIOS DE LOS VERTEBRADOS

La principal diferencia que puede apreciarse entre los sistemas circulatorios de los diferentes vertebrados es la que hace referencia a la separación gradual del corazón en dos «bombas» separadas, a medida que los vertebrados evolucionaron desde una forma de vida acuática, con branquias como órganos respiratorios, hasta hacerse totalmente terrestres y con respiración pulmonar. Estos cambios se muestran en la Figura 34-16, que compara los sistemas circulatorios de los peces, los anfibios y los mamíferos.

El corazón de los peces tiene dos cámaras principales situadas una a continuación de la otra: una **aurícula** (o **atrio**) y un **ventrículo**. Antes de la aurícula hay un **seno venoso**, que recoge la sangre procedente del sistema venoso y asegura que la sangre entre suavemente en el corazón. La sangre hace un circuito único a través del sistema circulatorio: es bombeada por el corazón hacia las branquias, donde se oxigena, después recorre la aorta dorsal para distribuirse por los diferentes órganos y finalmente vuelve por las venas hasta el corazón. En este sistema de circuito único, el corazón debe proporcionar la suficiente presión

**Figura 34-17**

Circulación de la sangre en el corazón de una rana. Las aurículas están totalmente separadas y la válvula espiral ayuda a que la sangre se reparta entre el circuito pulmonar y el sistémico.

como para que la sangre atravesase dos sistemas de capilares consecutivos; uno en las branquias y otro en los distintos órganos. El principal inconveniente de este sistema de circuito único radica en que los capilares de las branquias ofrecen tanta resistencia al flujo de la sangre, que la presión desciende notablemente antes de entrar en la aorta dorsal.

Con la evolución de la respiración pulmonar y la eliminación de las branquias entre el corazón y la aorta, los vertebrados desarrollaron un **sistema circulatorio doble** de alta presión; este sistema doble está formado por un **circuito sistémico**, que proporciona sangre oxigenada a los capilares de los órganos corporales, y un **circuito pulmonar**, que envía la sangre pobre en oxígeno hacia los pulmones. Los esbozos de estos importantes cambios evolutivos pueden verse en los dipnoos y en los anfibios. En los anfibios modernos (ranas, sapos y salamandras), la aurícula está totalmente dividida en dos por un tabique (Figura 34-17). La aurícula derecha recibe la sangre venosa que procede de las distintas partes del cuerpo, mientras que la

aurícula izquierda recibe la sangre oxigenada que procede de los pulmones. El ventrículo no está dividido, pero la sangre venosa y la arterial se mantienen casi totalmente separadas entre sí debido a la disposición de los diferentes vasos que salen del corazón. La división del ventrículo es casi completa en algunos reptiles (cocodrilos) y total en las aves y los mamíferos (Figura 34-18). Los circuitos sistémico y pulmonar tienen ahora circulaciones separadas, y cada uno está en relación con una de las mitades de este corazón doble (Figura 34-18).

El corazón de los mamíferos

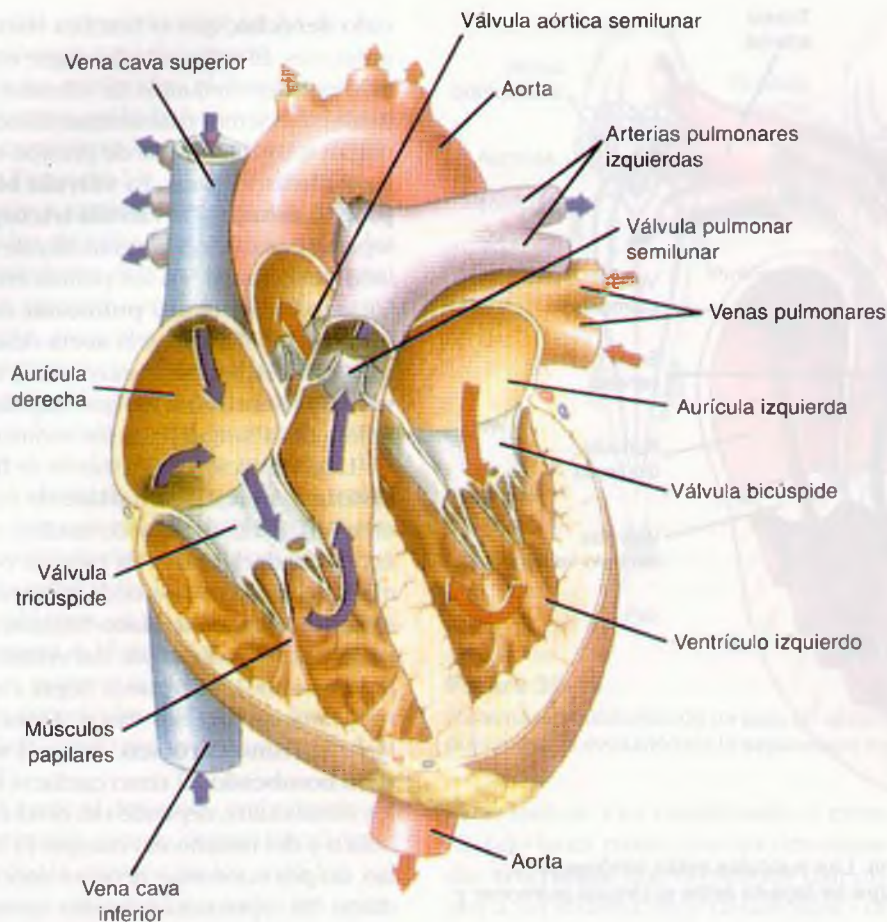
El corazón tetracameral de los mamíferos (Figura 34-14) es un órgano musculoso que se localiza en el tórax, y que está recubierto por un saco fibroso y resistente, el **pericardio**. La sangre procedente de los pulmones es recogida por la **aurícula izquierda**, pasa al **ventrículo izquierdo** y es bombeada hacia la circulación corporal (sistémica). La sangre que retorna desde el cuerpo entra en la **aurícula derecha** y pasa al **ventrí-**

culo derecho, que la bombea hacia los pulmones. El reflujo de la sangre es evitado por dos conjuntos de válvulas, que se abren y cierran pasivamente como respuesta a las diferencias de presión entre las distintas cámaras. La **válvula bicúspide** (o **mitral**) y la **válvula tricúspide** separan la aurícula y el ventrículo de cada lado del corazón. En los puntos en que las grandes arterias, la **pulmonar** desde el ventrículo derecho y la **aorta** desde el izquierdo, salen del corazón, hay unas **válvulas semilunares**, que impiden el reflujo de la sangre hacia los ventrículos.

La contracción del corazón se llama **sístole** y su relajación **diástole** (Figura 34-19). El ritmo del latido cardíaco varía con la edad, el sexo, y en especial con el ejercicio. El ejercicio puede incrementar el **rendimiento cardíaco** (volumen de sangre bombeado desde los ventrículos en un minuto), que puede llegar a quintuplicarse en algunos casos. Aumentan tanto el **ritmo cardíaco**, como el **volumen bombeado**. El ritmo cardíaco, entre los vertebrados, depende del nivel metabólico y del tamaño del cuerpo. El bacalao, un pez ectotermo, tiene un ritmo cardíaco de aproximadamente unos 30 latidos por minuto; en un conejo, que es endotermo, el ritmo es de unos 200 latidos por minuto. El ritmo es siempre mayor en los animales de pequeño tamaño que en los grandes, así, en un minuto, el corazón de un elefante late unas 25 veces, el de un hombre unas 70, el de un gato 125, el de un ratón 400, y el de la musaraña pigmea, el mamífero más pequeño, con aproximadamente 4 g de peso, el ritmo cardíaco está próximo a la asombrosa cifra de 800 latidos por minuto. Resulta impresionante que el corazón de la musaraña sea capaz de soportar un ritmo tan frenético, incluso aunque la vida media de este animal sea muy corta.

Excitación del corazón

El corazón de los vertebrados es una bomba muscular formada por un tejido muscular especial, el **músculo cardíaco**. Este músculo cardíaco es similar a los músculos esqueléticos (ambos son de tipo estriado), pero sus células están ramificadas y unidas unas con otras mediante unas uniones complejas, de manera que se forma una complicada red (Figura 10-7, p. 192). A diferencia de los

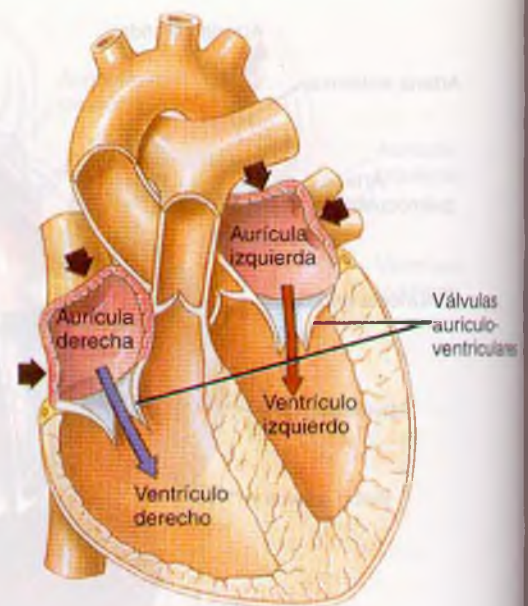
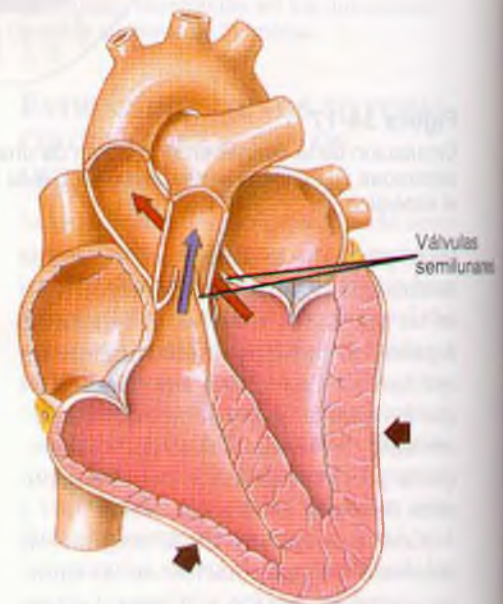
**Figura 34-18**

Corazón humano. La sangre desoxigenada entra en las cámaras del lado derecho del corazón y es bombeada hacia los pulmones. La sangre ya oxigenada procedente de los pulmones entra en las cámaras del lado izquierdo del corazón y es bombeada hacia el resto del cuerpo. Las paredes del ventrículo izquierdo son más gruesas que las del derecho, ya que este último necesita un menor esfuerzo muscular para bombear la sangre hacia los pulmones, que están relativamente próximos.

músculos esqueléticos, el músculo cardíaco de los vertebrados no depende de los impulsos nerviosos para iniciar su contracción. En lugar de ello, las contracciones rítmicas están establecidas por unas células musculares cardíacas especiales denominadas **células marcapasos**. En el corazón de los tetrápodos, estas células están localizadas en el **nódulo sinoauricular**, un residuo del seno venoso de los antecesores pisciformes. El impulso eléctrico que se inicia en este «marcapasos» se distribuye por las células musculares de las aurículas y después, tras un breve espacio de tiempo, por las células musculares de los ventrículos. Desde este punto, el impulso eléctrico se transmite rápidamente, a través de un haz o **fascículo aurículo-ventricular** (o de His) hacia el ápice de los ventrículos, y a continuación por unas

fibras especiales (las **fibras de Purkinje**), que ascienden por las paredes de los ventrículos (Figura 34-20). Esta disposición permite que la contracción se inicie en el ápice o «punta» ventricular y se distribuya hacia arriba para comprimir y bombear la sangre de la manera más eficaz; así, también se consigue que la contracción de ambos ventrículos sea simultánea. Algunas especializaciones estructurales de las fibras de Purkinje, como una serie de discos intercalares bien desarrollados, y numerosas uniones estrechas (*gap*), facilitan una transmisión rápida de los impulsos por estas fibras.

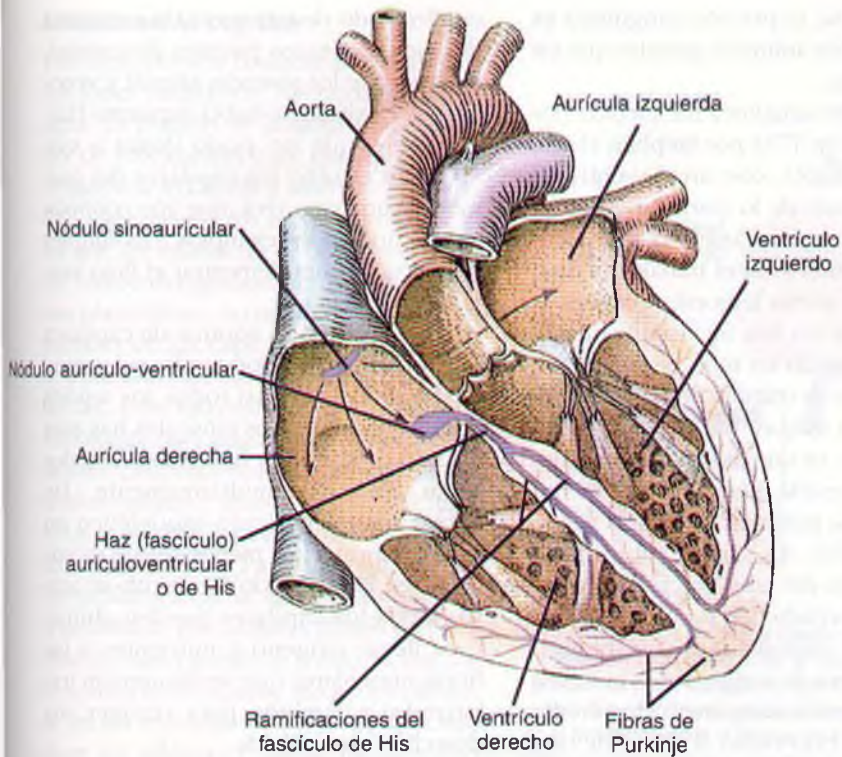
El **centro de control cardíaco** se encuentra en la médula espinal, y de él salen dos grupos de nervios. Los impulsos que se transmiten por uno de estos grupos, los **nervios vagos**, ralentizan el ritmo cardíaco, y los impulsos que se

**Corazón en reposo (diástole)****Corazón contraído (sístole)****Figura 34-19**

Corazón humano en sístole y en diástole.

transmiten por el otro grupo. Los **nervios aceleradores**, aumentan su velocidad. Estos dos grupos de nervios terminan en el nódulo sinoauricular, controlando la actividad de dicho «marcapasos».

A su vez, el centro de control del corazón recibe información sensorial sobre una gran variedad de estímulos. En lugares estratégicos del sistema circulatorio hay receptores de presión (sensi-

**Figura 34-20**

Mecanismos neuromusculares de control del latido cardíaco. Las flechas indican la dirección de la transmisión del impulso desde el nódulo sinoauricular hasta el nódulo aurículo-ventricular. La onda de excitación se transmite después, muy rápidamente, hasta el músculo ventricular a través de una serie de fibras conductoras especiales

bles a la presión sanguínea) y receptores químicos (sensibles al dióxido de carbono y al pH). Esta información es utilizada por el centro de control cardíaco para aumentar o disminuir el ritmo y el esfuerzo del corazón, en función de la actividad o de la posición del cuerpo. El corazón está, por tanto, controlado por una serie de mecanismos de retroalimentación (*feedback*) que mantienen constantemente su actividad en consonancia con las necesidades del cuerpo.

Debido a que el latido cardíaco se inicia en unas células musculares especiales, se dice que el corazón de los vertebrados, junto con el de los moluscos y el de algunos otros invertebrados, es **miogénico** («de origen muscular»). Aunque el sistema nervioso puede modificar la actividad del «marcapasos», reduciendo o aumentando el ritmo cardíaco, los corazones miogénicos pueden latir espontáneamente e involuntariamente, incluso después de haber sido extraídos totalmente del cuerpo. Un corazón de tortuga o de rana puede continuar latiendo durante varias horas después de haber sido extirpado, si se introduce en una solución salina

equilibrada. Algunos invertebrados, por ejemplo los crustáceos decápodos, tienen un corazón **neurogénico** («de origen nervioso»). En estos casos hay un ganglio nervioso cardíaco, situado sobre el corazón, que actúa como marcapasos. Si dicho ganglio es separado del corazón, éste deja de latir, a pesar de que el ganglio continúa activándose rítmicamente.

Circulación coronaria

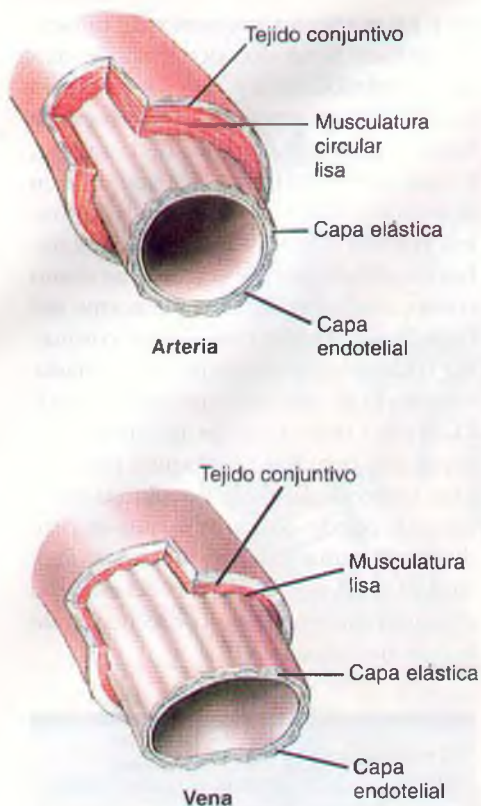
No es sorprendente que un órgano tan activo como el corazón necesite su propio y abundante riego sanguíneo. El músculo cardíaco de la rana y de los demás anfibios está atravesado por una cantidad de vasos tan enorme, que el propio latido del corazón empuja suficiente sangre oxigenada a través de estos vasos. Sin embargo, en las aves y los mamíferos, el músculo cardíaco es muy grueso, y su tasa metabólica tan alta, que debe poseer su propio suministro vascular, la **circulación coronaria**. Las arterias coronarias se ramifican para formar una extensa red de capilares que rodean a las fibras musculares proporcionándoles el oxígeno

no y los nutrientes necesarios. El músculo cardíaco tiene una demanda de oxígeno increíblemente elevada. Incluso cuando está en reposo, el corazón extrae hasta un 70% del oxígeno de la sangre, lo que contrasta con el 25% que extraen la mayoría de los otros tejidos corporales. Por esta razón, un aumento en el trabajo realizado por el corazón, trae como consecuencia un incremento enorme del flujo de sangre por este sistema coronario (durante un ejercicio fuerte, hasta nueve veces más alto que en reposo). Cualquier reducción de la circulación coronaria, debida a un bloqueo parcial o total (enfermedades de las arterias coronarias), puede conducir a que se produzca un ataque cardíaco (infarto de miocardio) en el que las células del corazón afectadas mueren como consecuencia de la falta de oxígeno.

El espesamiento y la pérdida de elasticidad de las arterias se conoce como **arterioesclerosis**. Cuando la arterioesclerosis se debe al engrosamiento de las paredes de las arterias por depósito de colesterol se denomina **aterosclerosis**. Esta irregularidad de las paredes de los vasos hace que a su alrededor la sangre se coagule, produciéndose así los **trombos**. Cuando se desprende un fragmento de un trombo, es transportado por la sangre hasta que forma un tapón en algún lugar, esto es, hasta que se produce una **embolia**. Si la embolia tiene lugar en una de las arterias coronarias, la persona sufre un ataque cardíaco (un «infarto»). La porción del músculo cardíaco irrigada por las ramificaciones de la arteria coronaria taponada muere por la falta de oxígeno. Quedará una cicatriz en el músculo cardíaco, si es que la persona logra sobrevivir.

ARTERIAS

Todos los vasos sanguíneos que salen del corazón se denominan arterias, tanto si llevan sangre oxigenada (aorta), como desoxigenada (arteria pulmonar). Para poder soportar presiones altas y sostenidas, las arterias están revestidas por una serie de capas de fibras de tejido conjuntivo, tanto elásticas como no elásticas (Figura 34-21). La elasticidad de las arterias les permite dilatarse para recibir la tromba de sangre que el corazón les

**Figura 34-21**

Arteria y vena mostrando sus capas. Obsérvese el mayor grosor de la capa muscular (túnica media) en la arteria.

envía durante la sístole, y posteriormente contraerse sobre el fluido durante la diástole. Esto homogeneiza la presión sanguínea. De este modo, en el hombre, la presión arterial normal varía sólo entre un máximo de 120 mm Hg (durante la sístole) y un mínimo de 80 mm Hg (durante la diástole) (esto normalmente se expresa como 120/80 ó 120 sobre 80), y no se produce un descenso hasta cero durante la diástole, como se podría esperar en un sistema fluido con bombeo intermitente.

A medida que las arterias se ramifican y estrechan para convertirse en **arteriolas**, la musculatura lisa va pasando a ser el principal componente de las paredes. La contracción de esta musculatura estrecha las arteriolas y reduce el flujo sanguíneo. De este modo, las arteriolas controlan el riego sanguíneo a los órganos, desviándolo hacia donde más se necesita en cada momento. La sangre debe bombearse con una presión hidrostática suficientemente elevada como para vencer la resistencia que ofrecen los estrechos conductos que debe recorrer. En

consecuencia, la presión sanguínea es más alta en los animales grandes que en los pequeños.

La presión sanguínea fue medida por primera vez en 1733 por Stephen Hales, un clérigo inglés, con una inventiva y curiosidad fuera de lo corriente. Ató a su yegua patas arriba (ya que «iba a ser sacrificada por inútil para el trabajo») y dejó expuesta su arteria femoral. A continuación introdujo en ésta una cánula metálica conectada con un tubo de cristal alto por medio de la tráquea de un ganso. El empleo de la tráquea fue muy imaginativo y práctico, ya que dio al aparato la flexibilidad necesaria «para evitar los inconvenientes que pudieran surgir si la yegua no cooperaba». La sangre subió hasta 2,44 m dentro del tubo de cristal, ascendiendo y descendiendo dentro de él con las sístoles y diástoles cardíacas. El peso de la columna de sangre de 2,44 m era igual a la presión sanguínea. Hoy en día expresamos esto como la altura de una columna de mercurio (Hg) que es 13,6 veces más pesado que el agua. Las cifras de Hales, expresadas en milímetros de mercurio, indican que midió una presión sanguínea de unos 180 a 200 mm Hg, es decir, la normal para un caballo.

En la actualidad, la presión sanguínea en el hombre se suele medir de manera mucho más sencilla utilizando un instrumento llamado **esfigmómetro** o **tensiómetro**. Se utiliza aire para inflar un brazalete que se sitúa en el brazo, hasta alcanzar una presión lo suficientemente alta como para bloquear las arterias de ese brazo. A medida que se va liberando lentamente el aire, una persona con un estetoscopio situado sobre la arteria braquial (en la parte interna del codo) puede oír los primeros borbotones de sangre que circulan por la arteria cuando la presión del brazalete permite que ésta se abra ligeramente. Esto es equivalente a la presión sistólica. A medida que sigue disminuyendo la presión del aire en el brazalete, el sonido que se oye con el estetoscopio acaba por desaparecer cuando la sangre fluye suavemente por la arteria. La presión en la cual el sonido desaparece es la presión diastólica.

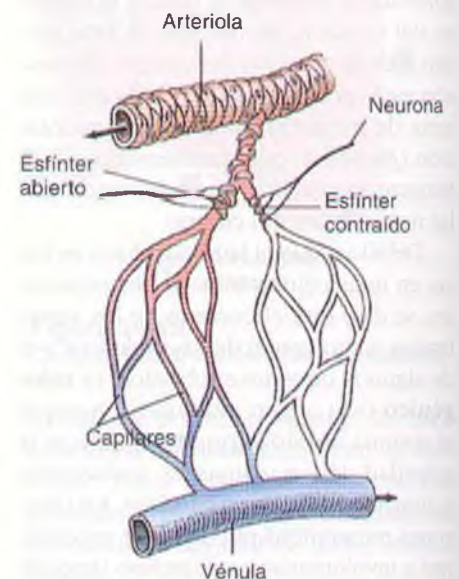
CAPILARES

El italiano Marcello Malpighi, en 1661, fue el primero en describir los capilares,

confirmando de este modo la existencia de unos diminutos puentes de comunicación entre los sistemas arterial y venoso, cuya existencia había supuesto Harvey, pero que no pudo llegar a ver. Malpighi estudió los capilares del pulmón de una rana viva, que aún continúa siendo uno de los ejemplos más simples y didácticos para demostrar el flujo sanguíneo capilar.

Hay un número enorme de capilares que se encuentran formando redes muy desarrolladas en casi todos los tejidos (Figura 34-22). En los músculos hay más de 2000 capilares por mm^2 , pero no todos están abiertos simultáneamente. De hecho, en un músculo esquelético en reposo hay abiertos menos del 1% de sus capilares. Pero cuando el músculo se activa, todos los capilares pueden abrirse para llevar oxígeno y nutrientes a las fibras musculares que se encuentran trabajando, y también para recoger sus desechos metabólicos.

Los capilares son muy estrechos, con un promedio, en los mamíferos, inferior a 8 μm de diámetro, que es apenas lo que miden los eritrocitos que deben circular a través de ellos. Sus paredes están constituidas por una única capa de finas células **endoteliales**, unidas entre sí por una delgada membrana basal y por fibras de tejido conjuntivo.

**Figura 34-22**

Red capilar. Los esfínteres precapilares (músculos que rodean cada salida) controlan el flujo sanguíneo a través de los capilares.

Intercambio capilar

Los capilares son bastante permeables a los iones pequeños, los nutrientes y el agua. La presión de la sangre en el interior de los capilares hace que los líquidos tengan una tendencia a atravesar sus paredes, para pasar a los espacios intersticiales que los rodean (p. 677). Debido a que las moléculas grandes, como las proteínas plasmáticas, no pueden atravesar las paredes de los capilares, el líquido que se filtra está casi totalmente libre de proteínas. Este movimiento de líquido es importante para irrigar los espacios intersticiales, proporcionar a las células de los tejidos oxígeno, glucosa, aminoácidos y otros nutrientes, y para eliminar los desechos metabólicos. Para que el intercambio capilar sea eficaz, los líquidos que han abandonado los capilares deben volver a ellos en algún punto de la circulación. De lo contrario, el líquido iría acumulándose en los espacios tisulares, produciéndose un edema (p. 685). El complejo equilibrio en el intercambio de líquidos a través de las paredes de los capilares, se debe a dos presiones o fuerzas opuestas, la presión hidrostática (sanguínea) y la presión osmótica (Figura 34-23).

La presión de la sangre que hace que las moléculas de agua y los solutos tengan tendencia a atravesar las paredes de los capilares, es más elevada al principio de estos vasos, y va disminuyendo a lo largo de los mismos (Figura 34-23). En oposición a la presión hidrostática de la sangre, hay una presión osmótica creada por las proteínas que no pueden atravesar las paredes de los capilares. Esta **presión osmótica coloidal**, de aproximadamente 25 mm Hg en los mamíferos, hace que el agua tienda a volver a entrar en los capilares. Como consecuencia de estas dos fuerzas contrarias, el agua y los solutos muestran una tendencia a filtrarse en el extremo arteriolar de los capilares, donde la presión hidrostática es mayor que la osmótica, y a retornar al interior de los capilares en los extremos venosos, donde la presión osmótica es más elevada que la hidrostática.

La cantidad de líquido que se filtra a través de las paredes de los capilares varía mucho entre los diferentes capilares. Generalmente, el flujo de salida es mayor que el de entrada, y el líquido excedente, denominado **linfa**, permanece en los espacios que hay entre las células

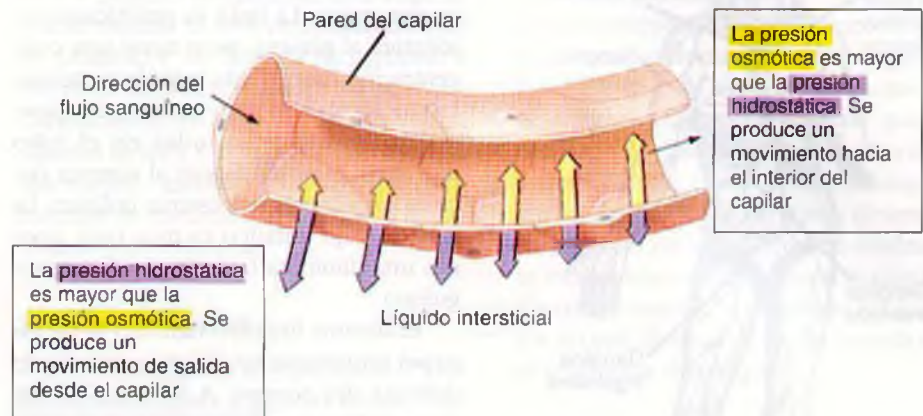


Figura 34-23

Movimiento de fluidos a través de la pared de los capilares. En el extremo arterial del capilar la presión hidrostática de la sangre es mayor que la presión osmótica coloidal debida a las proteínas plasmáticas, lo que hace que se produzca un «filtrado plasmático» que sale del vaso. En el extremo venoso, la presión osmótica coloidal es más elevada que la hidrostática, y el líquido vuelve a entrar en los vasos. De esta manera los nutrientes son conducidos al espacio intersticial y pueden pasar al interior de las células; además, se recogen los productos finales del metabolismo celular, que tras pasar al plasma, son eliminados.

las de los diferentes tejidos. Este líquido que queda en el exterior de los vasos sanguíneos será recogido y circulará por los **capilares del sistema linfático** y finalmente podrá retornar al sistema circulatorio a nivel de los grandes vasos linfáticos (esto se verá posteriormente).

VENAS

Las vénulas y venas por las que la sangre circula para retornar al corazón son de paredes más finas, menos elásticas, y de diámetro sensiblemente mayor que las correspondientes arterias y arteriolas

(Figura 34-21). La presión sanguínea en el sistema venoso es baja, desde aproximadamente 10 mm Hg en el extremo venular de los capilares, hasta cero a nivel de la aurícula derecha. Debido a esta baja presión, el retorno venoso se ve asistido por una serie de válvulas en la luz de las venas, por los músculos corporales que las rodean y por la actuación rítmica de los pulmones. Si no fuese por estos mecanismos, la sangre quedaría retenida en las extremidades inferiores de los animales cuando se encontrasen puestos de pie, lo que representa un problema real para aquellas personas que deben permanecer de pie durante mucho tiempo. Las venas que elevan la sangre desde las extremidades hacia el corazón tienen unas válvulas que dividen la larga columna de sangre en pequeños segmentos. Cuando los músculos esqueléticos se contraen, cosa que sucede con la más mínima actividad, comprimen a las venas, y la sangre que hay en su interior se desplaza hacia el corazón, ya que las válvulas de las venas impiden que se produzca un reflujo. El bien conocido riesgo de desmayarse cuando se está de pie y en tensión en un día caluroso, normalmente puede evitarse moviendo deliberadamente los músculos de las piernas. La

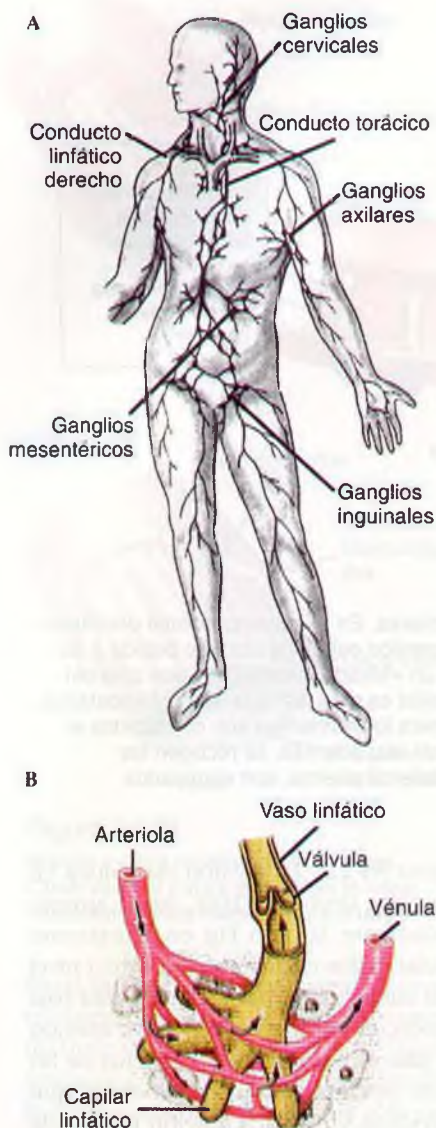


Figura 34-24
A, Sistema linfático humano mostrando los principales vasos. B, Detalle de los capilares sanguíneos y linfáticos.

presión negativa que se crea en el tórax con cada inspiración pulmonar también acelera el retorno venoso, al succionar la sangre a través de la gran vena cava que se dirige hacia el corazón.

SISTEMA LINFÁTICO

El sistema linfático de los vertebrados es una extensa red de vasos de paredes finas, que se origina como unos capilares linfáticos ciegos situados en la mayor parte de los tejidos del cuerpo. Estos se van reuniendo para formar vasos linfáticos cada vez más grandes que, finalmente, desembocan en las venas de la zona inferior del cuello (Figura 34-24). La

principal función del sistema linfático es devolver a la sangre el exceso de líquido (linfa) que se filtra a través de las paredes de los capilares hacia los espacios intersticiales. La linfa es prácticamente idéntica al plasma, pero tiene una concentración mucho más baja de proteínas. Las moléculas de gran tamaño, en especial las grasas absorbidas en el tubo digestivo, también llegan al sistema circulatorio a través del sistema linfático. La tasa de flujo linfático es muy baja, apenas una diminuta fracción del flujo sanguíneo.

El sistema linfático también tiene un papel importante en los mecanismos de defensa del cuerpo. A lo largo de los vasos linfáticos, y a intervalos regulares, hay unos **ganglios (nódulos) linfáticos** (Figura 34-24), que tienen varias funciones defensivas. Son unos eficaces «filtros» en los que quedan retenidas las partículas extrañas, básicamente bacterias, que de otro modo podrían pasar al torrente circulatorio. También son los principales centros (junto con la médula ósea y el timo) de producción, mantenimiento y distribución de los linfocitos productores de anticuerpos, los componentes fundamentales del sistema defensivo del organismo (p. 681).

RESPIRACIÓN

La energía almacenada en el alimento es liberada mediante procesos oxidativos, en los que, generalmente, el oxígeno es el aceptor último de electrones. El oxígeno necesario para ello entra en el cuerpo a través de alguna superficie respiratoria. Los fisiólogos diferencian dos procesos respiratorios distintos pero muy correlacionados: la **respiración celular**, el proceso oxidativo que se produce en el interior de las células (p. 68) y la **respiración externa**, el intercambio de oxígeno y dióxido de carbono entre el organismo y su medio. En este apartado se tratará únicamente la respiración externa y el transporte de gases desde las superficies respiratorias hasta los tejidos internos.

Los animales pequeños, como los protistas unicelulares, obtienen todo el oxígeno que necesitan y se deshacen del dióxido de carbono por difusión directa a través de la superficie de su membrana celular. El intercambio de gases por

difusión es posible, por regla general, sólo en animales muy pequeños (menos de 1 mm de diámetro), en los que las distancias a recorrer por los gases que se han de difundir son muy pequeñas y en los que la superficie corporal es relativamente grande en relación con su volumen. A medida que los animales aumentan de tamaño y desarrollan cubiertas impermeables, también tienen que desarrollar estructuras especializadas, como los pulmones o las branquias, para conseguir un aumento considerable de la superficie efectiva de intercambio gaseoso. Pero ya que los gases se difunden muy lentamente a través de los tejidos vivos, es necesario un sistema circulatorio que los distribuya desde y hasta los tejidos más profundos del cuerpo. Incluso estas adaptaciones resultan insuficientes en los animales más evolucionados por sus elevadas tasas de respiración celular. La solubilidad del oxígeno en el plasma sanguíneo es tan baja que éste, por sí solo, no podría transportar suficiente cantidad para satisfacer las necesidades metabólicas. Con el desarrollo evolutivo de proteínas sanguíneas especializadas en el transporte de oxígeno, como la hemoglobina, la capacidad de la sangre para el transporte de oxígeno aumentó enormemente. De este modo, lo que había empezado como un requisito sencillo y fácilmente superable, desembocó en el desarrollo evolutivo de distintas y complejas adaptaciones respiratorias y circulatorias.

PROBLEMAS DE LA RESPIRACIÓN ACUÁTICA Y AÉREA

La forma en que un animal respira depende, en gran medida, de la naturaleza del medio en que vive. Los dos grandes escenarios evolutivos para los animales, la tierra y el agua, son muy diferentes por sus características físicas. De entre estas diferencias, la más obvia es que el aire contiene mucho más oxígeno, al menos 20 veces más, que el agua.

Por ejemplo, el agua a 5 °C y totalmente saturada de aire contiene, aproximadamente, 9 ml de oxígeno por litro (0,9%); por contra, un litro de aire contiene 209 ml de oxígeno (21%). La densidad y la viscosidad del agua son, aproximadamente, 800 y 50 veces más altas

que las del aire. Además, las moléculas gaseosas se difunden 10 000 veces más rápidamente en el aire que en el agua. Estas diferencias han obligado a que los animales acuáticos hayan tenido que desarrollar mecanismos muy eficaces para extraer el oxígeno del agua. Sin embargo, incluso los peces más evolucionados, con branquias y sistemas de bombeo muy eficaces, pueden gastar hasta un 20% de su energía simplemente para extraer el oxígeno del agua. En comparación, un mamífero utiliza tan sólo del 1 al 2% de su metabolismo basal para respirar.

Es esencial que las superficies respiratorias sean delgadas y que se mantengan siempre húmedas para que se pueda producir la difusión de gases, en una fase acuosa, entre el ambiente y la circulación sanguínea subyacente, lo que no representa un problema para los animales acuáticos, inmersos como están en el agua, pero sí que es un problema importante para los que respiran en el aire. Para mantener las membranas respiratorias húmedas y a salvo de heridas, los animales que respiran aire han desarrollado, generalmente, invaginaciones de la superficie corporal abiertas al exterior y, a continuación, les han añadido mecanismos de bombeo para inspirar y expulsar el aire. El pulmón es el mejor ejemplo de una buena solución para respirar en la tierra. En general, las **evaginaciones** de la superficie corporal, como las branquias, son más adecuadas para la respiración acuática, y las **invaginaciones**, como los pulmones y tráqueas, son mejores para la respiración aérea. Podemos ahora considerar los principales tipos de órganos respiratorios que presentan los diferentes animales.

ÓRGANOS RESPIRATORIOS

Respiración cutánea

Los protozoos, esponjas, cnidarios y muchos gusanos respiran por difusión directa de gases entre el organismo y el medio. Hemos dicho que este tipo de **respiración cutánea** no es adecuada para seres con más de 1 mm de diámetro. Sin embargo, incrementando mucho la relación entre la superficie corporal y la masa, muchos animales pluricelulares respiran de este modo. Los platelmintos son un buen ejemplo de esta estrategia.

La respiración cutánea, en algunos casos, complementa a la respiración branquial o pulmonar en animales relativamente grandes, como sucede en algunos anfibios y peces. Por ejemplo, una anguila puede realizar el 60% de su intercambio de oxígeno y de dióxido de carbono a través de la piel, que tiene una rica vascularización. Durante la hibernación, algunas ranas y tortugas realizan todo su intercambio gaseoso a través de la piel, mientras se encuentran sumergidas en las charcas o los arroyos.

Sistema traqueal

Los insectos y otros artrópodos terrestres (ciempiés, milpiés y algunas arañas) han desarrollado un tipo muy especializado de sistema respiratorio; en muchos aspectos, es el sistema respiratorio más simple, directo y efectivo de los que poseen los animales terrestres. Está constituido por un conjunto de tubos (**tráqueas**) que se ramifican repetidas veces y se extienden a todas las partes del cuerpo (p. 417). Los extremos terminales de las **traqueolas**, los canales de menor tamaño (menos de 1 µm diámetro), están llenos de líquido y desembocan en las membranas plasmáticas de las células corporales. El aire penetra en el sistema traqueal a través de unos orificios (los **espiráculos**) que actúan a modo de válvulas. El dióxido de

carbón se difunde hacia el exterior, en dirección opuesta. Algunos insectos pueden ventilar el sistema traqueal al realizar algunos movimientos corporales; el conocido movimiento que realizan las abejas metiendo, telescópicamente, unos segmentos abdominales en otros, es un buen ejemplo de ello. Debido a que las células poseen unas «tuberías» que las conectan directamente con el exterior, y a través de las cuales entra el oxígeno y sale el dióxido de carbono, el sistema respiratorio de los insectos es totalmente independiente del sistema circulatorio. En consecuencia, la sangre de los insectos no está directamente relacionada con el transporte de oxígeno.

Branquias

Las branquias, que pueden ser de distintos tipos, son los órganos respiratorios más eficaces para la vida en el agua. Pueden ser simples extensiones **externas** de la superficie del cuerpo, tales como las **papulas dérmicas** de las estrellas de mar (p. 458), los **penachos branquiales** de los gusanos marinos (p. 358) o de los anfibios acuáticos (p. 539). Aún más eficaces son las branquias **internas** de los peces (p. 522) y los artrópodos. Las branquias de los peces son unas delgadas estructuras filamentosas, bien vascularizadas y con los vasos circulatorios dis-

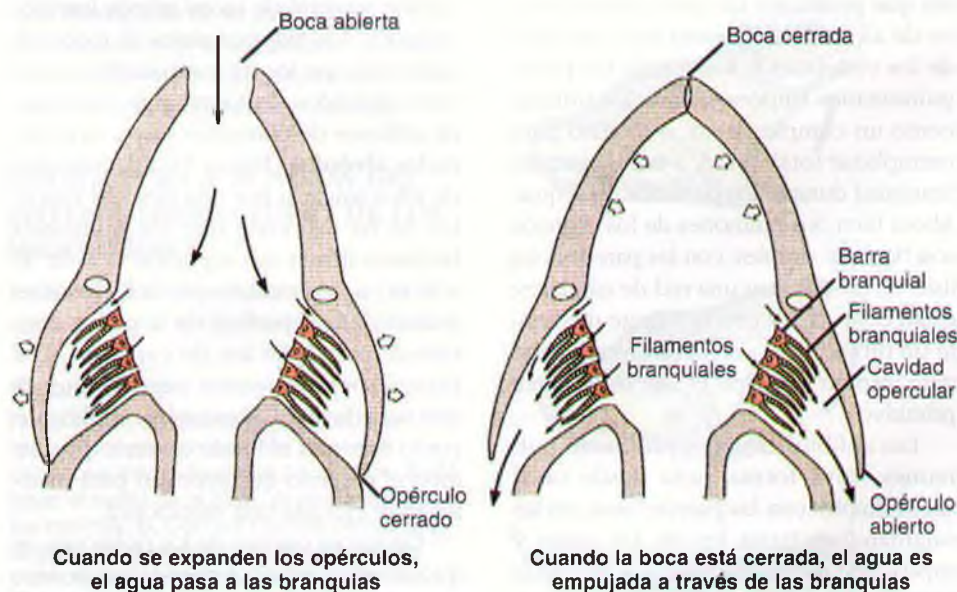


Figura 34-25

Ventilación de las branquias de los peces. Por la acción de dos bombas de músculos esqueléticos, una en la cavidad bucal y otra en la cavidad opercular, el agua es aspirada por la boca, pasa sobre las branquias y sale por los opérculos (hendiduras operculares).

puestos de manera tal que el flujo circulatorio corre en sentido contrario al flujo del agua sobre los filamentos branquiales. Esta disposición, denominada **flujo de contracorriente** (p. 666), permite la máxima extracción posible de oxígeno a partir del agua. El agua fluye sobre las branquias como una corriente continua, impulsada por una eficaz bomba branquial (Figura 34-25), dotada de dos válvulas. En ocasiones, la ventilación de las branquias se ve ayudada por el desplazamiento hacia adelante del cuerpo del pez a través del agua.

Pulmones

Las branquias no son apropiadas para la vida en el aire, ya que cuando se sacan del agua, en la que flotan, los filamentos branquiales se desploman, se secan y se pegan unos con otros; un pez fuera del agua se asfixia rápidamente a pesar de la abundancia de oxígeno a su alrededor. Por ello los vertebrados que respiran aire poseen pulmones, unas cavidades internas muy vascularizadas. En ciertos invertebrados (caracoles pulmonados, escorpiones, algunas arañas y algunos crustáceos pequeños), hay unos pulmones sencillos, pero la ventilación en ellos no es muy eficaz.

Los pulmones, característicos de los vertebrados terrestres, se pueden ventilar por medio de movimientos musculares que producen un intercambio rítmico de aire. Los pulmones más sencillos de los vertebrados son los de los peces pulmonados (dipnoos), que los utilizan como un complemento, o incluso para reemplazar totalmente, a la respiración branquial durante los períodos de sequía. Ahora bien, los pulmones de los dipnoos son bastante simples, con las paredes casi lisas en las que hay una red de capilares; están conectados con la faringe mediante un tubo, y el sistema de ventilación para inspirar y espirar el aire es bastante primitivo.

Los anfibios también presentan pulmones, cuya forma varía desde unos sacos simples con las paredes lisas, en las salamandras, hasta los de las ranas y sapos, que están subdivididos en varias cámaras (Figura 34-26). La superficie total disponible para el intercambio de gases está muy aumentada en los reptiles, cuyos pulmones están subdivididos en una

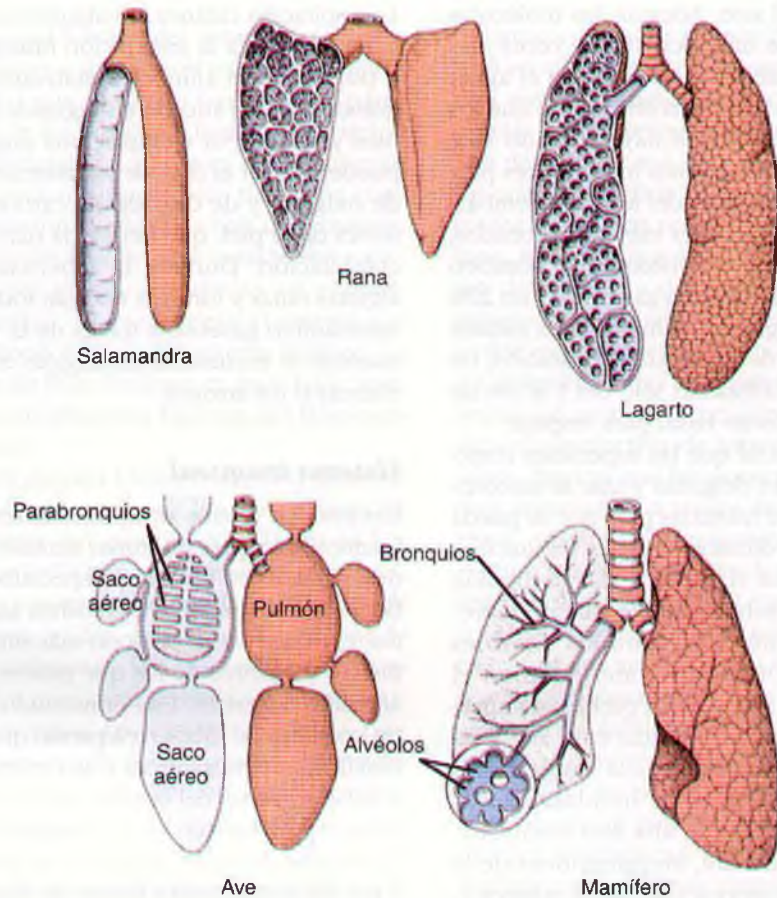


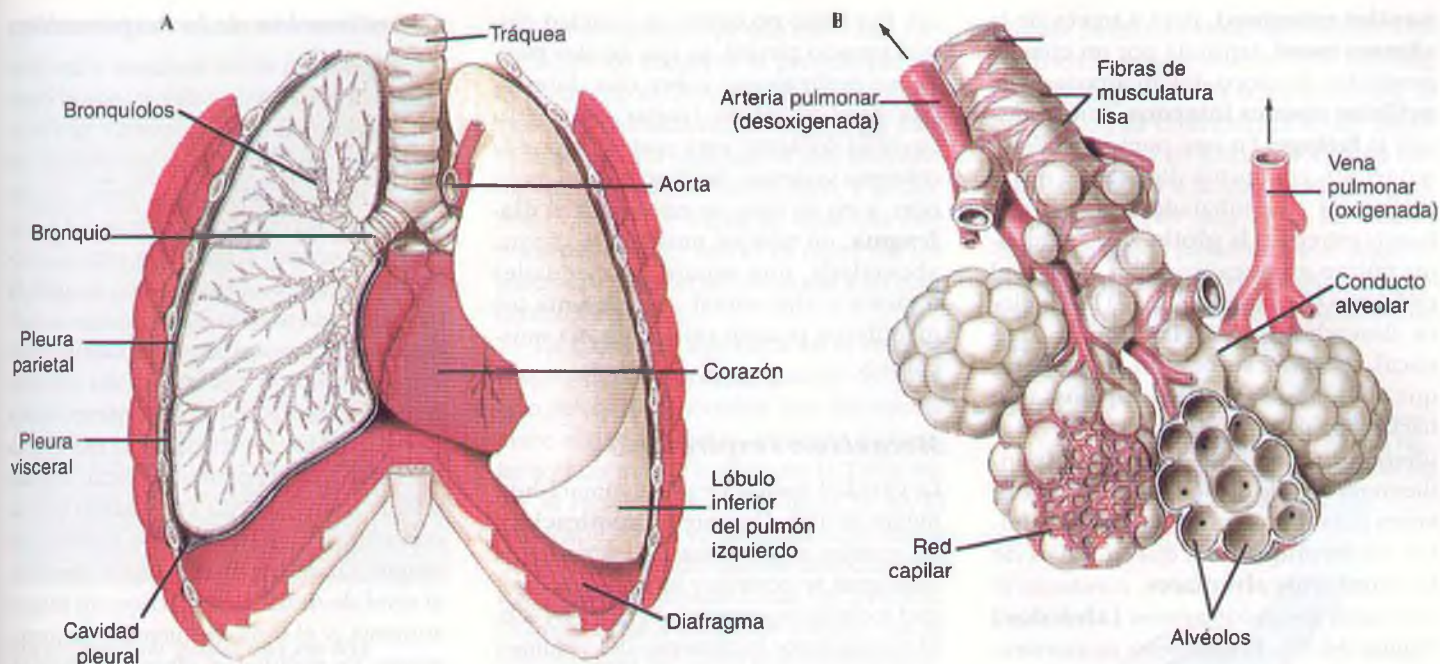
Figura 34-26

Estructura interna de los pulmones en los distintos grupos de vertebrados. En general, la tendencia evolutiva ha sido la de pasar de simples sacos, con superficies de intercambio entre la sangre y los espacios aéreos reducidas, a estructuras complejas y lobuladas, con numerosos compartimentos y unas superficies de intercambio amplias.

numerosa serie de sacos aéreos interconectados. Los más complejos de todos los pulmones son los de los mamíferos, que están divididos, de forma muy compleja, en millones de diminutos sacos, denominados **alvéolos** (Figura 34-27), cada uno de ellos irrigado por una rica red vascular. Se ha estimado que los pulmones humanos tienen una superficie total de 50 a 90 m², aproximadamente unas 50 veces el área de la superficie de la piel, y contienen unos 1000 km de capilares. Los mamíferos endotermos necesitan tener una superficie de intercambio tan grande como ésta con el fin de obtener del aire todo el oxígeno que precisan para mantener su elevada tasa metabólica.

Un inconveniente de los pulmones es que el intercambio gaseoso con la sangre sólo se puede producir en los alvéolos, situados en los extremos del sistema de tubos que forman el árbol respiratorio (tráquea, bronquios y bronquiolos

[Figura 34-27]). A diferencia del eficiente flujo, de un solo sentido, del agua a través de las branquias de los peces, el aire debe entrar y salir en un pulmón por el mismo camino. Después de cada exhalación, los tubos aéreos están llenos de aire «ya utilizado», procedente de los alvéolos, y que, con la siguiente inhalación, entrará de nuevo en los pulmones. El volumen de estos conductos aéreos es lo que se denomina «aire residual». Este aire que circula hacia dentro y hacia fuera con cada respiración es una dificultad añadida a la propia ventilación de los pulmones. De hecho, la ventilación de los pulmones es tan deficiente, que durante la respiración normal en el hombre, con cada inspiración sólo se renueva aproximadamente la sexta parte del aire contenido en los pulmones. Incluso después de hacer una espiración forzada, en el interior de los pulmones queda entre un 20 y un 35% de aire.

**Figura 34-27**

A, Pulmones humanos, con el pulmón derecho en sección. B, Porción terminal de un bronquiolo mostrando los sacos aéreos y su riego sanguíneo. Las flechas indican la dirección del flujo sanguíneo.

En las aves, la efectividad de los pulmones fue sumamente mejorada al desarrollar un amplio sistema de sacos aéreos (Figura 34-26 y p. 586), que actúan como reservorios de aire durante la ventilación. En cada inspiración, el 75% del aire que entra en los pulmones los atraviesa y pasa hasta los sacos aéreos (en ellos no se produce el intercambio gaseoso). En el momento de la espiración, parte de este aire fresco pasa directamente a los conductos pulmonares y finalmente a unos **capilares aéreos** de grosor unicelular, en los que sí se produce el intercambio gaseoso. Así, los capilares aéreos reciben aire fresco tanto durante la inspiración como durante la espiración. Esta perfección del diseño de los pulmones de las aves no es más que el resultado de una serie de presiones selectivas que tuvieron lugar durante la evolución del vuelo y como respuesta a sus elevados requerimientos metabólicos.

Los anfibios utilizan un mecanismo de **presión positiva** para introducir el aire en sus pulmones, lo que les diferencia de la mayor parte de los reptiles, las aves y los mamíferos, cuya ventilación se realiza por un mecanismo de **presión negativa**, es decir, succionando el aire hacia el interior de los pulmones al expandir la caja torácica. Para introducir el aire en sus pul-

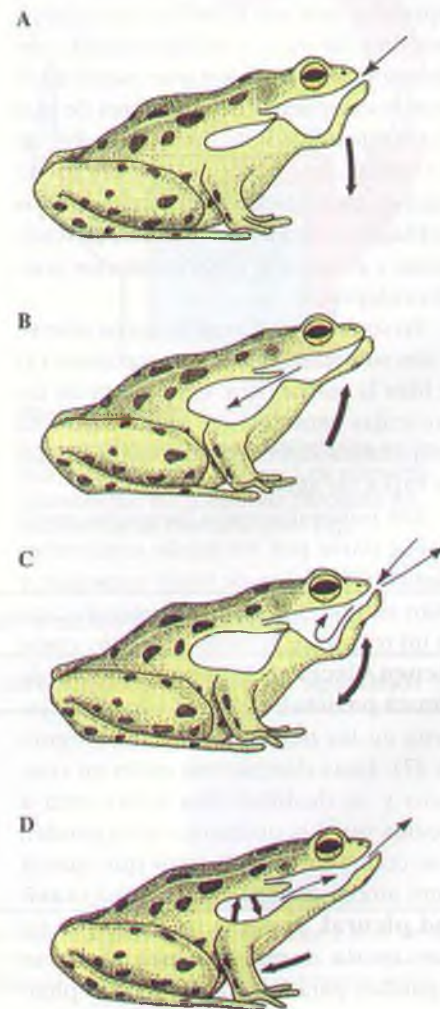
mones, las ranas bajan primero la parte inferior de su cavidad bucal, con lo que el aire pasa al interior de ésta a través de las **narinas externas** (orificios nasales); a continuación, cierran las narinas y elevan el suelo de la cavidad bucal, con lo que fuerzan el aire hacia los pulmones (Figura 34-28). No obstante, la mayor parte del tiempo, las ranas realizan una ventilación rítmica sólo de su cavidad bucal que, al estar muy bien vascularizada, constituye una superficie respiratoria que complementa a la respiración pulmonar.

ESTRUCTURA Y FUNCIÓN DEL SISTEMA RESPIRATORIO DE LOS MAMÍFEROS

En los mamíferos, el aire entra en el sistema a través de las **narinas** (orificios

Figura 34-28

Respiración de una rana. La rana, que respira por presión positiva, llena sus pulmones forzando el aire hacia ellos. A, Al bajar el suelo de la boca, el aire entra por las narinas. B, Con las narinas cerradas y la glotis abierta, fuerza el aire hacia los pulmones al levantar el suelo de la boca. C, La cavidad bucal se ventila rítmicamente durante un cierto tiempo. D, Los pulmones se vacían al contraerse la musculatura de la pared del cuerpo y por el retroceso elástico de los pulmones.



nasales externos), pasa a través de la **cámara nasal**, tapizada por un epitelio productor de moco, luego atraviesa los **orificios nasales internos**, conectados con la **faringe**. En este punto, donde se reúnen los conductos digestivo y respiratorio, el aire inhalado pasa por un hueco estrecho, la **glotis**, y los alimentos entran en el esófago para llegar al estómago (Figura 35-11, p. 711). La glotis desemboca en la **laringe**, o saco vocal, y ésta, a su vez, en la **tráquea**, que se divide en dos **bronquios**, uno hacia cada pulmón (Figura 34-27). En el interior de cada pulmón, el correspondiente bronquio se subdivide repetidas veces para formar unos pequeños túbulos, los **bronquiolos**, que, a través de los **conductos alveolares**, conducen el aire hasta los sacos aéreos (**alvéolos**) (Figura 34-27). El endotelio monoestratificado de la pared de los alvéolos es muy delgado y está húmedo para facilitar así el intercambio de gases entre los sacos aéreos y los capilares sanguíneos subyacentes. Los conductos aéreos están tapizados por un epitelio con células secretoras de moco y células ciliadas, que desempeñan un importante papel en el acondicionamiento del aire antes de que alcance los alvéolos. En las paredes de la tráquea, los bronquios, y en las de algunos bronquiolos, hay unos anillos cartilaginosos que los rodean parcialmente y evitan que estos conductos puedan colapsarse.

En su recorrido hacia los sacos aéreos, el aire sufre tres cambios importantes: (1) se filtra la mayor parte del polvo y de las partículas extrañas, (2) se calienta a la temperatura del cuerpo, y (3) se satura de vapor de agua.

Los pulmones están formados en su mayor parte por un tejido conjuntivo elástico y por algo de tejido muscular, y están recubiertos por una delgada capa de un resistente epitelio conocido como **pleura visceral**. Una capa similar, la **pleura parietal**, tapiza la superficie interna de las paredes del tórax (Figura 34-27). Estas dos pleuras están en contacto y se deslizan una sobre otra a medida que los pulmones se expanden y se contraen. El «espacio» que queda entre ambas pleuras, denominado **cavidad pleural**, presenta un vacío parcial que ayuda a que los pulmones se expandan para rellenar la cavidad pleu-

ral. Por tanto no existe en realidad ningún espacio pleural, ya que las dos pleuras se deslizan una sobre otra, lubricadas por un fluido tisular (linfa). La cavidad torácica está rodeada por la columna vertebral, las costillas y el esternón, y en su base se encuentra el **diafragma**, un tabique muscular de forma abovedada, que separa las cavidades torácica y abdominal. Únicamente los mamíferos poseen un diafragma muscularoso.

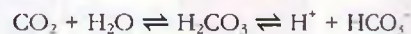
Mecanismo respiratorio

La cavidad torácica es una cámara hermetica al aire. Durante la **inspiración**, las costillas se desplazan hacia arriba, el diafragma se contrae y aplana, y la cavidad torácica se expande (Figura 34-29). El consiguiente incremento del volumen de la cavidad torácica hace que la presión del aire contenido en los pulmones quede por debajo de la presión atmosférica, y el aire entre a través de los conductos respiratorios para equilibrar la presión.

La **expiración** normal es un proceso menos activo que la inspiración. Cuando los músculos se relajan, las costillas y el diafragma vuelven a su posición inicial, el tamaño de la cavidad torácica disminuye y los elásticos pulmones se desinflan, con lo que se expulsa el aire (Figura 34-29).

Coordinación de la respiración

La respiración debe ajustarse a las diferentes demandas de oxígeno que el cuerpo necesite en cada momento. La respiración es involuntaria y automática en circunstancias normales, pero puede ponerse bajo control voluntario. La respiración normal y tranquila está controlada por neuronas situadas en la médula oblonga del encéfalo. Estas neuronas producen espontáneamente impulsos rítmicos que inducen la contracción del diafragma y de los músculos intercostales que hay entre las costillas. El ritmo y la intensidad de la respiración están regulados de forma precisa en relación con la concentración de dióxido de carbono en sangre. Cuando se realiza algún ejercicio, el nivel de dióxido de carbono en sangre aumenta, y el ritmo respiratorio se incrementa. En realidad, el efecto del dióxido de carbono se debe al aumento de la concentración de iones hidrógeno en sangre, como se indica en la siguiente reacción:



Así, cualquier aumento de la cantidad de dióxido de carbono está acompañado por un incremento de iones hidrógeno, y ambos estimulan intensamente el centro respiratorio de la médula oblonga, lo que lleva al aumento del ritmo e intensidad de la respiración.

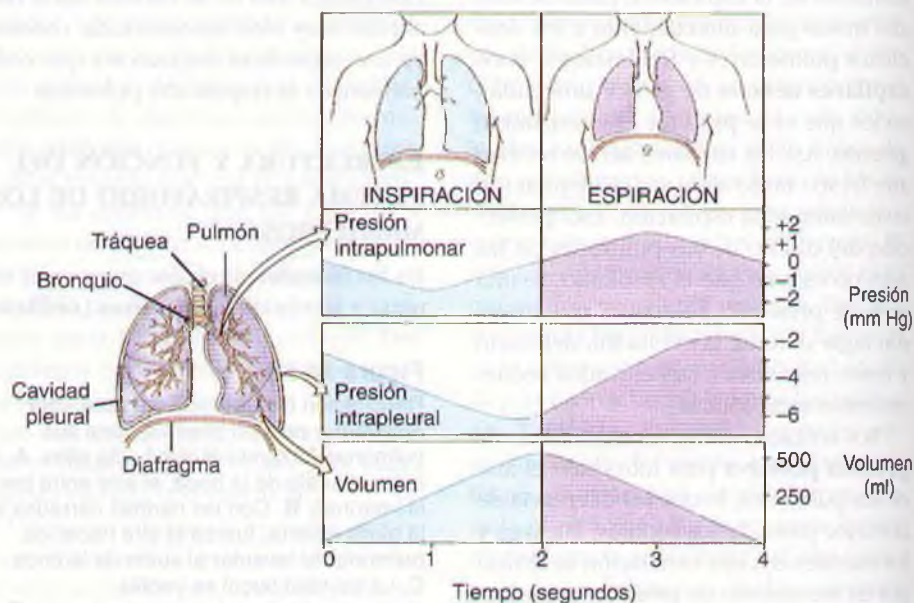


Figura 34-29

Movimientos respiratorios en el hombre.

Es bien conocido el hecho de que los nadadores pueden permanecer sumergidos mucho más tiempo si antes hiperventilan vigorosamente sus pulmones para expulsar el dióxido de carbono de ellos. Esto retrasa la irreprimible urgencia de asomar a la superficie para respirar. La práctica es peligrosa porque el oxígeno sanguíneo se gasta tan rápidamente como ocurriría sin la hiperventilación previa, y el buceador podría entonces perder la consciencia cuando el aporte de oxígeno al cerebro bajase por debajo del punto crítico. Esta parece haber sido la causa de varios casos bien documentados de asfixia entre buceadores que intentaban batir una marca de permanencia en inmersión.

Intercambio gaseoso en los pulmones y en los tejidos

La difusión del oxígeno y del dióxido de carbono se producen de acuerdo con las leyes físicas de la difusión, es decir, los gases pasan desde zonas en las que tienen una concentración elevada, hasta zonas en donde dicha concentración es más baja. El aire que respiramos no está formado por un único gas, sino por una mezcla de varios gases: aproximadamente, 79% de nitrógeno, 20,9% de oxígeno y cantidades menores de vapor de agua y dióxido de carbono. La presión atmosférica a nivel del mar es de 760 mm Hg, y representa la combinación de las presiones de todos los gases presentes en el aire, cada uno de los cuales contribuye en un porcentaje que está en relación con su abundancia relativa. La contribución de cada gas a la presión de una mezcla de ellos, como el aire, se dice que es la **presión parcial** de ese gas en con-

creto. Por ejemplo, ya que en el aire hay un 20,9% de oxígeno, la presión parcial del oxígeno es $20,9 \times 760$, lo que equivale a aproximadamente 159 mm Hg para el aire seco. En realidad, el aire atmosférico nunca está totalmente seco, y la cantidad variable de vapor de agua que esté presente ejerce, como el resto de los gases, una presión proporcional a su concentración.

En cuanto el aire entra en el sistema respiratorio, la presión parcial de cada uno de los gases cambia. Las diferencias entre el aire inspirado, espirado y alveolar son las que se indican en la Tabla 34-2 y se representan en la Figura 34-30. El aire inspirado se va saturando con vapor de agua a medida que se desplaza por los conductos aéreos hacia los alvéolos. Cuando llega a ellos y se mezcla con el aire residual del ciclo respiratorio anterior, el contenido en oxígeno disminuye, y el de dióxido de carbono aumenta. Con la espiración, el aire de los alvéolos se mezcla con el aire de los espacios muertos, produciéndose una mezcla diferente (Tabla 34-2).

Debido a que la presión parcial del oxígeno en los alvéolos pulmonares (100 mm Hg) es mayor que en los capilares venosos de los pulmones (40 mm Hg), el oxígeno se difunde hacia el interior de los capilares. De forma similar, el dióxido de carbono presenta una mayor concentración en la sangre de los capilares de los pulmones (46 mm Hg) que en el aire del interior de los alvéolos (40 mm Hg), de forma que el dióxido de carbono se difunde desde la sangre hasta los alvéolos.

En los tejidos, los gases también se difunden de acuerdo con los correspondientes gradientes de concentración

(Figura 34-30). La concentración de oxígeno en la sangre arterial (100 mm Hg) es mayor que en los tejidos (de 0 a 30 mm Hg), y la concentración del dióxido de carbono en éstos (de 45 a 68 mm Hg) es superior a la que tiene en la sangre arterial (40 mm Hg). En ambos casos, los gases pasan desde el lugar en el que tienen una mayor concentración hacia aquél en el que la tienen más baja.

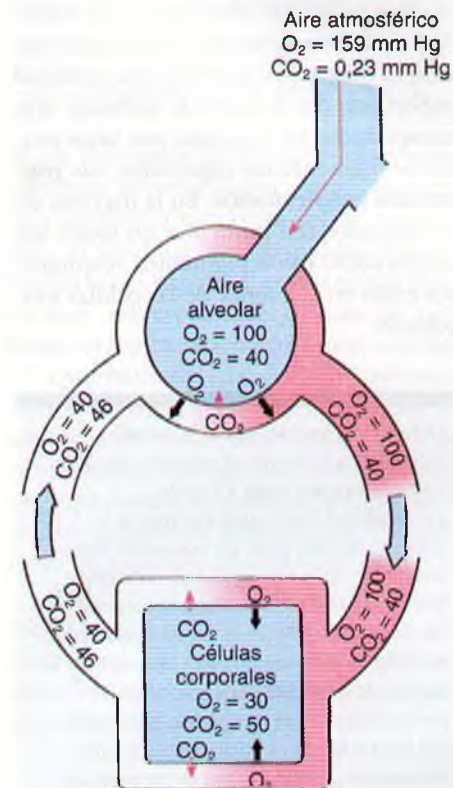


Figura 34-30

Intercambio de gases respiratorios en los pulmones y en las células. Los números representan las presiones parciales en milímetros de mercurio (mm Hg).

Tabla 34-2

Presiones parciales y concentración de los gases en el aire y en los líquidos corporales

	Nitrógeno (N ₂)	Oxígeno (O ₂)	Dióxido de carbono (CO ₂)	Vapor de agua (H ₂ O)
Aire inspirado (seco)	600 (79%)	159 (20,9%)	0,2 (0,03%)	—
Aire alveolar (saturado)	573 (75,4%)	100 (13,2%)	40 (5,2%)	47 (6,2%)
Aire espirado (saturado)	569 (74,8%)	116 (15,3%)	28 (3,7%)	47 (6,2%)
Sangre arterial	573	100	40	
Tejidos periféricos	573	30	50	
Sangre venosa	573	40	46	

Nota: Todos los valores están expresados en mm Hg. Lo tantos por ciento indican la proporción en que participan en la presión atmosférica total a nivel del mar (760 mm Hg). El aire inspirado se ha considerado como seco, aunque el aire atmosférico siempre contiene una cierta cantidad de agua. Por ejemplo, si el aire atmosférico está a una temperatura de 20 °C y con una saturación de agua media (humedad relativa del 50%), las diferentes presiones parciales y porcentajes serían: N₂ 593,5 (78,1%); O₂ 157 (20,6%); CO₂ 0,2 (0,03%); y H₂O 8,75 (1,1%).

Transporte de gases por vía sanguínea

En algunos invertebrados, los gases respiratorios se transportan, simplemente, disueltos en los líquidos corporales. Sin embargo, la solubilidad del oxígeno en el agua es tan baja, que este procedimiento de transporte sólo es adecuado para animales con tasas metabólicas bajas. Así, sólo el 1% del oxígeno requerido por el hombre puede transportarse de esta forma. En consecuencia, en muchos invertebrados y casi en la totalidad de los vertebrados, prácticamente todo el oxígeno, y también una cantidad importante del dióxido de carbono, son transportados en la sangre por unas proteínas pigmentarias especiales, los **pigmentos respiratorios**. En la mayoría de los animales (en particular en todos los vertebrados) estos pigmentos respiratorios están en el interior de las células sanguíneas.

Debido al peso del agua, la presión hidrostática aumenta el equivalente de 1 atmósfera por cada 10 m de profundidad en el agua del mar, y la presión del aire para un buceador debe aumentar de la misma forma para que pueda ser utilizado durante la respiración por los pulmones. Bajo un incremento de presión, el aire adicional se disuelve en la sangre; la cantidad depende de la profundidad y del tiempo de inmersión del buceador. Si el buceador asciende lentamente, el gas escapa de la solución imperceptiblemente y es expulsado a través de los pulmones. Sin embargo, si el ascenso es demasiado rápido, el aire sale de la solución y forma burbujas en la sangre y otros tejidos, una situación conocida como *enfermedad de la descompresión* o *apoplejía*. El resultado es doloroso y, si es grave, puede causar parálisis o la muerte.

El pigmento respiratorio más ampliamente distribuido en el Reino Animal es la **hemoglobina**, una proteína roja que contiene hierro y que está presente en todos los vertebrados y en muchos invertebrados. Cada molécula de hemoglobina está formada por un 5% de un compuesto conocido como **grupo hemo**, un complejo que contiene hierro y que es el responsable del color rojo de la san-

La anemia de las células falciformes es una enfermedad hereditaria incurable (p. 148) en la que un único aminoácido de la hemoglobina normal (HbA) está sustituido. La capacidad de la hemoglobina de las células falciformes (HbS) para el transporte del oxígeno se ve seriamente deteriorada y los eritrocitos tienden a arrugarse cuando la demanda de oxígeno es alta (por ejemplo, durante el ejercicio). Los capilares entonces se atascan con los glóbulos rojos deformados. El área afectada se hace muy dolorosa y los tejidos pueden morir. En América, aproximadamente una de cada diez personas de raza negra son portadores (heterocigóticos) del carácter. Los heterocigóticos no desarrollan la enfermedad y llevan una existencia normal, pero si los dos padres son heterocigóticos, sus descendientes tienen una probabilidad del 25% de padecer esta enfermedad.

gre, y un 95% de **globina**, una proteína incolora. El grupo hemo de la hemoglobina tiene una gran afinidad por el oxígeno. Cada gramo de hemoglobina puede transportar como máximo 1,3 ml de oxígeno aproximadamente; ya que hay unos 15 g de hemoglobina en cada 100 ml de sangre humana, dicha cantidad de sangre, saturada de oxígeno, contiene unos 20 ml de oxígeno. Por supuesto, para que la hemoglobina sea útil para el cuerpo debe mantener el oxígeno en una combinación química reversible, de tal manera que pueda ser puesto a disposición de los tejidos. La cantidad real de oxígeno con la que se puede combinar la hemoglobina depende de la presión parcial de oxígeno alrededor de las células sanguíneas. Cuando la concentración de oxígeno es alta, como lo es en los capilares de los alvéolos pulmonares, la hemoglobina puede combinarse con él; en los tejidos, donde la presión parcial del oxígeno es baja, la hemoglobina tiende a liberar las reservas de oxígeno que lleva.

La relación entre la capacidad de carga y la concentración de oxígeno ambiental se representa como una **curva de saturación de la hemoglobina** (también denominada curva de disociación de oxígeno [Figura 34-31]). Como se puede observar en estas curvas, cuanto más baja sea la presión de oxígeno cir-

Aunque la hemoglobina es el único pigmento respiratorio de los vertebrados, entre los invertebrados conocemos otros pigmentos. La *hemocianina*, una proteína azul que contiene cobre, existe en los crustáceos y en la mayor parte de los moluscos. La *clorocruorina*, un pigmento de color verde que contiene hierro, se encuentra en cuatro familias de poliquetos tubícolas. Su estructura y capacidad de transporte de oxígeno son muy similares a las de la hemoglobina, pero se transporta en forma libre en el plasma en vez de estar encerrada en los glóbulos sanguíneos. La *hemeritrina* es un pigmento rojo que se encuentra en algunos poliquetos. Aunque contiene hierro, este metal no se localiza en el grupo hemo (a pesar del nombre del pigmento), y su capacidad de transporte de oxígeno es bastante reducida en comparación con la de la hemoglobina.

cundante, mayor será la cantidad de oxígeno que se libera. Ésta es una característica importante de la hemoglobina, ya que permite que se libere más oxígeno en aquellos tejidos que más lo necesitan (que presentan las más bajas presiones parciales de oxígeno).

Otra característica que facilita la cesión de oxígeno a los tejidos es la elevada sen-

Desgraciadamente para el hombre y otros animales superiores, la hemoglobina presenta una afinidad por el monóxido de carbono que es aproximadamente unas 200 veces más alta que su afinidad por el oxígeno. En consecuencia, incluso cuando el monóxido de carbono se encuentra en la atmósfera en concentraciones más bajas que el oxígeno, tiende a desplazar al oxígeno de la hemoglobina para formar un compuesto estable denominado carboxihemoglobina. El aire que contenga aproximadamente sólo un 0,2% de monóxido de carbono puede ser mortal. Debido a su tasa respiratoria más alta, los niños y los animales pequeños se envenenan más rápidamente que el hombre adulto. El monóxido de carbono se está convirtiendo en un contaminante atmosférico en proporciones cada vez mayores, a medida que aumentan la población y la industrialización del mundo.

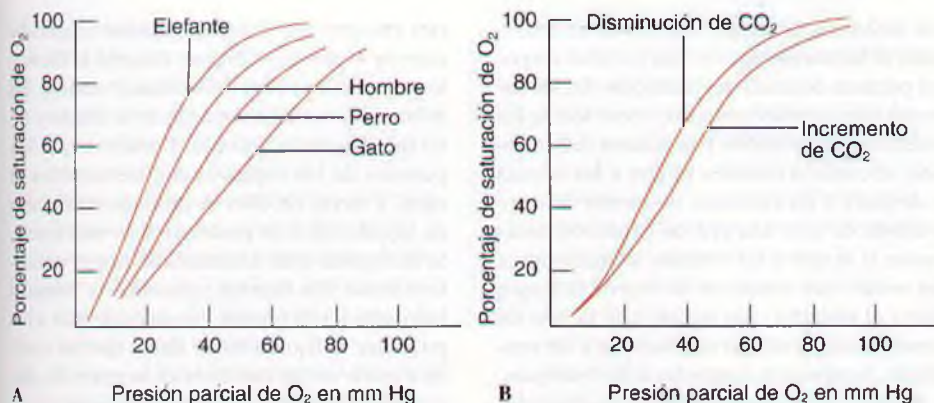


Figura 34-31

Curvas de saturación de la hemoglobina, que muestran cómo la cantidad de oxígeno que se puede unir a la hemoglobina está en relación con la presión parcial de oxígeno. **A**, Los animales pequeños tienen una sangre que libera oxígeno de forma más espontánea que la sangre de los animales grandes. **B**, La hemoglobina también es sensible a la presión parcial de dióxido de carbono. A medida que el dióxido de carbono penetra en la sangre desde los tejidos, la curva se desplaza a la derecha, disminuyendo la afinidad de la hemoglobina por el oxígeno. Así, la hemoglobina descarga más oxígeno en los tejidos en donde la concentración de dióxido de carbono es más alta.

sibilidad de la oxihemoglobina (hemoglobina combinada con oxígeno) al dióxido de carbono. Los cambios en el dióxido de carbono alteran la curva de saturación de la hemoglobina hacia la derecha (Figura 34-31B), un fenómeno que se conoce como **efecto Bohr**, ya que fue este científico danés quien lo descubrió. Por tanto según va pasando el dióxido de carbono a la sangre desde los tejidos que están respirando, se fomenta la liberación de más oxígeno por parte de la hemoglobina. En los pulmo-

nes ocurre justo lo contrario: a medida que el dióxido de carbono pasa desde la sangre venosa a los espacios alveolares, la curva de saturación de la hemoglobina retorna a la izquierda, lo que posibilita que la hemoglobina capte más oxígeno.

La misma sangre que transporta el oxígeno desde los pulmones, debe transportar el dióxido de carbono en su camino de regreso; sin embargo, y a diferencia del oxígeno, que es transportado casi exclusivamente en combinación con la

hemoglobina, el dióxido de carbono se transporta de tres formas principales. Una pequeña fracción de dióxido de carbono, aproximadamente el 7% del total, se transporta en forma gaseosa, disuelto en el plasma. La mayor parte del dióxido de carbono, aproximadamente el 70%, se convierte en ácido carbónico en los glóbulos rojos sanguíneos mediante la acción de la enzima anhidrasa carbónica. Inmediatamente, el ácido carbónico se disocia en iones hidrógeno e iones bicarbonato, según la siguiente reacción:



El ion hidrógeno se neutraliza por varios sistemas amortiguadores que impiden una disminución drástica del pH sanguíneo. El ion bicarbonato queda en disolución en el plasma y en los eritrocitos, ya que, a diferencia del dióxido de carbono, el ion bicarbonato es muy soluble.

Otra parte del dióxido de carbono, aproximadamente un 23% del total, se combina de manera reversible con la hemoglobina. En lugar de combinarse con el grupo hemo, lo hace con los radicales amino de diversos aminoácidos, formándose así una carbaminohemoglobina.

Todas estas reacciones son reversibles. Cuando la sangre venosa llega a los pulmones, el dióxido de carbono se difunde desde los eritrocitos hacia el aire alveolar.

Resumen

Básicamente el líquido corporal es agua, pero con muchas sustancias disueltas, entre ellas electrolitos y proteínas. La sangre de los vertebrados está formada por plasma líquido y elementos formes, entre los que se encuentran los glóbulos rojos, los blancos y las plaquetas. Los glóbulos rojos tienen un pigmento transportador de oxígeno, la hemoglobina. Los glóbulos blancos son unos importantes elementos defensivos. Las plaquetas son fundamentales en el proceso de la coagulación, que es necesario para evitar la pérdida excesiva de sangre cuando un vaso sanguíneo ha sido dañado. A partir de ellas se liberan una serie de factores que activan la protrombina para que se transforme en trombina, una enzima que hace que el fibrinógeno pase a su forma de gel, la fibrina.

La mayoría de los animales tienen mecanismos para protegerse frente a los agentes invasores. La fagocitosis desempeña un papel fundamental en la defensa de la mayoría de los animales pluricelulares y es un mecanismo importante de alimentación para muchos protistas. En los vertebrados la fagocitosis puede ser fija (sistema retículo endotelial) o móvil (neutrófilos y macrófagos).

El sistema inmunológico de los vertebrados es capaz de responder ante un gran número de antígenos específicos, y la respuesta aumenta en intensidad tras exposiciones repetidas ante un mismo antígeno. Ciertas proteínas de la superficie de la membrana de todas las células del cuerpo, son las responsables del reconocimiento de lo propio y de lo extraño. Estas proteínas están codificadas por los genes

del complejo principal de histocompatibilidad (MHC, *major histocompatibility complex*). Las células que intervienen en las respuestas inmunitarias son los fagocitos (granulocitos, macrófagos) y los linfocitos. Los linfocitos T (células T) tienen en su superficie receptores específicos para los antígenos, y los linfocitos B (células B) tienen anticuerpos en su superficie, y dan origen a otras células que secretan más anticuerpos (células plasmáticas). Se distinguen varios subtipos de células T por sus diferentes funciones y por las proteínas específicas que tienen en su superficie, por ejemplo, las células T de colaboración (T_H , *helper cells*) y los linfocitos T citotóxicos. Las células T_H1 estimulan las respuestas inmunitarias de tipo celular y las células T_H2 las de tipo humoral (a base de anticuerpos). Cuando uno de estos

tipos de respuesta se estimula, el otro tiende a inhibirse. Las células del sistema inmunitario se comunican unas con otras y con el resto de las células del cuerpo por medio de citoquinas, entre las que se encuentran varias interleuquinas, el interferón- γ y el factor de necrosis tumoral.

Una respuesta inmunitaria se desencadena cuando un macrófago fagocita un antígeno, y presenta partes de este último a las células T de colaboración. En una respuesta humoral, unas células T_H2 concretas estimulan la proliferación de unos linfocitos B específicos y, finalmente, se producen células plasmáticas que secretan los anticuerpos específicos para el antígeno. Parte de las células B activadas permanecen como células de memoria, que son las responsables de las respuestas secundarias. Entre otras acciones, los anticuerpos ayudan a destruir las sustancias invasoras por opsonización y por lisis vía complemento. La inflamación es un proceso inespecífico muy influido por la primera experiencia inmunitaria del cuerpo frente a un antígeno concreto. La hipersensibilidad retardada es un tipo de inmunidad por medio de células, y la hipersensibilidad inmediata, depende de los anticuerpos, en particular de las IgE de la superficie de los mastocitos.

La proteína CD4 de la superficie de las células T_H es el receptor para el VIH, y la destrucción de las células CD4⁺ es la responsable de muchos de los daños que sufre el sistema inmunitario en el SIDA.

Las personas presentan antígenos genéticamente determinados en la superficie de todas sus células sanguíneas (grupos sanguíneos ABO y otros); los tipos sanguíneos deben ser compatibles para poder realizar una transfusión, o la sangre transfundida podría ser aglutinada por los anticuerpos del receptor.

En los sistemas circulatorios abiertos, como los de los artrópodos y la mayoría de

los moluscos, la sangre sale de las arterias y pasa al hemocele, que es una cavidad corporal primaria derivada del blastocele. En los sistemas circulatorios cerrados, como los de los anélidos, vertebrados y moluscos cefalópodos, el corazón bombea sangre a las arterias y después a las arteriolas de menor tamaño; a través de una fina red de capilares, éstas pasan la sangre a las vénulas, y finalmente a las venas, que conducen de nuevo la sangre hasta el corazón. Los peces, que tienen un corazón bicameral con una aurícula y un ventrículo, bombean la sangre hacia las branquias, y después pasa directamente a los capilares sistémicos de todos los órganos del cuerpo, sin haber pasado nuevamente por el corazón. Con el desarrollo evolutivo de los pulmones, los vertebrados también desarrollaron una circulación doble, con un circuito sistémico, que suministra sangre al cuerpo, y un circuito pulmonar, que está al servicio de los pulmones. Para que este sistema doble sea eficaz, se necesita que tanto la aurícula como el ventrículo se dividan en dos para formar una bomba doble; la división se inició en los dipnoos y los anfibios, en los que el corazón tiene dos aurículas y un ventrículo, y se completó en las aves y los mamíferos, que poseen un corazón tetracameral.

El flujo unidireccional de la sangre durante la contracción (sístole) y relajación (diástole) del corazón, está asegurado por unas válvulas que hay entre las aurículas y los ventrículos, y entre éstos y las arterias pulmonar y aorta. Aunque el corazón puede latir espontáneamente, el ritmo cardíaco está controlado por nervios del sistema nervioso central. La alta demanda de oxígeno del músculo cardíaco está abastecida por una circulación coronaria bien desarrollada. Las paredes de las arterias son más gruesas que las de las venas, y el tejido conjuntivo de las paredes de las arte-

rias permite que éstas se puedan expandir durante la sístole y contraer durante la diástole. La presión arterial (hidrostática) normal, en el hombre, es de 120 mm Hg en la sístole y de 80 mm Hg en la diástole. Debido a que las paredes de los capilares son permeables al agua, a través de ellas se produce un filtrado de líquido, libre de proteínas. Este movimiento de líquido está determinado por el equilibrio entre dos fuerzas opuestas, la presión hidrostática y la presión osmótica debida a las proteínas. El líquido tisular (linfa) que no vuelve a entrar en los capilares es recuperado por el sistema linfático y vuelve al sistema circulatorio a través de los vasos linfáticos.

El transporte de gases respiratorios, en los animales pequeños puede depender de la difusión entre el medio y los tejidos (o el citoplasma), pero los animales grandes necesitan órganos respiratorios especializados, como branquias, tráqueas o pulmones, para transportar los gases respiratorios. Las branquias y los pulmones incrementan notablemente la superficie de intercambio de los gases respiratorios entre la sangre y el ambiente. Muchos animales poseen pigmentos respiratorios y otros mecanismos para transportar el oxígeno y el dióxido de carbono en su sangre. El pigmento respiratorio más frecuente en el Reino Animal es la hemoglobina, que posee una elevada afinidad por el oxígeno, a altas concentraciones de éste, pero que lo libera cuando está poco concentrado. La hemoglobina de los vertebrados, que se encuentra en el interior de los eritrocitos, se combina fácilmente con el oxígeno en las branquias y pulmones, y lo libera en los tejidos en los que la presión parcial de oxígeno es baja. El dióxido de carbono es transportado en la sangre desde los tejidos a los pulmones como ion bicarbonato, en combinación con la hemoglobina, o como gas en disolución.

Cuestionario

- Nombre los principales electrolitos intracelulares y los principales electrolitos extracelulares.
- ¿Cuál es el destino de los eritrocitos viejos en el cuerpo?
- Esquematice o describa brevemente la secuencia de sucesos que conducen a la coagulación sanguínea.
- La fagocitosis es un mecanismo de defensa importante en la mayoría de los animales. ¿Cómo se clasifican los fagocitos? Cite dos tipos de células fagocíticas.
- ¿Cuáles son las bases moleculares del reconocimiento de lo propio y lo extraño?
- ¿Qué diferencias hay entre las células T y las células B?
- ¿Qué es una citoquina? ¿Cuáles son algunas de sus funciones?
- Resuma la secuencia de sucesos de una respuesta inmunitaria humoral, desde la introducción del antígeno hasta la producción de los anticuerpos.
- Defina los siguientes conceptos: Célula plasmática, respuesta secundaria, células de recuerdo, complemento, opsonización, título, estímulo, citoquina, linfoquina, célula asesina, interleuquina-2.
- En general, ¿qué consecuencias tiene la activación de las células T_H1 en la respuesta inmunitaria? ¿y la activación de las células T_H2 ?
- Diferencie entre proteínas MHC de clase I y de clase II.
- Describa una respuesta inflamatoria típica.
- Diferencie la hipersensibilidad retardada y la hipersensibilidad inmediata.
- En el SIDA, ¿cuál es el principal mecanismo por el que el VIH daña el sistema inmunitario?
- Cite los genotipos de cada uno de los siguientes tipos sanguíneos: A, B, O y AB. ¿Qué sucede cuando una persona con sangre de tipo A se la dona a otra

- con sangre de tipo B? ¿y con sangre de tipo AB? ¿y con sangre de tipo O?
16. ¿Cuál es la diferencia entre un sistema circulatorio abierto y uno cerrado? ¿cuál es el origen de un hemocele como el que tienen los artrópodos?
 17. Coloque ordenadamente los siguientes términos para describir el flujo de la sangre en el sistema circulatorio de un pez: ventrículo, capilares branquiales, seno venoso, capilares sistémicos, aurícula, aorta dorsal.
 18. Indique el flujo de la sangre a través del corazón de un mamífero, nombrando cada una de las cámaras y válvulas, y explicando cuándo entra la sangre en cada aurícula, cuándo sale de ellas, cuándo entra en los ventrículos y cuándo sale de éstos.
 19. Explique el origen y la forma de transmisión del impulso que da origen a

- la contracción del corazón. ¿Por qué se dice que el corazón de los vertebrados es miogénico?
20. Defina los términos sístole y diástole.
 21. Explique los movimientos de los líquidos a través de las paredes de los capilares. ¿Por qué el equilibrio entre presión hidrostática y presión osmótica coloidal es el que determina la dirección del flujo de los líquidos?
 22. Describa brevemente el sistema linfático. ¿Cuáles son sus principales funciones?
 23. ¿Cuál es la ventaja de las branquias de los peces para la respiración en el agua y la desventaja de la respiración branquial en la tierra?
 24. Indique el camino del aire inspirado en el hombre, desde los orificios nasales a las cámaras más pequeñas del pulmón. ¿Qué es el «aire residual»

- de los pulmones de los mamíferos? ¿cómo afecta a la presión parcial de oxígeno cuando el aire llega a los alvéolos?
25. ¿Cómo ventila una rana sus pulmones? Diferencie la respiración por presión positiva en los anfibios y la respiración por presión negativa en los mamíferos.
 26. Describa el sistema traqueal de los insectos. ¿Qué ventajas presenta este sistema en los animales pequeños?
 27. ¿Que papel tiene el dióxido de carbono en el control del ritmo y la profundidad de la respiración en un mamífero?
 28. Explique cómo se transporta el oxígeno en la sangre, incluyendo específicamente el papel de la hemoglobina. Conteste la misma cuestión pero con relación al transporte de dióxido de carbono.

Bibliografía

Ver también la Bibliografía general de la Parte IV, p. 783.

Abbas, A. K., A. R. Lichtman, and J. S. Pober. 1994. Cellular and molecular immunology, ed. 2. Philadelphia. Saunders. *Buen tratado actualizado de inmunología.*

von Boehmer, H., and P. Kisielow. 1991. How the immune system learns about self. *Sci. Am.* **265**:74–81 (Oct.). *Parte del mecanismo por el que el sistema inmunológico tolera los antígenos «propios», puede producirse por el mecanismo conocido como supresión clonal.*

Feder, M. E., and W. W. Burggren. 1985. Skin breathing in vertebrates. *Sci. Am.* **253**:126–142 (Nov.). *En muchos anfibios y reptiles, la piel puede complementar, o incluso sustituir, a las branquias y los pulmones.*

Gallo, R. C., and L. Montagnier. 1988. AIDS in 1988. *Sci. Am.* **259**:40–48 (Oct.). *Los autores son los científicos americano y francés que descubrieron, por separado, el virus del SIDA. El principal artículo de un número de Scientific American totalmente dedicado al estado y conocimiento sobre el SIDA.*

Golde, D. W. 1991. The stem cell. *Sci. Am.* **265**:86–93 (Dec.). *Unas células indiferenciadas de la médula ósea son las que dan lugar a los glóbulos blancos y rojos, macrófagos y a las plaquetas.*

Grey, H. M., A. Sette, and S. Buus. 1989. How T cells see antigen. *Sci. Am.* **261**:56–64 (Nov.). *Describe el proceso de presentación del antígeno a las células T por parte de los macrófagos.*

Lawn, R. M., and G. A. Vehar. 1986. The molecular genetics of hemophilia. *Sci. Am.* **254**:48–54 (Mar.). *La secuencia genética para el factor desencadenante de la falta de coagulación en las formas más comunes de la hemofilia, ha sido aislada y clonada con técnicas de recombinación del DNA. Las perspectivas son buenas para conseguir una fuente segura (libre de virus), y abundante, del factor para el tratamiento de los hemofílicos.*

Lillywhite, H. B. 1988. Snakes, blood circulation and gravity. *Sci. Am.* **259**:92–98 (Dec.). *Sobre la forma en que el sistema circulatorio de las serpientes está desarrollado para poder contrarrestar los efectos de la gravedad.*

Perutz, M. F. 1978. Hemoglobin structure and respiratory transport. *Sci. Am.* **240**:92–125 (Dec.). *La hemoglobina transporta el oxígeno y el dióxido de carbono entre los pulmones y los tejidos invirtiendo su función entre ambas estructuras. Perutz y J. C. Kendrew obtuvieron el Premio Nobel en 1962 por descubrir la estructura de la hemoglobina.*

Randall, D. J., W. W. Burggren, A. P. Farrell, and M. S. Haswell. 1981. The evolution of air breathing in vertebrates. Cambridge England, Cambridge University Press. *Ilustra la fisiología de la respiración aérea desde antecesores acuáticos.*

Robinson, T. F., S. M. Factor, and E. H. Sonnenblick. 1986. The heart as a suction pump. *Sci. Am.* **254**:84–91 (June). *Sugiere que el llenado del corazón durante la diástole es ayudado por el retroceso elástico de la energía de la sístole.*

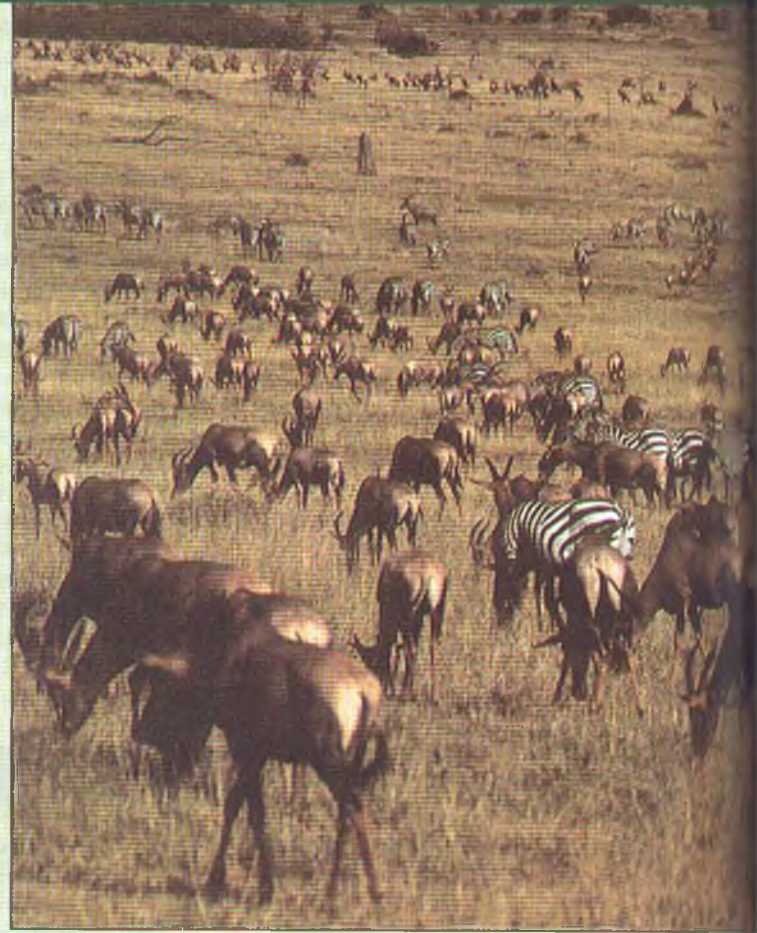
Sinha, A. A., M. T. G. López, and H. O. McDevitt. 1990. Autoimmune diseases: the failure of self tolerance. *Science* **248**:1380–1388. *Sobre el estado actual de las investigaciones sobre las enfermedades autoinmunológicas, que se centran en el estudio del complejo formado por las proteínas del MHC, antígenos y receptores de las células T.*

Weiss, R. 1994. Of myths and mischief. *Discover* **15**(12):36–42. *Desacredita los mitos que se han generado en torno al SIDA, incluyendo el más peligroso de ellos, que el VIH no es el responsable de esta enfermedad.*

Zucker, M. B. 1980. The functioning of the blood platelets. *Sci. Am.* **242**:86–103 (June). *Estos pequeños elementos sanguíneos que actúan para detener las hemorragias, también cumplen otros papeles complejos en la salud y en la enfermedad.*

35

Digestión y nutrición



Un cuerno de la abundancia de los alimentos

Sir Walter Raleigh indicó que la diferencia entre un hombre rico y otro pobre es que el primero come cuando le apetece, mientras que el segundo come cuando puede. En el mundo superpoblado actual, en el que cada año se añaden otros 90 millones a los 5600 millones de personas de la población mundial, la diferencia entre el rico, bien alimentado, y el pobre, hambriento y malnutrido, se sigue manteniendo, y el comentario de Sir Walter aún es válido. A diferencia del hombre rico, que puede conseguir sus alimentos sin más que cogerlos, ya envasados, de los estantes de un supermercado bien abastecido, para el mundo pobre, como para el resto del Reino Animal, el conseguir algo que comer representa una cuestión de supervivencia.

Los posibles alimentos están por todas partes, y pocas fuentes están aún sin explotar. Los animales pican, mastican, muerden, exprimen, raen, ramonean, desmenuzan, raspan, filtran, engloban, enredan, succionan y absorben una increíble variedad de alimentos. Lo que un animal come y la forma en que lo hace, afecta enormemente a sus adaptaciones

alimentarias, comportamiento, fisiología y a su anatomía interna y externa; en resumen, afectan tanto a la forma del cuerpo como al papel que representan en el entramado de la vida. Los inacabados avances evolutivos de los depredadores y las presas, van alcanzando un equilibrio entre las adaptaciones para comer y las adaptaciones para evitar ser comido. Es por ello que los mecanismos para alimentarse son bastante estables, y la variabilidad de los animales es mucho mayor que la de sus procesos digestivos. Tanto los vertebrados como los invertebrados poseen enzimas digestivas similares. Los procesos bioquímicos para la utilización de los nutrientes y su transformación en energía son aún mucho más uniformes. Las fuentes alimentarias de los animales son como una cornucopia, cuerno de la abundancia, en la que los alimentos mantienen un flujo de entrada y salida. Son muy variados los alimentos que entran por la boca del cuerno, gracias a una enorme variabilidad de adaptaciones alimentarias, se van simplificando, y al final se emplean para un propósito común: la supervivencia y la reproducción. ■

Todos los organismos necesitan energía para mantener sus complicadas y muy organizadas estructuras. Ésta es la energía química que se libera al producirse la transformación de las complejas sustancias que el organismo adquiere del medio, en otras más simples.

La principal fuente de energía para la vida en la Tierra es el Sol. La luz solar es captada por las moléculas de clorofila de las plantas verdes, que transforman una parte de esta energía en energía química (energía trófica). Las plantas verdes son organismos **autótrofos** que necesitan solamente los compuestos inorgánicos, que absorben de su medio, como base para la síntesis de compuestos más complejos que permiten su crecimiento. La mayoría de los organismos autótrofos son **fotótrofos**, portadores de clorofila, aunque algunos, como las bacterias quimiosintéticas, son **quimiótrofos**, y obtienen su energía a partir de reacciones químicas inorgánicas.

Prácticamente todos los animales son **organismos heterótrofos**, que dependen de compuestos orgánicos ya sintetizados por las plantas, o por otros animales, para obtener los materiales que utilizan para su propio crecimiento, manutención y para la perpetuación de su propia estirpe. Como el alimento de los animales, constituido normalmente por los complejos tejidos de otros organismos, generalmente es demasiado voluminoso para ser absorbido directamente por las células, debe fragmentarse, o digerirse, hasta formar moléculas solubles que sean lo suficientemente pequeñas como para poder ser utilizadas.

Los animales pueden dividirse en cierto número de categorías basándose en sus hábitos alimentarios: los **herbívoros** se alimentan principalmente de materia vegetal; los **carnívoros** lo hacen, fundamentalmente, de los herbívoros o de otros carnívoros; los **omnívoros** pueden comer tanto plantas como animales.

La ingestión de la comida y su simplificación por el proceso de la digestión son únicamente los pasos iniciales de la nutrición. Los alimentos son reducidos por la digestión hasta que se obtienen moléculas solubles que pueden ser **absorbidas** dentro del sistema circulatorio y, por esta vía, pueden **transportarse** a los tejidos del cuerpo. Se **asimilan** en el protoplasma de las células. El oxígeno también es transportado por la

sangre a los tejidos, donde los productos de los alimentos son **oxidados**, o quemados, para obtener energía y calor. Mucha de la comida no es utilizada inmediatamente, sino que se **almacena** para el futuro. Por último, los desechos producidos por la oxidación deben ser **excretados**. Los productos de la comida que no pueden ser digeridos se eliminan en forma de heces.

En este capítulo estudiaremos, en primer lugar, las adaptaciones alimentarias de los animales. A continuación abordaremos la digestión y la absorción de los nutrientes. Y concluiremos considerando los requisitos tróficos de los animales.

ESTRATEGIAS ALIMENTARIAS

Sólo unos pocos animales pueden absorber directamente los nutrientes del medio en que viven. Algunos parásitos sanguíneos o intestinales pueden obtener todos sus nutrientes como moléculas orgánicas primarias por absorción superficial. Algunos invertebrados acuáticos pueden satisfacer parte de sus necesidades alimentarias directamente a partir del agua. Sin embargo, la mayoría de los animales deben realizar un cierto esfuerzo para conseguir sus alimentos. Las especializaciones que han desarrollado para conseguirlos son casi tan abundantes como los mismos animales. En esta breve exposición consideraremos sólo algunos de los principales mecanismos para la recolección de los alimentos.

ALIMENTACIÓN A BASE DE PARTÍCULAS

En las capas más superficiales de los océanos hay una multitud de partículas en suspensión. La mayor parte de ellas pertenecen al **plancton**, un conjunto de organismos de tamaño demasiado pequeño como para hacer algo más que no sea flotar a merced de las corrientes oceánicas. El resto son residuos orgánicos, los restos de vegetales y animales muertos que se van desintegrando. Aunque el plancton oceánico forma una zona rica y vital para el planeta, su distribución es muy heterogénea. Los mayores acúmulos de plancton aparecen en los estuarios y en zonas de afloramiento (*upwelling*), donde hay un abundante flujo de nutrientes. El plancton es ingerido por muchos animales de

un tamaño algo mayor, tanto vertebrados como invertebrados, que emplean una gran variedad de mecanismos para ello.

Uno de los métodos más importantes y más ampliamente utilizados de alimentación es la **filtración**, que es la forma de alimentarse que tienen los **suspensívoros** (Figura 35-1). La mayoría de los suspensívoros utilizan superficies ciliadas para producir corrientes que dirigen las partículas alimenticias flotantes hasta sus bocas. La mayor parte de los invertebrados suspensívoros, como los gusanos poliquetos tubícolas, los moluscos bivalvos, los hemicordados y la mayoría de los procordados, atrapan las partículas de alimento con trampas de moco que dirigen la comida hacia el tubo digestivo. Otros, como los camarones, las pulgas de agua y los percebes, realizan movimientos de barrido con sus apéndices, que tienen un aspecto plumoso, para crear corrientes de agua y atrapar el alimento, que luego transportan hasta la boca. Algunas fases larvarias dulciacuáticas de algunos órdenes de insectos emplean sedas en forma de abanico o tejen redes de seda para atrapar los alimentos.

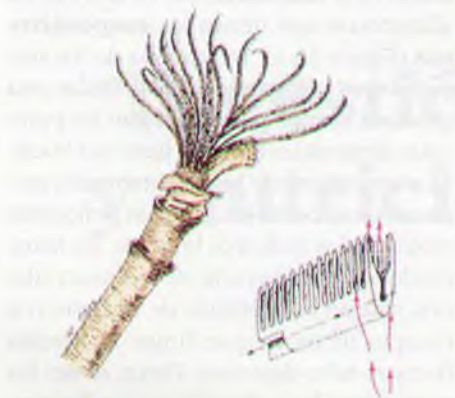
Los animales suspensívoros han evolucionado, en muchos casos, a partir de representantes de grupos que en principio se alimentaban selectivamente. Los ejemplos son muy numerosos: muchos microcrustáceos, peces tales como los arenques, sábalos y algunos tiburones, aves como el flamenco, y los mayores de todos los animales, las ballenas. La importancia de un componente del plancton, las diatomeas, para soportar la gran pirámide de animales suspensívoros fue puesta de manifiesto por N. J. Berril*:

«Un rorqual necesita tener una tonelada de arenques en su estómago para encontrarse satisfecho, es decir, necesita comer hasta 5000 peces. Cada arenque, a su vez, puede tener de 6000 a 7000 crustáceos en su propio estómago, cada uno de los cuales puede tener hasta 130 000 diatomeas en el suyo. En otras palabras, cuatro billones de diatomeas verdiamarillas son las que sostienen a una ballena de tamaño medio, como máximo, durante unas cuantas horas.»

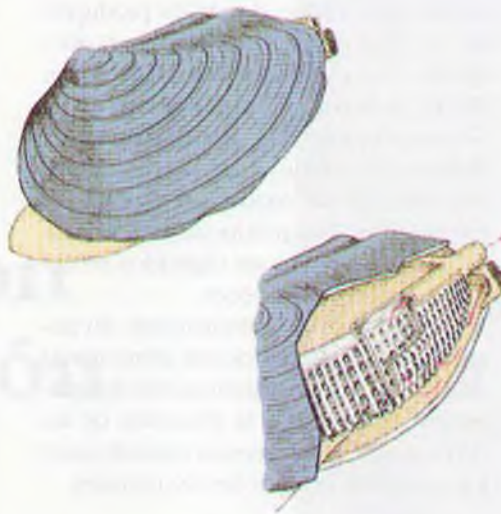
* Berril, N. J. 1958. *You and the universe*. New York. Dodd, Mead & Co.

Figura 35-1

Algunos animales filtradores y las formas en que se alimentan.



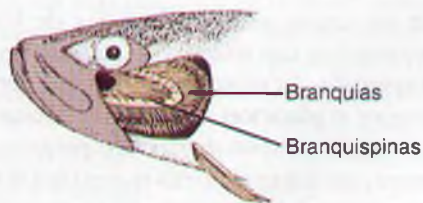
A. Los sabélidos (clase Polychaeta, filo Annelida) poseen una corona de tentáculos. Los numerosos cilios situados en los bordes de dichos tentáculos conducen el agua (*flecha gruesa*) entre las pinnulas, donde las partículas de alimento quedan atrapadas en moco; posteriormente se transportan por un surco situado en el centro de cada tentáculo hasta la boca (*flechas discontinuas*).



B. Los moluscos bivalvos (clase Bivalvia, filo Mollusca) utilizan las branquias como estructuras para la recolección de los alimentos, así como para la respiración. Las corrientes de agua que crean los cilios de las branquias transportan las partículas alimenticias que penetran por el sifón inhalante y luego pasan por entre las ranuras que quedan entre las branquias, donde las partículas quedan atrapadas en el moco que recubre la superficie de las mismas. Entonces las partículas son conducidas a través de unos surcos ciliados hasta la boca (no representada). Las flechas indican la dirección de las corrientes de agua.



C. Las ballenas (clase Mammalia, filo Chordata) filtran el plancton, principalmente unos crustáceos llamados «krill», con las láminas conocidas como barbas o ballenas. El agua entra en la boca abierta de la ballena mientras ésta nada, con la fuerza que proporciona el cuerpo cuando se desplaza hacia delante, y se filtra a través de las más de 300 barbas córneas que cuelgan como cortinas desde el paladar de su boca. El krill y otros organismos planctónicos que quedan retenidos entre las barbas son periódicamente recogidos con la enorme lengua y tragados.

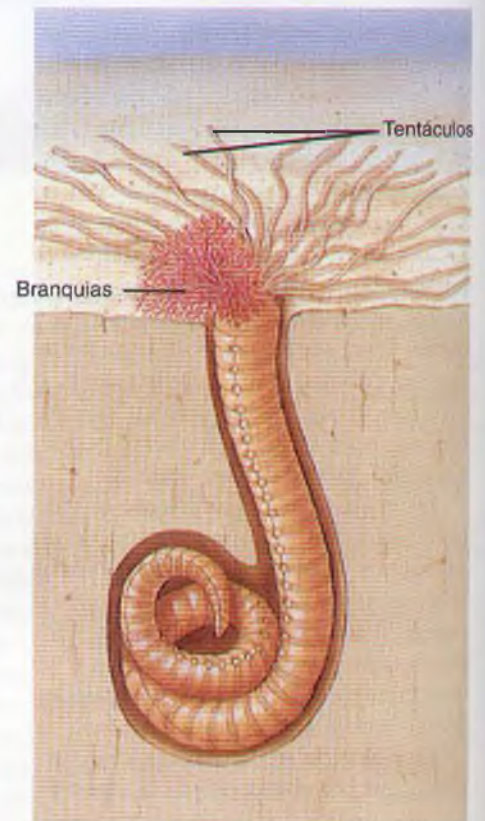


D. El arenque y otros peces suspensívoros (clase Osteichthyes, filo Chordata) utilizan las branquiaspinas que se extienden hacia adelante desde los arcos branquiales, en la cavidad faríngea. Los arenques nadan casi constantemente, lo que fuerza el agua y los alimentos en suspensión hacia el interior de la boca; los alimentos quedan retenidos en las branquiaspinas y el agua es expulsada al exterior a través de las aberturas branquiales.

Otro tipo de alimentación a base de partículas es la que explota los depósitos de detritos orgánicos que se acumulan sobre o en el sustrato; ésta es la denominada **alimentación de depósito**. Algunos **detritívoros**, como muchos anélidos y algunos hemicordados, simplemente hacen circular el sustrato a través de su tubo digestivo, tomando de él todo lo que sirva como alimento. Otros, como los moluscos escafópodos, algunos bivalvos primitivos y ciertos poliquetos tubícolas sedentarios, utilizan sus apéndices para recoger los depósitos orgánicos que están a cierta distancia del cuerpo y llevarlos hacia la boca (Figura 35-2).

ALIMENTACIÓN A BASE DE SÓLIDOS

Algunas de las más interesantes adaptaciones de los animales son las que se han

**Figura 35-2**

El anélido *Amphitrite* es un animal detritívoro que vive en una galería tapizada con moco y que extiende sus largos tentáculos alimentarios, sobre el sustrato, en todas direcciones. Las partículas alimenticias quedan adheridas en moco, que luego es transportado a lo largo de los tentáculos hasta la boca.

desarrollado para obtener y manejar los alimentos sólidos. Tales adaptaciones, y los animales que las presentan, tienen un diseño que, al menos parcialmente, se debe a la naturaleza de los alimentos que come el animal.

Los depredadores deben ser capaces de localizar, capturar, sujetar y engullir a las presas. Muchos animales carnívoros simplemente capturan a sus presas y las engullen intactas, si bien otros utilizan toxinas que paralizan o matan a la presa en el momento de su captura. Aunque los invertebrados no poseen dientes verdaderos, muchos de ellos tienen picos o estructuras en forma de dientes para poder morder o sujetar a sus presas. Un ejemplo típico es el del poliqueto carnívoro *Nereis*, que posee una faringe musculosa armada con mandíbulas quitinosas, que puede ser evertida rápidamente para coger la presa (Figura 18-3A, p. 357). Una vez realizada la captura, la faringe se retrae y la presa es engullida. Los peces, los anfibios y los reptiles, utilizan sus dientes principalmente para sujetar a la presa y evitar que se escape antes de ser tragada entera. Las serpientes y algunos peces pueden tragar piezas de comida de enorme tamaño. Esto, unido a la ausencia de extremidades, está en relación con algunas de las adaptaciones alimenticias más llamativas de estos grupos: dientes recurvados para agarrar y retener las presas, y mandíbulas y estómagos distendibles para acomodar a estas ingentes y espaciadas comidas (Figura 35-3). Las aves carecen de dientes, pero los picos a menudo tienen los bordes aserrados, o el extremo de la mitad superior es gancho para poder sujetar y desgarrar las presas.

Muchos invertebrados son capaces de reducir el tamaño del alimento con estructuras trituradoras (como las piezas bucales de muchos crustáceos) o aptas para desgarrar (como las mandíbulas en forma de pico de los moluscos cefalópodos). Los insectos tienen tres pares de apéndices cefálicos adaptados de diversas formas: como mandíbulas, dientes, cortafíos, lenguas, o tubos chupadores. Por regla general, el primer par se utiliza a modo de dientes para sujetar, el segundo como mandíbulas para triturar, y el tercero como una sonda o lengua para probar.

La verdadera masticación, esto es, el molido de los alimentos y no su simple

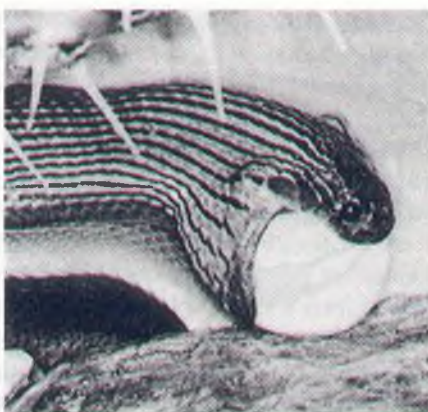


Figura 35-3

Esta serpiente africana devoradora de huevos, *Dasypeltis*, subsiste exclusivamente a base de huevos de aves, que están dotados de una dura cáscara. Entre sus adaptaciones se pueden destacar la reducción en el tamaño y en el número de sus dientes, la enorme capacidad para expandir sus mandíbulas, que están dotadas de unos ligamentos elásticos, y los espolones vertebrales, en forma de dientes, con los que rompen la cáscara de los huevos. Poco tiempo después del momento en que se ha tomado la segunda fotografía la serpiente rompe la cáscara, y aprieta el huevo, sacando su contenido y regurgitando a continuación la cáscara rota.

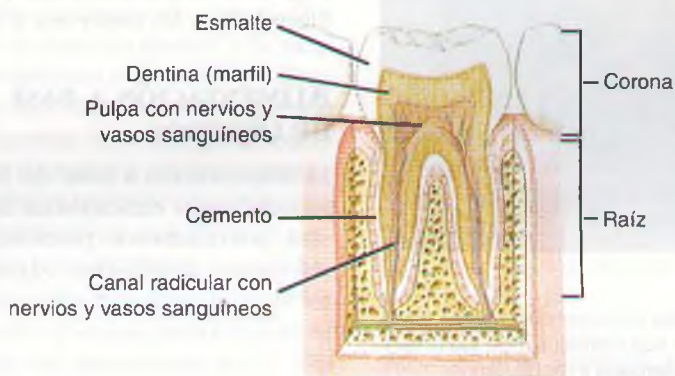
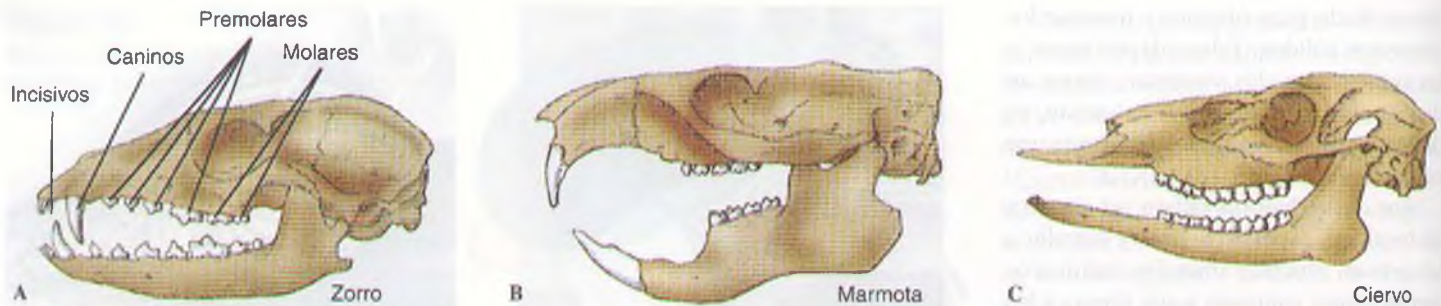


Figura 35-4

Estructura de un molar humano. Los dientes están formados por tres capas de tejido calcificado: El esmalte, formado en un 98% por materia mineral y que es el material de mayor dureza de todo el cuerpo; la dentina, de la que está constituida la mayor parte del diente y que está formada en un 75% de materia mineral; y el cemento, que forma una fina capa que reviste a la dentina en la raíz del diente, y que tiene una composición muy parecida a la de los huesos densos. La cavidad de la pulpa contiene un tejido conjuntivo laxo, vasos sanguíneos, nervios, y las células formadoras del diente.

rasgado o trituración, sólo se da entre los mamíferos. Los mamíferos, normalmente, poseen cuatro tipos de dientes diferentes, cada uno adaptado para una función concreta. Los **incisivos** son adecuados para morder, cortar y roer; los **caninos** lo son para capturar, perforar y desgarrar; y los **premolares** y **molares**, situados en la parte posterior de cada mandíbula, son útiles para triturar y moler (Figura 35-4). Este patrón básico, a menudo está muy modificado en algunos animales que poseen unos hábitos alimentarios especializados (Figuras 35-5 y 31-9, p. 610). Los herbívoros han perdido los

caninos, pero presentan unos molares muy desarrollados con crestas de esmalte para la trituración. Los incisivos de los roedores, muy desarrollados y autoafilables, han de ir desgastándose constantemente para compensar su crecimiento continuo. Algunos dientes se han modificado tanto que han dejado de ser útiles para masticar o cortar los alimentos. Los colmillos de los elefantes (Figura 35-6) son los incisivos superiores modificados, que se utilizan como armas defensivas y ofensivas, y para arrancar de raíz las plantas; en el jabalí macho, los caninos están muy modificados y también son utiliza-

**Figura 35-5**

Dentición de algunos mamíferos. **A**, Dentición de un zorro gris, un carnívoro, que muestra los cuatro tipos de dientes. **B**, Marmota, un roedor, con incisivos en forma de cincel, que van creciendo de forma continua durante toda la vida para compensar el desgaste debido al uso. **C**, Ciervo, un ungulado, que posee unos molares aplanados con complejas crestas aptas para moler.

**Figura 35-6**

Elefante africano removiendo el suelo de un salegar con sus colmillos. Los elefantes utilizan sus poderosos y modificados colmillos de diversos modos para buscar alimentos y agua: aran el suelo en busca de raíces, rebuscan entre las ramas de los árboles para recoger el cámbium comestible, y excavan en el lecho seco de los ríos en busca de agua.

dos como armas. Otras especializaciones alimentarias de los mamíferos se describen en las páginas 610 a 613.

Los animales herbívoros, o comedores de plantas, han desarrollado estructuras especializadas para poder triturar y cortar los materiales de origen vegetal. Algunos invertebrados presentan piezas bucales raspadoras, como la rádula de los caracoles (Figura 17-3, p. 327). Algunos insectos, como las langostas, poseen mandíbulas cortantes y trituradoras; los mamíferos herbívoros, como los caballos y las vacas, tienen unos molares rugosos para la trituración. Todos estos mecanismos son aptos para destruir la pared celular, de resistente celulosa, y aceleran la digestión que realizan los microorganismos

intestinales, al tiempo que liberan el contenido de las células para que puedan sufrir un ataque enzimático directo. Los herbívoros son capaces de digerir los alimentos que los carnívoros son incapaces de utilizar, y así convierten los materiales vegetales en proteínas que pueden ser ingeridas por los carnívoros y omnívoros.

ALIMENTACIÓN A BASE DE LÍQUIDOS

La alimentación a base de líquidos es especialmente característica de los parásitos, pero también es practicada por algunas formas de vida libre. Algunos parásitos internos (endoparásitos) simplemente absorben los nutrientes que los rodean y que, involuntariamente, les cede su hospedador. Otros muerden y desgarran los tejidos, chupan la sangre o se alimentan del contenido intestinal del hospedador. Los parásitos externos (ectoparásitos) como sanguijuelas, lampreas, crustáceos parásitos y algunos insectos, utilizan distintas y eficaces piezas bucales, de tipo perforador y chupador, para alimentarse de sangre o de algún otro fluido corporal. Desgraciadamente para los humanos y para otros animales de sangre caliente, los omnipresentes mosquitos son unos maestros en alimentarse a base de sangre. Tras posarse suavemente, el mosquito comienza perforando a su presa gracias a un conjunto de seis piezas bucales en forma de estiletes (Figura 21-16, p. 417). Una de ellas se emplea para inyectar una saliva anticoagulante, que es la responsable del irritante picor que sigue a la «picadura», y sirve como vector de los microorganismos causantes de algunas enfermedades como la malaria, la fiebre amarilla, la encefalitis, etc.; otra de las pie-

zas bucales forma un canal a través del cual chupan la sangre. Es poco reconfortante el saber que sólo son las hembras de los mosquitos las que se alimentan de sangre.

LA DIGESTIÓN

En el proceso de la digestión, término que literalmente significa «transportar en pedazos», los nutrientes orgánicos se fragmentan mecánica y químicamente hasta que se obtienen unidades más pequeñas que pueden ser absorbidas. Aunque los alimentos sólidos están constituidos principalmente por hidratos de carbono, proteínas y grasas, los mismos componentes que forman el cuerpo del consumidor, estos componentes han de ser reducidos a unidades moleculares más simples para que puedan asimilarse. Cada animal va formando sus propios compuestos a partir de estas unidades digeridas y absorbidas. El canibalismo no supone ningún beneficio metabólico por el hecho de que un animal se coma a sus semejantes; estas víctimas han de digerirse tanto como cualquier otra presa de diferente especie.

En los protozoos y las esponjas, la digestión es totalmente **intracelular** (Figura 35-7). Cada partícula alimenticia es englobada en el interior de una vacuola por fagocitosis (p. 55), y después se añaden las enzimas digestivas. Los productos de esta digestión, azúcares simples, aminoácidos y otras moléculas sencillas, son absorbidos directamente en el citoplasma de la célula en que van a ser finalmente utilizados o, en el caso de animales pluricelulares, pueden transferirse a otras células diferentes. Los desechos alimentarios serán expulsados más tarde de la célula.

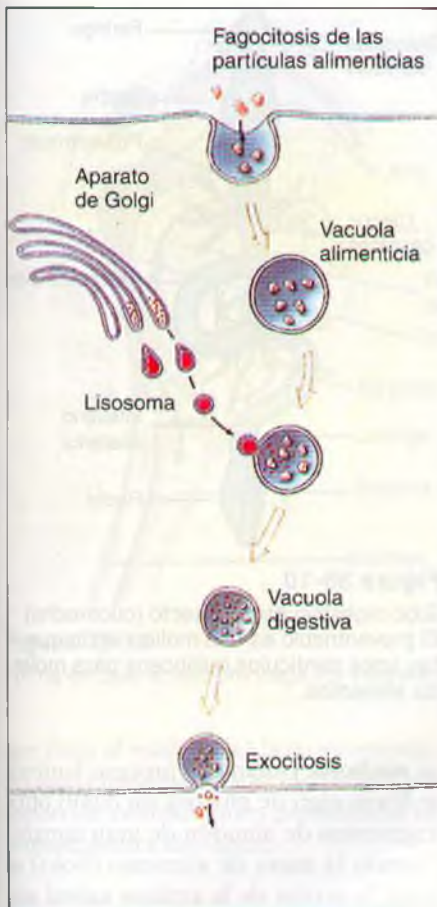


Figura 35-7

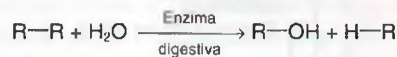
Digestión intracelular. Los lisosomas que contienen enzimas digestivas (lisozimas) se producen en el interior de la célula, posiblemente en el aparato de Golgi. Los lisosomas se unen a las vacuolas digestivas y descargan las enzimas que digieren el alimento encerrado en la vacuola. Los productos útiles de esta digestión son absorbidos en el citoplasma, y los restos no digeribles son eliminados.

La digestión intracelular tiene, no obstante, algunas importantes limitaciones. Sólo pueden capturarse partículas pequeñas, cada célula ha de ser capaz de producir todas las enzimas necesarias y la absorción ha de poder realizarse en su citoplasma. Estas limitaciones, probablemente, condujeron a la evolución de **tubos digestivos**, donde tuviera lugar una digestión **extracelular** de grandes masas de alimento. En la digestión extracelular, determinadas células de las que tapizan la **luz** (cavidad) del tubo digestivo, se especializan en la producción de diferentes secreciones digestivas, en tanto que otras se especializan, parcial o totalmente, en la absorción. Muchos de los metazoos más simples, como los cnidarios, planarias (tur-

belarios) o nemertinos, realizan ambos tipos de digestión. Con el desarrollo evolutivo de una mayor complejidad corporal y con la aparición de un tubo digestivo completo, con boca y ano, la digestión extracelular se hace más importante y aumenta el desarrollo de regiones especializadas en el tracto digestivo. En la mayoría de los animales más complejos, por ejemplo en los insectos o en los vertebrados, la digestión es totalmente extracelular. El alimento ingerido se somete a diferentes tratamientos mecánicos, químicos y bacterianos, a diferentes fases ácidas y alcalinas sucesivas, y a los jugos digestivos que se van añadiendo en diferentes tramos, según va pasando el alimento a través del tubo digestivo.

ACCIÓN DE LAS ENZIMAS DIGESTIVAS

Los procesos mecánicos de corte y trituración que realizan los dientes, y la mezcla por movimientos musculares que tiene lugar en el tubo digestivo son importantes en la digestión. Sin embargo, la reducción de los alimentos a unidades pequeñas y absorbibles depende principalmente de la fragmentación química que se produce gracias a las **enzimas**, ya estudiadas en el Capítulo 5 (p. 65). Las enzimas digestivas son enzimas **hidrolíticas**, o **hidrolasas**, así denominadas porque las moléculas alimentarias se fragmentan en un proceso de **hidrólisis**, es decir, la ruptura de los enlaces químicos a lo largo de un proceso en el que se añaden los componentes del agua:

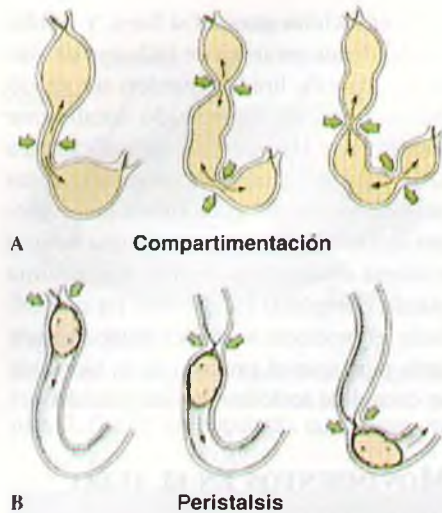


En esta reacción enzimática general, R-R representa una molécula de alimento que ha sido dividida en dos productos, R-OH y H-R. Normalmente, estos productos de la reacción deben, a su vez, fragmentarse repetidamente antes de que la molécula original quede reducida a sus numerosas subunidades. Las proteínas, por ejemplo, están compuestas por cientos, incluso miles, de aminoácidos unidos entre sí, que deben separarse totalmente antes de que cada uno de ellos pueda absorberse. Del mismo modo, los hidratos de carbono deben ser reducidos a azúcares simples. Las grasas (lípidos) han de quedar escindidas en moléculas de glice-

rol y en ácidos grasos, si bien, y a diferencia de las proteínas e hidratos de carbono, algunos lípidos pueden ser absorbidos antes de haber sido totalmente hidrolizados. Hay enzimas específicas para cada clase de compuesto orgánico. Estas enzimas se localizan en diferentes regiones del tubo digestivo, como una serie o «cadena enzimática» donde una enzima puede completar lo que otra ha comenzado; el producto se va desplazando hacia atrás para que el proceso de la hidrólisis se complete todo lo que sea posible.

MOVIMIENTOS EN EL TUBO DIGESTIVO

El movimiento de la comida a través del tubo digestivo se produce por la acción de **cilios** o por la de una serie de **músculos** especiales y, en ocasiones, por la acción combinada de ambos. El movimiento producido por los cilios es el que se da normalmente en los metazoos acelomados y pseudocelomados, que carecen, en su tubo digestivo, de la musculatura mesodérmica que poseen los eucelomados. El movimiento del contenido intestinal también se produce por medio de cilios en los moluscos bivalvos, cuyo celoma está muy poco desarrollado. En los animales con un celoma bien formado, el tubo digestivo está tapizado por dos capas antagónicas de musculatura: una capa longitudinal, en la que las fibras de musculatura lisa corren paralelas al eje longitudinal del tubo digestivo, y otra circular, en la que las fibras musculares rodean el perímetro del tubo. El movimiento digestivo más característico es la **compartimentación**, la contracción alterna de los anillos de musculatura lisa del intestino que constantemente lo están dividiendo en diferentes compartimentos y empujando el contenido intestinal hacia atrás y hacia delante (Figura 35-8A). Walter B. Cannon, conocido por sus estudios sobre la homeostasis (p. 655), cuando aún era estudiante de medicina en Harvard en 1900, fue el primero en emplear los rayos X para observar esta compartimentación en animales de experimentación que habían ingerido una suspensión de sulfato de bario. La compartimentación es útil para mezclar los alimentos, pero no hace que éstos recorran el tubo digestivo. Otro tipo de movimientos musculares, denomina-

**Figura 35-8**

Movimientos del contenido intestinal por compartimentación y peristalsis. **A**, Los movimientos de compartimentación del contenido intestinal estrujan los alimentos hacia delante y hacia atrás, mezclándolos con las enzimas. Estos movimientos de mezcla se producen a intervalos de aproximadamente 1 segundo. **B**, Los movimientos de peristalsis empujan los alimentos por delante de una onda de contracción que se va desplazando.

los **peristálticos**, hace que los alimentos se desplacen a lo largo del tubo digestivo, mediante ondas de contracción de la musculatura circular (Figura 35-8B).

ORGANIZACIÓN Y REGIONALIZACIÓN FUNCIONAL DEL TUBO DIGESTIVO

El tubo digestivo de los metazoos puede dividirse en cinco regiones principales: (1) región de recepción, (2) región de almacenamiento y transporte, (3) región de triturado y primera digestión, (4) región de la digestión final y de la absorción, y (5) región de reabsorción de agua y concentración de los sólidos. Los alimentos pasan desde cada una de estas regiones a la siguiente, de forma que la digestión se realiza secuencialmente (Figuras 35-9 y 35-10).

REGIÓN DE RECEPCIÓN

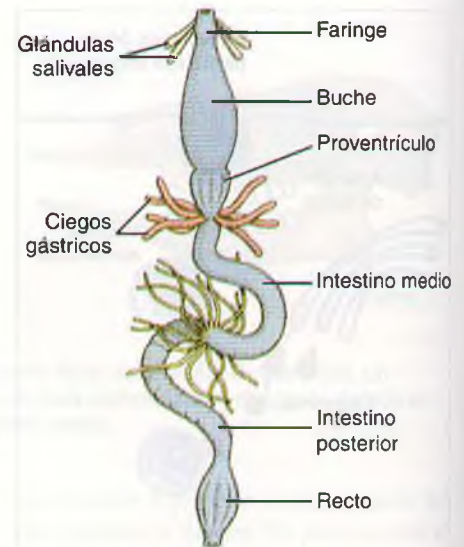
La primera de las regiones del tubo digestivo consiste en una serie de estructuras para comer y tragar los alimentos. Incluye las piezas bucales (como mandíbulas,

maxilas, dientes, rádula, picos, etc.), la **cavidad bucal** y la **faringe** muscular. La mayoría de los metazoos no filtradores poseen unas **glándulas salivales** (glándulas bucales) productoras de secreciones lubricantes que contienen moco para ayudar en la deglución (Figura 35-10). A menudo, las glándulas salivales están especializadas para realizar otras funciones, tales como la secreción de enzimas tóxicas para inmovilizar a las presas o la secreción de enzimas salivales para iniciar la digestión. La saliva de las sanguijuelas, por ejemplo, es una mezcla compleja que contiene un anestésico (cuando muerden no se siente ningún dolor) y diferentes enzimas que impiden la coagulación de la sangre e incrementan el flujo sanguíneo por dilatación de las venas y por disolución del tejido cementante que mantiene la cohesión de las células.

La **amilasa salival** es una enzima que escinde los hidratos de carbono e inicia la hidrólisis de los almidones vegetales y animales, y que sólo se encuentra en ciertos moluscos herbívoros, en algunos insectos y en los primates, incluido el hombre. Los almidones son unos grandes polímeros de glucosa. La amilasa salival no puede hidrolizar totalmente el almidón, pero lo rompe en fragmentos de dos moléculas de glucosa, lo que se denomi-

**Figura 35-9**

Tubo digestivo generalizado de los vertebrados, que muestra las funciones de las distintas regiones.

**Figura 35-10**

Tubo digestivo de un insecto (cucaracha). El proventrículo es una molleja en la que hay unos denticulos quitinosos para moler los alimentos.

na **maltosa**. Durante el proceso también se libera algo de glucosa así como otros fragmentos de almidón de gran tamaño. Cuando la masa de alimento (bolo) se traga, la acción de la amilasa salival aún se mantiene durante un cierto tiempo, hidrolizando hasta la mitad del almidón ingerido, antes de que la enzima se desactive al entrar en contacto con el ambiente ácido del estómago. La digestión del almidón se finaliza en el intestino, una vez que se pasa el estómago.

La lengua, una innovación de los vertebrados, normalmente está unida a la parte inferior de la cavidad bucal, y ayuda a mover y a tragar los alimentos. No obstante puede ser útil para otras cosas, tales como capturar los alimentos (por ejemplo en los camaleones, pájaros carpinteros y osos hormigueros), y también puede usarse como un órgano sensorial olfativo (como en muchos lagartos y serpientes).

En el hombre, la deglución comienza cuando la lengua empuja al bolo alimenticio ya humedecido hacia la faringe. La cavidad nasal queda cerrada de forma refleja al elevarse el paladar blando. A medida que el bolo cae hacia la faringe, la epiglotis se abate sobre la tráquea, cerrándola (Figura 35-11). Algunas partículas del alimento pueden entrar en la tráquea, pero no pueden llegar demasiado lejos, ya que la contracción de los músculos laríngeos lo impiden. Una vez

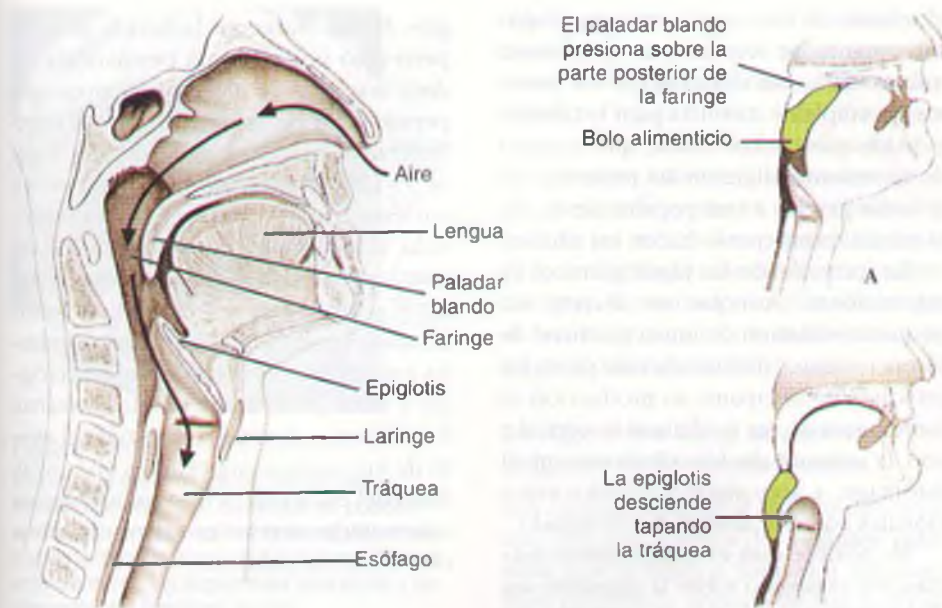


Figura 35-11
Forma en que el hombre traga los alimentos.

que llega al esófago, el bolo es empujado suavemente hacia el estómago por medio de contracciones peristálticas de la musculatura esofágica.

REGIÓN DE ALMACENAMIENTO Y TRANSPORTE

El **esófago** de los vertebrados y de muchos invertebrados sirve para transportar los alimentos hasta la región digestiva. En muchos animales, el esófago se dilata para formar un **buche** (Figura 35-10), que almacena los alimentos antes de que se inicie su digestión. Entre los vertebrados, sólo las aves poseen un buche en el que almacenan y ablandan los alimentos (grano, por ejemplo) antes de que pasen al estómago, o para permitir que se produzca una ligera fermentación de los mismos antes de regurgitarlos para alimentar a los pollos.

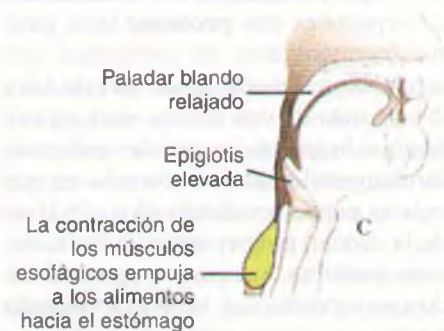
REGIÓN DE TRITURADO Y PRIMERA DIGESTIÓN

En la mayoría de los vertebrados y en algunos invertebrados, el **estómago** se encarga de la digestión inicial, así como del almacenamiento y la mezcla de los alimentos con los jugos digestivos. En los animales herbívoros, la disgregación mecánica de los alimentos, principalmente los de origen vegetal con sus resistentes paredes celulares de celulosa, se continúa en el

interior del estómago, por medio de estructuras aptas para moler y triturar. La musculosa **molleja** de los oligoquetos, muchos insectos y aves, se ve ayudada por piedras y arena que los animales tragan junto con el alimento (anélidos y aves) o por capas endurecidas (por ejemplo, los dientes quitinosos del proventrículo de los insectos [Figura 35-10], y las piezas calcáreas del molino gástrico de los crustáceos).

Los divertículos (ciegos) gástricos, túbulos o bolsas ciegas, que surgen del conducto principal, sustituyen en muchos casos al estómago, como sucede en numerosos invertebrados. Generalmente están tapizados por un epitelio polivalente en el que hay células especializadas en la secreción de moco o de enzimas digestivas, o con funciones absorbentes o de almacenamiento. Como ejemplos se pueden citar los ciegos de los anélidos poliquetos, las glándulas digestivas de los moluscos bivalvos, el hepatopáncreas de los crustáceos o los ciegos pilóricos de las estrellas de mar.

Los vertebrados herbívoros han desarrollado diferentes estrategias para utilizar a los microorganismos desintegradores de la celulosa, y así aprovechar mejor los alimentos vegetales. A pesar de su abundancia en la Tierra, la celulosa que envuelve las células vegetales sólo puede ser digerida por una enzima, la celulasa, que muy pocos organismos son capaces de producir. Ningún metazoo puede fabricarla en su intestino para poder así digerir la



celulosa. No obstante, muchos herbívoros poseen microorganismos simbiotes (bacterias y protozoos) en el estómago, que sí que producen celulasa. Estos microorganismos fermentan la celulosa bajo las condiciones anaerobias del tubo digestivo, obteniéndose así los ácidos grasos y los azúcares que los herbívoros sí pueden asimilar. Aunque esta fermentación se produce principalmente en el estómago multicameral de los rumiantes, descrito en la p. 613, otros muchos animales también poseen microorganismos similares en otras partes de su tubo digestivo, como por ejemplo en el intestino o en los ciegos.

El estómago de los vertebrados carnívoros y omnívoros es un tubo musculoso, normalmente con forma de U, provisto de glándulas productoras de enzimas proteolíticas y un ácido fuerte; esto último es, probablemente, una adaptación surgida para matar a las presas y para contrarrestar la actividad bacteriana. Cuando los alimentos llegan al estómago, se abre el **esfínter cardíaco (cardias)** de manera refleja para permitir la entrada de la comida, cerrándose a continuación para impedir la regurgitación hacia el esófago. En el hombre se producen unas ondas peristálticas suaves que recorren el estómago lleno, a un ritmo aproximado de tres ondas por minuto. La agitación es más vigorosa en el extremo intestinal, desde donde el alimento va pasando progresivamente al **duodeno**.

la primera región del intestino. En el hombre se producen aproximadamente dos litros de **jugo gástrico** al día, por parte de unas glándulas tubulares y profundas que hay en las paredes estomacales. Hay dos tipos de células tapizando estas glándulas: **células zimógenas**, que producen **pepsina**, y **células parietales**, que producen **ácido clorhídrico**. La pepsina es una **proteasa** (una enzima fragmentadora de proteínas) que actúa sólo en medio ácido: pH de 1,6 a 2,4. Se trata de una enzima muy específica que fragmenta las grandes proteínas, fundamentalmente rompiendo ciertos enlaces peptídicos distribuidos a lo largo de la cadena polipeptídica de las moléculas proteicas. Aunque la pepsina, debido a su especificidad, no puede degradar totalmente a las proteínas, las fragmenta de forma muy efectiva en gran cantidad de pequeños polipéptidos. La digestión de las proteínas se completa en el intestino, por la acción de otras proteasas que, en conjunto, son capaces de romper todos los enlaces peptídicos. La pepsina está presente en el estómago de casi todos los vertebrados.

El que la mucosa estomacal no sea digerida por sus propias y potentes secreciones ácidas, se debe a otra secreción gástrica, la mucina, un compuesto orgánico muy viscoso que tapiza y protege la mucosa de las agresiones químicas y mecánicas. Debemos indicar que, a pesar de la errónea creencia popular de que un «ardor de estómago» es algo malo para la salud, la acidez del estómago es algo normal y fundamental. Sin embargo, en algunos casos, la capa protectora de la mucosa falla. A menudo, esto suele ir acompañado de una infección bacteriana (*Helicobacter pylori*), que produce una toxina que causa la inflamación de la pared del estómago. El resultado es una úlcera péptica.

La **quimosina** (también denominada renina —que no debe confundirse con otra renina, la enzima que se produce en el riñón, p. 665), una enzima que cuaja leche, se encuentra en el estómago de los mamíferos rumiantes. Probablemente también sea muy común en el estómago de otros muchos mamíferos. Por coagulación y precipitación de las proteínas de la leche,

el tránsito de ésta por el estómago, aparentemente, se relentiza. La quimosina que se extrae del estómago de las terneras, se emplea a menudo para la fabricación de quesos. Los niños, que carecen de quimosina, digieren las proteínas de la leche gracias a una pepsina ácida, de la misma forma que lo hacen los adultos.

La secreción de los jugos gástricos es intermitente. Aunque se secreta un pequeño volumen de jugos gástricos de forma continua, incluso durante períodos prolongados de ayuno, su producción se incrementa al ver u oler la comida, con la entrada de los alimentos en el estómago, y ante algunos estados emocionales como la ansiedad o el enfado.

Es posible que el experimento más clásico y conocido sobre la digestión sea el que realizó un cirujano del ejército estadounidense, William Beaumont, entre 1825 y 1833. Su paciente fue un joven explorador canadiense, llamado Alexis St. Martin, que en 1822 se había disparado accidentalmente con un mosquete en el abdomen. El fogonazo le había desgarrado los tegumentos y los músculos en una extensión similar a la de una mano humana, y le había fracturado y arrancado la mitad anterior de la sexta costilla, también le había fracturado la quinta, y había lacerado la porción inferior del lóbulo izquierdo de los pulmones, el diafragma, y se había perforado el estóma-

go». Milagrosamente la herida se curó, pero dejó una abertura permanente, es decir una fístula, a nivel del estómago que permitió que Beaumont pudiese ver directamente el interior de dicho órgano (Figura 35-12). St. Martin se convirtió en un paciente permanente, aunque malhumorado, al cuidado de Beaumont, que le dio casa y comida. Durante ocho años Beaumont pudo observar y describir la forma en que el epitelio del estómago cambiaba ante diferentes condiciones psicológicas y fisiológicas, cómo se transformaban los alimentos durante la digestión, el efecto de los cambios emocionales en la motilidad del estómago, y otras muchas cosas relacionadas con los procesos digestivos de su famoso paciente.

REGIÓN DE LA DIGESTIÓN FINAL Y DE LA ABSORCIÓN: EL INTESTINO

La importancia relativa del intestino varía mucho entre los diferentes grupos de animales. En los invertebrados que tienen divertículos digestivos amplios, en los que los alimentos se fragmentan y son fagocitados, el intestino puede servir sólo como una vía para el transporte de los residuos fuera del cuerpo. En otros invertebrados con estómago más sencillo y en todos los vertebrados, el intestino actúa tanto en la digestión como en la absorción.



Figura 35-12

El Dr. William Beaumont en Fort Mackinac, Michigan, recogiendo el jugo gástrico de Alexis St. Martin.

Por cortesía de Wyeth-Ayerst Laboratories.

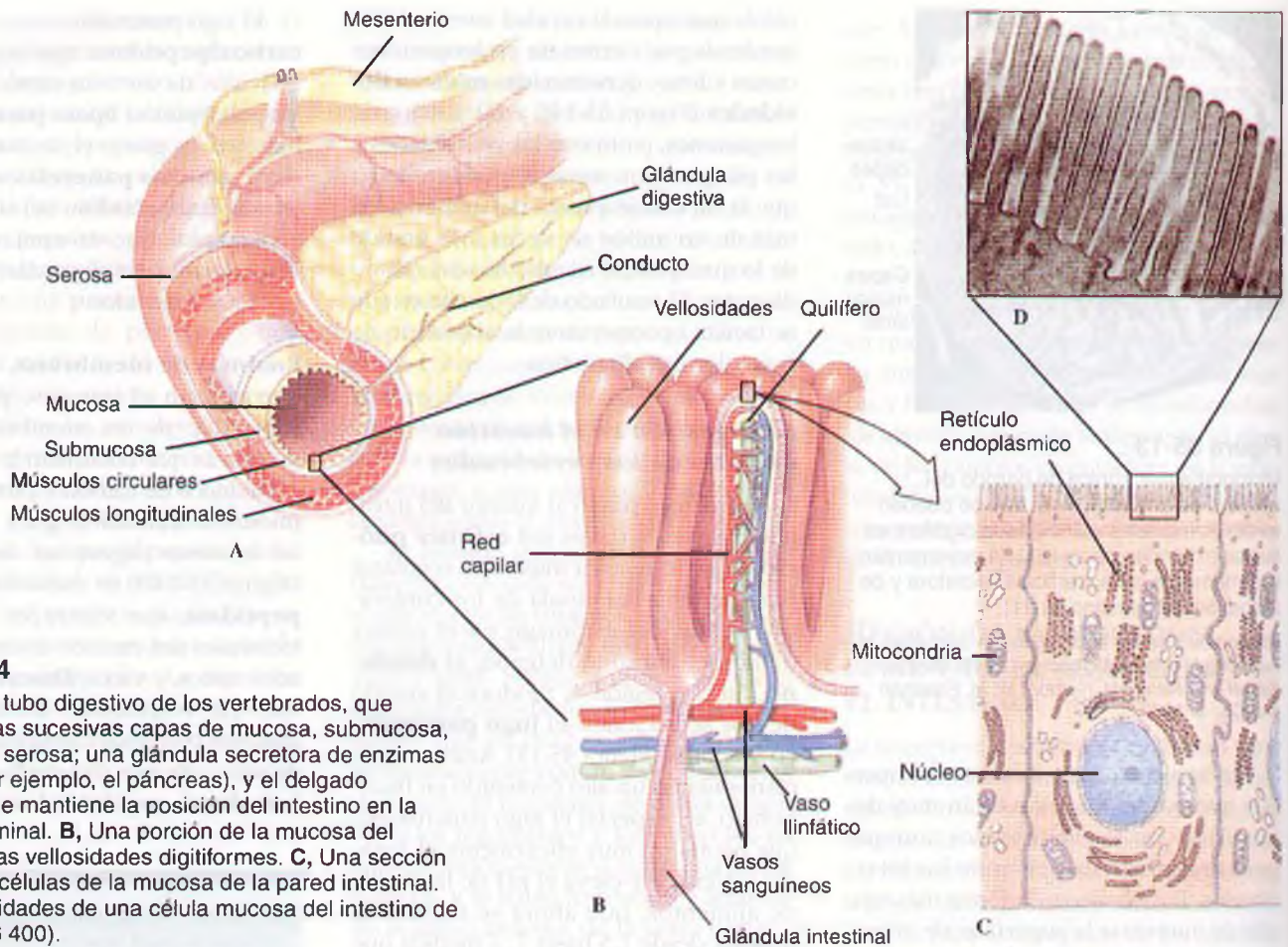


Figura 35-14

Estructura del tubo digestivo de los vertebrados, que muestra: **A**, Las sucesivas capas de mucosa, submucosa, musculatura y serosa; una glándula secretora de enzimas digestivas (por ejemplo, el páncreas), y el delgado mesenterio que mantiene la posición del intestino en la cavidad abdominal. **B**, Una porción de la mucosa del intestino con las vellosidades digitiformes. **C**, Una sección de una de las células de la mucosa de la pared intestinal. **D**, Microvellosidades de una célula mucosa del intestino de una rata. (x 16 400).

REGION	SECRECIÓN	pH	COMPOSICIÓN
Glándulas salivales	Saliva	6,5	Amilasa Bicarbonato
Estómago	Jugo gástrico	1,5	Pepsina HCl Quimosina en los mamíferos ruminantes
Hígado y vesícula biliar	Bilis	7-8	Sales y pigmentos biliares
Páncreas	Jugo pancreático	7-8	Tripsina, Quimotripsina, Carboxipeptidasa, Lipasa, Amilasa, Nucleasas Bicarbonato
Intestino delgado	Enzimas de membrana	7-8	Aminopectidasa Maltasa Lactasa Sacarasa Fosfatasa alcalina

Figura 35-15

Secreciones del tubo digestivo de los vertebrados, con los principales componentes y el pH de cada una de ellas.

moléculas de glucosa; la **sacarasa**, que fragmenta la sacarosa en fructosa y glucosa; y la **lactasa**, que separa la lactosa (azúcar de la leche) en glucosa y galactosa. También aparece la **fosfatasa alcalina**, que ataca a una gran variedad de compuestos fosfatados.

Bilis. La bilis es producida por las células del hígado y vertida al **conducto biliar**, que desemboca en el duodeno. Entre comidas, la bilis se almacena en la **vesícula biliar**, un saco expandible que libera la bilis cuando es estimulado por la presencia de alimentos grasos en el duodeno. La bilis no contiene enzimas; está compuesta por agua, sales biliares y pigmentos. Las **sales biliares** (principalmente taurocolato sódico y glicocolato sódico) son fundamentales para que se pueda completar la absorción de las grasas, debido a la tendencia de éstas a formar glóbulos grandes e impermeables que son particularmente resistentes

Aunque la leche es el alimento universal de los mamíferos recién nacidos y uno de los alimentos más completos para el hombre, muchos hombres adultos no pueden digerirla, ya que son deficientes en lactasa, la enzima que hidroliza la lactosa (el azúcar de la leche). La intolerancia a la lactosa está determinada genéticamente. Se caracteriza por la aparición de retortijones abdominales, calambres, flatulencias y diarreas acuosas, tras 30 a 90 minutos después de haber ingerido leche o algún derivado lácteo no fermentado (los derivados lácteos fermentados, como el yogur o el queso, no crean problema alguno de intolerancia).

Los habitantes del norte de Europa y los norteamericanos de raza blanca son los que mejor toleran la leche. Muchos otros grupos étnicos son, por regla general, intolerantes a la lactosa; entre ellos están incluidos los japoneses, chinos, judíos de Israel, esquimales, indios sudamericanos y la mayor parte de los negros africanos. Solamente alrededor de un 30% de los norteamericanos de raza negra son tolerantes, y éstos son principalmente, los descendientes de esclavos que fueron traídos del centro y este de África, donde la leche es un alimento tradicional, y la tolerancia a la lactosa es alta.

a la digestión enzimática. Las sales biliares reducen la tensión superficial de los glóbulos de grasa, que de esta forma se fragmentan en pequeñas gotas con los movimientos de agitación provocados por el intestino. Esto aumenta muchísimo la superficie total expuesta de las partículas de grasa, lo que da a las lipasas fragmentadoras de las grasas la oportunidad para hidrolizarlas. El color amarillo dorado de la bilis se debe a los **pigmentos biliares**, que son los productos de la fragmentación de la hemoglobina de los eritrocitos viejos. Los pigmentos biliares también son los responsables del color característico de las heces.

La producción de bilis es sólo una de las numerosas funciones que realiza el hígado. Éste es un órgano muy versátil, en el que se producen el almacenamiento de glucógeno, las proteínas plasmáticas, la síntesis proteica y la detoxificación de los residuos proteicos, la destrucción de los eritrocitos viejos, y también es el

centro donde se metabolizan las grasas, los aminoácidos y los hidratos de carbono.

Absorción

Pocos son los alimentos que se absorben en el estómago, ya que la digestión es todavía muy incompleta, y la superficie de este órgano es muy limitada. Sin embargo, algunas sustancias como las drogas y el alcohol se absorben principalmente en él, lo que explica su rápida acción. La mayor parte de los nutrientes digeridos se absorben en el intestino delgado, donde las numerosas digitaciones, o vellosidades, proporcionan una inmensa superficie a través de la cual las distintas sustancias pueden pasar de la luz intestinal al torrente circulatorio.

Los hidratos de carbono sólo se pueden absorber como monosacáridos (por ejemplo, glucosa, lactosa, fructosa y galactosa), ya que el intestino es prácticamente impermeable a los polisacáridos. Las proteínas también se absorben bajo la forma de las subunidades que las constituyen, los aminoácidos, aunque algunas proteínas pequeñas y algunos fragmentos peptídicos pueden ser absorbidos en algunos casos. Los azúcares simples y los aminoácidos atraviesan el epitelio del intestino tanto por procesos pasivos como activos.

Inmediatamente después de una comida, estas sustancias se encuentran en concentraciones tan altas en el tubo digestivo que se difunden rápidamente a la sangre, donde su concentración es inicialmente baja. Sin embargo, si la absorción fuese solamente pasiva, podríamos esperar que la transferencia cesase en el momento en que la concentración de una sustancia se igualase a ambos lados del epitelio intestinal. Esto haría que con las heces se perdiese una gran cantidad de sustancias útiles. De hecho, la cantidad que se pierde es insignificante, ya que la transferencia pasiva será posteriormente complementada por un mecanismo de **transporte activo** (p. 54), localizado en las células epiteliales que transfieren las partículas alimenticias directamente a la sangre. Los materiales son de esta forma movidos *contra* el gradiente de concentraciones, proceso que requiere de un cierto gasto energético. Aunque no todos los productos alimenticios se transportan

activamente, aquellos que lo son, como la glucosa, la galactosa y la mayor parte de los aminoácidos, son movilizados por mecanismos de transporte específicos para cada tipo de molécula.

Como ya hemos descrito, las gotas lipídicas son emulsionadas por las sales biliares y, posteriormente, digeridas por las lipasas pancreáticas. Los triglicéridos se descomponen, de este modo, en ácidos grasos y monoglicéridos, que se pueden absorber por simple difusión. Sin embargo, en la sangre nunca penetran ácidos grasos libres, sino que cuando van pasando a través de las células epiteliales del intestino, se resintetizan los triglicéridos, y éstos son los que penetran en los **vasos quilíferos** (Figura 35-14B), a partir de los cuales, las gotas de grasa penetran en el sistema linfático (Figura 34-24, p. 694) y finalmente, alcanzan la sangre a través del conducto torácico. Después de una comida rica en grasas, la presencia de numerosas gotas de grasa en la sangre, confieren al plasma sanguíneo un aspecto lechoso.

REGIÓN DE REABSORCIÓN DE AGUA Y DE CONCENTRACIÓN DE LOS SÓLIDOS

En el intestino grueso, los restos indigeribles de la digestión se consolidan por reabsorción de agua para formar heces sólidas o semisólidas que se expulsan del cuerpo por **defecación**. La reabsorción de agua tiene una importancia especial en los insectos, en particular en los que viven en ambientes secos, que deben, y de hecho lo hacen, conservar casi toda el agua que entra en el recto. Unas **glándulas rectales** especializadas reabsorben agua e iones según se necesite, quedando así unas bolitas fecales casi totalmente secas. En reptiles y aves, que también producen heces casi secas, la mayor parte del agua es reabsorbida en la cloaca. Se forman unas heces pastosas blancas que contienen restos indigeribles de los alimentos y ácido úrico.

En el colon humano hay enormes cantidades de bacterias que penetraron en el colon estéril del recién nacido con su alimento. En el adulto, aproximadamente un tercio del peso seco de las heces corresponde a estas bacterias; éstas incluyen a los inocuos bacilos y también

a los cocos que pueden causar graves enfermedades en caso de que lleguen a la cavidad abdominal o a la corriente sanguínea. Normalmente, las defensas corporales evitan las invasiones por parte de tales bacterias. Las bacterias fragmentan los desechos orgánicos de las heces y proporcionan algunos beneficios nutritivos al sintetizar ciertas vitaminas (vitamina K y pequeñas cantidades de algunas vitaminas del grupo B), que son absorbidas por el cuerpo.

REGULACIÓN DE LA INGESTIÓN DE ALIMENTOS

La mayor parte de los animales ajustan inconscientemente la ingestión de los alimentos para equilibrar el gasto energético. Si el gasto de energía aumenta con un incremento de la actividad física, también se aumenta la ingestión de alimentos. La mayoría de los vertebrados, desde los peces a los mamíferos, persiguen sobre todo la ingestión de calorías más que la masa, ya que si la dieta queda diluida con fibra, responden comiendo más. Del mismo modo, la ingestión baja tras un período de varios días en que se han ingerido demasiadas calorías.

La ingestión de alimentos está regulada en gran parte por un centro del «hambre» localizado en el hipotálamo. El nivel de azúcar en sangre tiene una importante influencia sobre este centro, ya que el hambre coincide con un bajo nivel de glucosa en sangre. Mientras que la mayoría de los animales parecen capaces de estabilizar su peso a un nivel normal para su especie, el hombre no puede hacerlo. Cada día es más patente que muchas de las personas obesas no comen más de lo que lo hacen las personas delgadas. Más bien parece que tienen reducida la capacidad para quemar el exceso de calorías, por medio de la «termogénesis no tiritante» (p. 671). Los mamíferos placentarios son los únicos que poseen un tejido adiposo oscuro, denominado **tejido adiposo pardo** o **grasa parda**, especializado en la producción de calor. En los mamíferos recién nacidos, incluidos los niños, la cantidad de grasa parda es mucho mayor que en los adultos. En los niños, la grasa parda se localiza en el cuello, parte superior de la espalda y cerca de los riñones.

Las mitocondrias de las células de este tejido adiposo pardo poseen una proteína en su membrana, denominada **termogenina**, que actúa para desajustar la fosforilación oxidativa (p. 71). En las personas normales, el incremento de la ingestión calórica induce a que el tejido adiposo pardo disipe el exceso de energía en forma de calor, por medio de la acción de la termogenina. Esto se denomina «termogénesis inducida por la dieta». Esta capacidad está muy disminuida en las personas con tendencia a ser obesas, ya que poseen menos grasa parda, o debido a que ésta no responde como debe a las señales que le llegan desde el hipotálamo. Hay además otras razones para la obesidad, aparte del hecho de que muchas personas simplemente comen demasiado. Las reservas de grasa están controladas por el hipotálamo, y el punto de ajuste en algunos casos es superior al de la media de la población. Un punto de ajuste alto puede rebajarse parcialmente mediante el ejercicio físico, pero como saben todos aquellos que siguen un régimen dietético, el cuerpo defiende sus reservas de grasa con una increíble tenacidad.

En el cuerpo hay dos tipos de tejido adiposo que tienen papeles totalmente diferentes. El tejido adiposo blanco, que constituye la mayor parte del tejido graso corporal, está adaptado para almacenar las grasas procedentes de los excesos de grasas e hidratos de carbono ingeridos con la dieta. Se distribuye por todo el cuerpo, en particular en las capas profundas de la piel. El tejido adiposo pardo está muy especializado en generar calor por medio de la termogénesis no tiritante, y no es un buen sitio de almacén para la grasa. Es pardo porque posee un gran número de mitocondrias, con gran cantidad de moléculas de citocromo, que contienen hierro. En las células normales del cuerpo, se produce ATP por medio de un flujo de electrones a lo largo de la cadena respiratoria (p. 71). Este ATP se utiliza entonces como combustible en los diferentes procesos celulares. En las células del tejido adiposo pardo, en lugar de ATP lo que se produce es calor. La termogénesis es activada por el sistema nervioso simpático, que responde a señales del hipotálamo.

NECESIDADES NUTRITIVAS

La comida de los animales debe incluir **hidratos de carbono, proteínas, grasas, agua, sales minerales y vitaminas**. Los hidratos de carbono y las grasas son necesarios como combustibles para cubrir las necesidades energéticas del cuerpo y para la síntesis de diferentes sustancias y estructuras. Las proteínas (en realidad los aminoácidos que las componen) son necesarios para la síntesis de proteínas propias y otros compuestos que contengan nitrógeno. El agua es necesaria como disolvente para la química corporal y también como el principal componente de todos los fluidos del cuerpo. Las sales inorgánicas se necesitan como aniones y cationes de los fluidos y de los tejidos, y forman parte de algunas sustancias importantes, tanto fisiológica como estructuralmente. Las vitaminas son factores accesorios de los alimentos que, muy frecuentemente, forman parte de la estructura molecular de muchas enzimas.

Una vitamina es un compuesto orgánico, relativamente simple, que no es ni un hidrato de carbono, ni una grasa, ni una proteína, ni tampoco un mineral, y que se necesita ingerir en cantidades muy pequeñas para poder cumplir alguna función celular concreta. Las vitaminas no son una fuente de energía, pero con frecuencia están relacionadas con la actividad de algunas enzimas importantes que cumplen papeles metabólicos fundamentales. Las plantas y muchos microorganismos sintetizan todos los compuestos orgánicos que necesitan: los animales, sin embargo, han perdido ciertas capacidades sintéticas durante su largo proceso evolutivo, y dependen en última instancia de las plantas para que les proporcionen estos compuestos. Las vitaminas representan, por tanto, fallos de síntesis en la maquinaria metabólica de los animales.

Las vitaminas se dividen generalmente en liposolubles (solubles en disolventes grasos, por ejemplo el éter) e hidrosolubles. Entre las hidrosolubles se incluyen las del complejo B y la vitamina C (Tabla 35-1). Las vitaminas del complejo B aparecen agrupadas, ya que la vitamina B original resultó estar formada por una serie de compuestos diferentes, que en la naturaleza tienen tendencia a

presentarse juntos. Casi todos los animales, vertebrados e invertebrados, necesitan las vitaminas del complejo B; son las vitaminas «universales». Las necesidades dietéticas de vitamina C y de las vitaminas liposolubles A, D, E, y K, son casi exclusivas de los vertebrados, aunque algunos invertebrados también necesitan algunas de ellas. Incluso dentro de grupos muy emparentados, las necesidades de vitaminas son relativas, no absolutas. Un conejo no necesita vitamina C; sin embargo, el hombre y las cobayas, sí. Algunas aves necesitan vitamina A, pero otras no.

El reconocimiento, desde hace años, de que muchas enfermedades del hombre y de los animales domésticos eran causadas o estaban relacionadas con deficiencias en la dieta, condujo a los biólogos a buscar nutrientes concretos que evitasen tales enfermedades. Estos estudios, en su momento, dieron origen a una lista de **nutrientes esenciales** para el hombre y para otros animales estudiados. Los nutrientes esenciales son aquellos que se necesitan para un desarrollo y mantenimiento normales, y aquellos que *deben* ser proporcionados por la dieta. En otras palabras, es «esencial» que estos nutrientes se encuentren en los alimentos, ya que el animal no puede sintetizarlos a partir de otros compuestos. Casi 30 sustancias orgánicas (aminoácidos y vitaminas) y 21 elementos han sido considerados como esenciales para el hombre (Tabla 35-1). Si consideramos que en el cuerpo hay miles de compuestos orgánicos diferentes, la lista de la Tabla 35-1 resulta particularmente corta. Las células de los animales presentan una asombrosa capacidad de síntesis, lo que les permite formar compuestos de una enorme variedad y complejidad, partiendo de unas pocas y selectas materias primas.

En la dieta media de los estadounidenses y canadienses, aproximadamente un 50% del total de las calorías (contenido energético) procede de los hidratos de carbono y un 40% de los lípidos. Las proteínas, que son fundamentales para cubrir ciertas necesidades estructurales, sólo proporcionan menos del 10% del total de las calorías de la dieta promedio de los norteamericanos. Los hidratos de carbono son muy consumidos, ya que son más abundantes y baratos que las proteínas o los lípidos. De hecho, el hom-

Tabla 35-1		Alimentos esenciales para el hombre
Aminoácidos		
Fenilalanina	Metionina	
Lisina	Cistina	
Isoleucina	Triptófano	
Leucina	Treonina	
Valina		
Ácidos grasos poliinsaturados		
Araquidónico		
Linoleico		
Linolénico		
Vitaminas hidrosolubles		
Tiamina (B ₁)	Ácido fólico	
Riboflavina (B ₂)	Vitamina B ₁₂	
Niacina	Biotina	
Piridoxina (B ₆)	Colina	
Ácido pantoténico	Ácido ascórbico (C)	
Vitaminas liposolubles		
A, D, E y K		
Minerales		
Calcio	Silicio	
Fósforo	Vanadio	
Azufre	Estaño	
Potasio	Níquel	
Cloro	Selenio	
Sodio	Manganeso	
Magnesio	Iodo	
Hierro	Molibdeno	
Flúor	Cromo	
Zinc	Cobalto	
Cobre		

Adaptado de «The Requirements of Human Nutrition», by Nevin S. Scrimshaw and Vernon R. Young. Copyright © September 1976 by Scientific American, Inc. Todos los derechos reservados. Adaptado con autorización.

bre y muchos otros animales, pueden subsistir con dietas pobres en hidratos de carbono, con tal de que se les proporcione las calorías totales y los nutrientes esenciales que necesitan. Los esquimales, antes de ir perdiendo su propia cultura, vivían con una dieta rica en proteínas y grasas, pero muy pobre en hidratos de carbono.

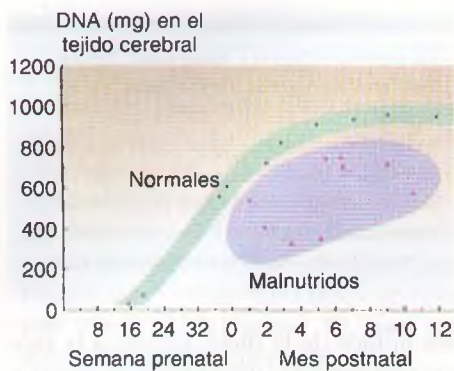
Los lípidos son necesarios principalmente para suministrar energía. Sin embargo, por lo menos tres ácidos grasos son esenciales para el hombre, ya que no podemos sintetizarlos. Se han dedicado muchos trabajos de investigación a

La aterosclerosis (*G. atheroma*, tumor que contiene grasa, quiste sebáceo + *sclerosis*, endurecimiento) es una enfermedad degenerativa en la que se depositan grasas en las células que tapizan las arterias, lo que produce un estrechamiento de la luz, endurecimiento y pérdida de elasticidad en las arterias.

los lípidos de la dieta, debido a la asociación entre las dietas ricas en grasas y la **arteriosclerosis**. El asunto es complejo, pero las pruebas sugieren que la arteriosclerosis puede aparecer cuando la dieta es rica en lípidos saturados (con pocos o con ningún doble enlace en las cadenas de carbono de los ácidos grasos) pero pobre en lípidos insaturados (con dos o más dobles enlaces en las cadenas de carbono).

Las proteínas son alimentos caros y restringidos en la dieta, y, por supuesto, no son por sí mismas nutrientes esenciales, sino que contienen los aminoácidos esenciales. De los 20 aminoácidos que normalmente se encuentran en las proteínas, nueve, quizás hasta once, son esenciales para el hombre (Tabla 35-1). Los demás pueden sintetizarse. En general, las proteínas de origen animal tienen más aminoácidos esenciales que las de origen vegetal. Los nueve aminoácidos esenciales deben estar presentes simultáneamente en la dieta para la síntesis proteica. Si faltan uno o más de ellos, el empleo de los otros aminoácidos se verá reducido proporcionalmente; no pueden almacenarse y, por tanto, se utilizarán como fuente de energía. Así, la ingestión de una sola clase de vegetal, inevitablemente conducirá a una deficiencia de proteínas. Este problema puede solucionarse si se ingieren simultáneamente dos tipos de proteínas vegetales que sean complementarias, en cuanto a los aminoácidos esenciales. Por ejemplo, una dieta proteica equilibrada puede conseguirse mezclando harina de trigo, que únicamente es pobre en lisina, con una legumbre (garbanzos o alubias), que es una fuente rica en lisina, pero pobre en metionina y cisteína. Cada vegetal puede complementarse con otros que posean las cantidades adecuadas de los aminoácidos de los que carece el primero.

Ya que las proteínas animales son tan ricas en aminoácidos esenciales, su de-

**Figura 35-16**

Efecto de la malnutrición temprana sobre el número de células (medido como contenido total de DNA) en el encéfalo humano. En el gráfico se representa cómo los niños malnutridos (óvalo coloreado) poseen menos células en su encéfalo que los niños normales (curva creciente verde).

manda es muy grande en todos los países. Los norteamericanos comen más carne que los asiáticos y los africanos. El consumo anual per capita de carnes rojas durante 1989 fue de 76 kg en Estados Unidos, 27 kg en Japón, 12 en Egipto y 1 kg en la India*. El elevado consumo de carne en Norteamérica y Europa, conlleva un precio: una elevada tasa de mortalidad debida a las denominadas enfermedades de la opulencia: enfermedades cardíacas, apoplejía y ciertos tipos de cáncer.

La desnutrición y la malnutrición son dos de los mayores problemas sanitarios con los que actualmente se enfrenta la Humanidad, afectando aproximadamente a la octava parte de la población mundial. Los niños, las mujeres embarazadas y los lactantes son particularmente vulnerables a los devastadores efectos de la malnutrición. La proliferación celular y el crecimiento del encéfalo del hombre son más rápidos en los últimos meses del embarazo y en el primer año después del parto. Para evitar las disfunciones neurológicas y un desarrollo neuronal anormal, se necesitan unas cantidades adecuadas de proteínas durante estos críticos períodos. Los encéfalos de los niños que mueren a causa de la deficiencia de proteínas durante el primer año de vida, tienen aproximadamente entre un 15 y

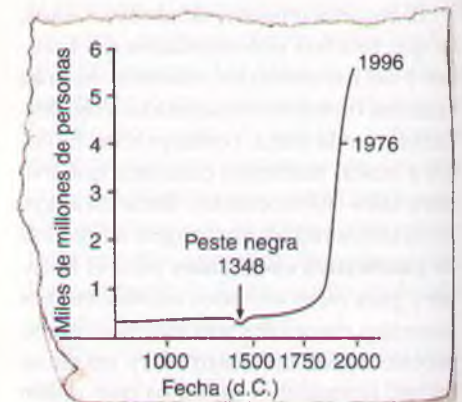
**Figura 35-17**

Niño refugiado de Biafra con una malnutrición grave.

un 20% menos células encefálicas, que los de los niños normales (Figura 35-16). Los niños malnutridos que sobreviven a este período sufren lesiones encefálicas permanentes y posteriormente no pueden ser ayudados con tratamientos correctores (Figura 35-17).

Se reconocen dos tipos diferentes de deficiencias alimentarias graves: el marasmo, una desnutrición general debida a una dieta pobre en calorías y proteínas, y el kwashiorkor, la malnutrición derivada de una dieta adecuada en contenido calórico, pero pobre en proteínas. El marasmo (*G. marasmus*, desperdiciar) es frecuente en los niños destetados muy pronto y alimentados con dietas pobres tanto en calorías como en proteínas; estos niños son apáticos y sus cuerpos se van desgastando lentamente. La palabra kwashiorkor procede del Oeste de África y se emplea para describir una enfermedad que padecen los niños cuando se les desteta para alimentar a un hermano recién nacido. Esta enfermedad se caracteriza por un retraso en el crecimiento, anemia, debilidad muscular, hinchazón del cuerpo con el típico abultamiento del abdomen, diarreas agudas, susceptibilidad a las infecciones y elevada mortalidad.

La principal causa del hambre en el mundo es el reciente y rápido incremento de la población. La población mundial era de 2000 millones en 1930, alcanzó los 3000 millones en 1960, ascendió a 5500 en 1992 (Figura 35-18), y se espera que alcance los 8900 millo-

**Figura 35-18**

Porción de un gráfico del crecimiento de la población humana desde el año 800 d.C. como aparecía en la edición de 1979 de este libro, cuando la población humana había sobrepasado los 4000 millones, tres años antes; los datos posteriores muestran que en 1996 era de aproximadamente 5600 millones de personas.

nes en el año 2030*, varios años antes de lo que en principio se calculaba. El aumento de la población mundial es de aproximadamente 90 millones de personas al año. El equivalente a la población total de Estados Unidos, 250 millones de personas, se añaden a la población mundial cada 33 meses. Más aún, a medida que la demanda de alimentos aumenta, cada año se pierden miles de millones de toneladas de suelos cultivables y se necesitan billones de litros de agua para los campos de cultivo. Según esto, la explosión demográfica humana es el principal problema ambiental al que hemos de enfrentarnos.

* División de Población, Naciones Unidas, New York, 1993.

* Brown, L. R. 1991. State of the world 1991. New York, Worldwatch Institute/W. W. Norton and Company, pág. 159.

Resumen

Los organismos autótrofos (principalmente las plantas verdes), utilizan los compuestos inorgánicos como materias primas, captan la energía de la luz solar por medio de la fotosíntesis y producen moléculas orgánicas complejas. Los organismos heterótrofos (bacterias, hongos y animales) utilizan los compuestos orgánicos y la energía almacenada en los enlaces químicos para cubrir sus necesidades nutritivas y energéticas.

Una gran variedad de animales, con grados de complejidad estructural muy diferentes, se alimentan por filtración de los pequeños organismos y otras partículas del agua. Otros se alimentan de los depósitos orgánicos que hay en el sustrato. Los animales que se alimentan de forma selectiva han desarrollado mecanismos para poder manipular grandes masas de comida, como dispositivos para sujetar, raspar, perforar, rasgar, morder, y masticar. La alimentación a base de líquidos es característica de los endoparásitos, que pueden absorber los alimentos a través de su superficie corporal, y de los ectoparásitos, herbívoros y depredadores que han desarrollado estructuras especiales para perforar y succionar.

La digestión es el proceso de fragmentación mecánica y química de los alimentos hasta obtener subunidades moleculares que se puedan absorber. La digestión en los pro-

tozoos y en las esponjas es intracelular. En otros metazoos más complejos se completa, y finalmente se sustituye por completo, por una digestión extracelular, que se produce siguiendo una serie de etapas sucesivas en el interior de una cavidad tubular, el tubo digestivo. La ingestión de los alimentos se produce a través de la boca, donde se mezclan con la saliva lubricante, y luego pasan a través del esófago hasta regiones donde los alimentos pueden almacenarse (buche), o triturarse (molleja), o ser sometidos a la acción de ácidos y a una primera digestión (estómago de los vertebrados). Entre los vertebrados, la mayor parte de la digestión se produce en el intestino delgado. Las enzimas del páncreas y las enzimas de la membrana de las células que tapizan la mucosa intestinal hidrolizan proteínas, hidratos de carbono, grasas, ácidos nucleicos y diferentes compuestos fosfatados. El hígado secreta la bilis, en la que se encuentran las sales que emulsionan las grasas. Una vez que los alimentos han sido digeridos, se produce su absorción bajo la forma de subunidades moleculares sencillas (monosacáridos, aminoácidos y ácidos grasos), a la sangre o a los vasos linfáticos de las vellosidades del intestino delgado. El intestino grueso (colon) sirve principalmente para absorber el agua y los minerales de los residuos alimenticios a medida que pasan por él. También

contiene bacterias simbiotes que producen determinadas vitaminas.

La mayoría de los animales equilibran la ingestión de alimentos con el gasto energético. La ingestión de los alimentos está regulada principalmente por el centro del hambre, localizado en el hipotálamo. En los mamíferos, en el caso de que la ingestión calórica sea superior a los requerimientos energéticos, el exceso de calorías se disipa en forma de calor a nivel de un tejido especial, la grasa parda. Las alteraciones en este mecanismo son una de las causas de la obesidad en la especie humana.

Todos los animales necesitan ingerir una dieta equilibrada, en la que haya tanto combustibles (principalmente hidratos de carbono y lípidos), como compuestos estructurales y funcionales (proteínas, minerales y vitaminas). Para todos los animales pluricelulares, algunos aminoácidos, lípidos, vitaminas y minerales son requerimientos dietéticos «esenciales», ya que no pueden ser producidos por la maquinaria sintética del propio animal. Las proteínas animales son una fuente de aminoácidos, mejor equilibrada, que las proteínas de origen vegetal, ya que éstas suelen ser deficitarias en uno o más de los aminoácidos esenciales. La desnutrición y la malnutrición proteica, representan uno de los mayores problemas sanitarios de la humanidad, que en la actualidad afecta a millones de personas.

Cuestionario

- Diferencie entre los siguientes pares de términos: autótrofo y heterótrofo; fotótrofo y quimiótrofo; herbívoros y carnívoros; omnívoros e insectívoros.
- La filtración es una de las principales formas de alimentación entre los animales. Explique cuáles son sus características, ventajas y limitaciones, y cite tres grupos diferentes de animales que sean filtradores.
- Las adaptaciones alimentarias de los animales condicionan parte de las pautas de comportamiento de los animales y, por regla general, están relacionadas con la forma de los animales. Comente las adaptaciones alimentarias que diferencian a los carnívoros de los herbívoros.
- Explique la forma en que los alimentos se mueven por el tubo digestivo.
- Compare las digestiones intracelular y extracelular, y explique las ventajas de esta última sobre la digestión intracelular.
- ¿Qué modificaciones estructurales incrementan mucho la superficie interna del intestino y por qué es tan importante esa gran superficie?
- Esquematice la digestión y la absorción final de un hidrato de carbono (almidón) en el tubo digestivo de un vertebrado, nombrando las enzimas que lo atacan, dónde se encuentran, los productos que se obtienen de la digestión del almidón, y la forma en que se absorben al final del proceso.
- Como en la cuestión n.º 7, esquematice la digestión y la absorción final de una proteína.
- Explique cómo se emulsionan, digieren y absorben las grasas en el tubo digestivo de los vertebrados.
- Explique la frase «la dieta es termogeneradora» y relaciónela con el problema de la obesidad en algunas personas.
- Nombre los principales tipos de alimentos que sirven principalmente: (1) como combustibles, y (2) como componentes estructurales y funcionales.
- Defina el término «vitamina». ¿Cuáles son las vitaminas hidrosolubles y las vitaminas liposolubles?
- Explique el significado del término «nutrientes esenciales».
- Explique la diferencia entre los lípidos saturados e insaturados y haga algún comentario sobre el interés actual de estos compuestos en relación con la salud humana.
- ¿Qué significa el término «proteínas complementarias», referido a los alimentos de origen vegetal?

Bibliografía

Ver también la Bibliografía general de la Parte IV, p. 783.

- Blaser, M. J. 1996. The bacteria behind ulcers. *Sci. Am.* **274**:104-107 (Jan.). *En la actualidad se sabe que la mayoría de las úlceras de estómago están producidas por unos microorganismos acidófilos. Al menos un tercio de la población humana está infectada, pero la mayoría no sufren la enfermedad.*
- Carr, D. E. 1971. The deadly feast of life. Garden City, New York, Doubleday & Company. *Qué y cómo comen los animales, contado de forma amena e ingeniosa.*
- Doyle, J. 1985. Altered harvest: agriculture, genetics, and the fate of the world's food supply. New York, Viking Penguin, Inc. *Examina la política de la revolución agrícola y los costes ambientales y biológicos del sistema americano de producción de alimentos.*
- Criggs, B. 1986. The food factor. New York, Viking Penguin, Inc. *Repleto de datos sobre la nutrición y los hábitos alimentarios, con una perspectiva internacional y un interés especial sobre la relación entre los alimentos y las enfermedades.*
- Jennings, J. B. 1973. Feeding, digestion and assimilation in animals, ed. 2. New York, St. Martin's Press, Inc. *Un tratado comparativo general. Informe excelente sobre los mecanismos digestivos de los animales.*
- Magee, D. F. and A. F. Dalley, II. 1986. Digestion and the structure and function of the gut. Basel, Switzerland, S. Karger AG. *Tratado exhaustivo sobre la digestión en los mamíferos, principalmente en el hombre.*
- Milton, K. 1993. Diet and primate evolution. *Sci. Am.* **269**:86-93 (Aug.). *Estudios realizados con primates sugieren que la dieta del hombre actual es tan diferente de la de éstos, que la evolución humana podría explicarse, al menos en parte, por estas adaptaciones.*
- Moog, F. 1981. The lining of the small intestine. *Sci. Am.* **245**:154-176 (Nov.). *Describe la forma en que las células de la mucosa intestinal procesan activamente los alimentos.*
- Owen, J. 1980. Feeding strategy. Chicago, University of Chicago Press. *Libro bien escrito y generosamente ilustrado basado en la serie «Survival in the Wild».*
- Sanderson, S. L., and R. Wassersug. 1990. Suspension-feeding vertebrates. *Sci. Am.* **262**:96-101 (Mar.). *Diversos vertebrados, algunos de enorme tamaño, se alimentan filtrando pequeños organismos tomando grandes cantidades de agua que hacen pasar a través de un aparato filtrador.*
- Stevens, C. E. 1988. Comparative physiology of the vertebrate digestive system. New York, Cambridge University Press. *Tratado brillante y equilibrado sobre las características anatómicas del tubo digestivo de los vertebrados, y sobre la fisiología y la bioquímica de la digestión de los alimentos.*
- Weindrach, R. 1996. Caloric restriction and aging. *Sci. Am.* **274**:46-52 (Jan.). *Todos los organismos, desde los protistas unicelulares a los mamíferos, viven más tiempo si se alimentan con dietas equilibradas y bajas en calorías. También se revisan los posibles beneficios de este tipo de dieta para el hombre.*

36

Coordinación nerviosa

Sistema nervioso y órganos de los sentidos

El universo privado de los sentidos

Si nos damos cuenta, las personas disfrutamos de un mundo lleno de sensaciones. Continuamente estamos recibiendo un torrente de información desde la vista, el oído, el gusto, el olfato y el tacto. Estos cinco sentidos clásicos se ven complementados por otras sensaciones tales como frío, calor, vibraciones y dolor, y también por la información procedente de un gran número de receptores sensoriales internos, que cumplen su misión silenciosa y automáticamente, ayudando a que nuestros órganos internos realicen sus correspondientes trabajos sin esfuerzo. Estos son los sentidos que nos informan de nuestro propio ambiente. Así, nuestro mundo, el mundo que perciben nuestros sentidos, es un mundo únicamente humano. No compartimos este mundo con ningún otro animal, ni podemos penetrar en el mundo sensorial de los demás animales, salvo que lo hagamos con la imaginación.

La idea de que cada animal tiene su propio universo sensorial fue concebida por Jakob von Uexküll, un biólogo alemán de principios de siglo, del que rara vez se hace mención. Von Uexküll nos propone que intentemos imaginarnos el universo de una garrapata, ayudados por

nuestros conocimientos sobre la biología de este animal. Es un mundo de temperatura, luz y oscuridad, y con un único olor, el del ácido butírico, una sustancia que todos los mamíferos poseen. Insensible al resto de los estímulos, la garrapata trepa por una brizna de hierba para esperar, si es preciso durante varios años, el momento justo en el que a traición saltará sobre una presa. Después, se hinchará al saciarse de sangre, caerá al suelo, pondrá sus huevos y morirá. El empobrecido universo sensorial de la garrapata, desprovisto de lujos sensoriales y, gracias a la selección natural, en sintonía con el mundo con el que la garrapata ha de encontrarse, ha asegurado el éxito de un único propósito, la reproducción.

Un pájaro y un murciélago pueden compartir en un mismo instante un mismo ambiente. No obstante, sus universos sensoriales son extraordinariamente diferentes debido a las limitaciones de las «ventanas» sensoriales que cada uno utiliza y al cerebro que recoge y procesa la información necesaria para la supervivencia. Para uno se trata de un mundo dominado por la vista; para el otro, por la ecolocalización. El ambiente de cada uno es extraño para el otro, igual que sus mundos lo son para nosotros. ■

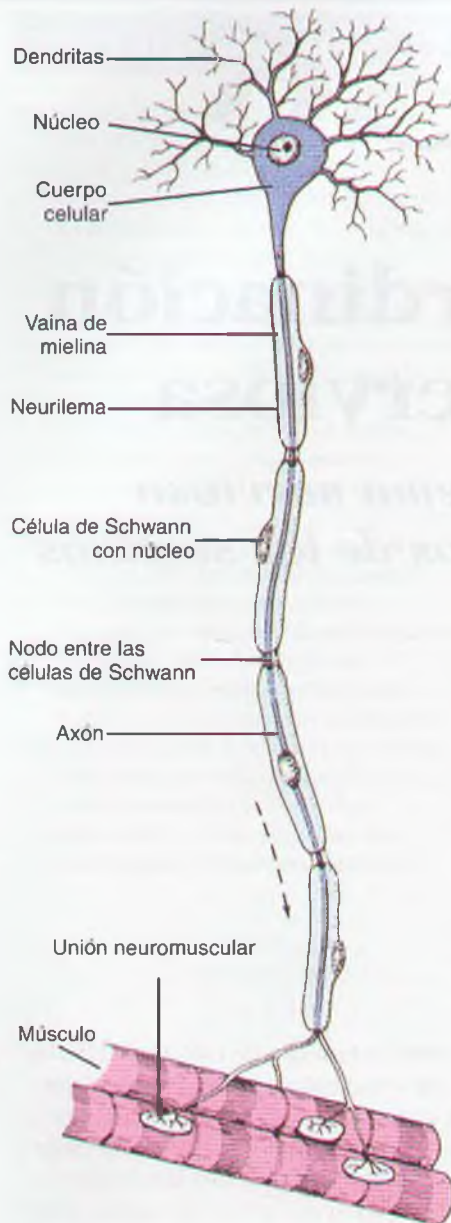


Figura 36-1
Estructura de una neurona motora (eferente).

El sistema nervioso tiene su origen en una propiedad fundamental de la vida: la **irritabilidad**, la capacidad de responder ante un estímulo ambiental (Capítulo 1, p. 9). La respuesta puede ser muy simple, como un protozoo que se desplaza ante una sustancia nociva, o muy compleja, como las elaboradas paradas nupciales de algunos vertebrados. Un protista recibe un estímulo y responde a él, todo ello en el ámbito de una única célula. La evolución hacia la pluricelularidad y hacia los niveles de organización más complejos, necesitó que se incrementase la complejidad de los mecanismos de comunicación entre células y órganos. Esto se consiguió por dos

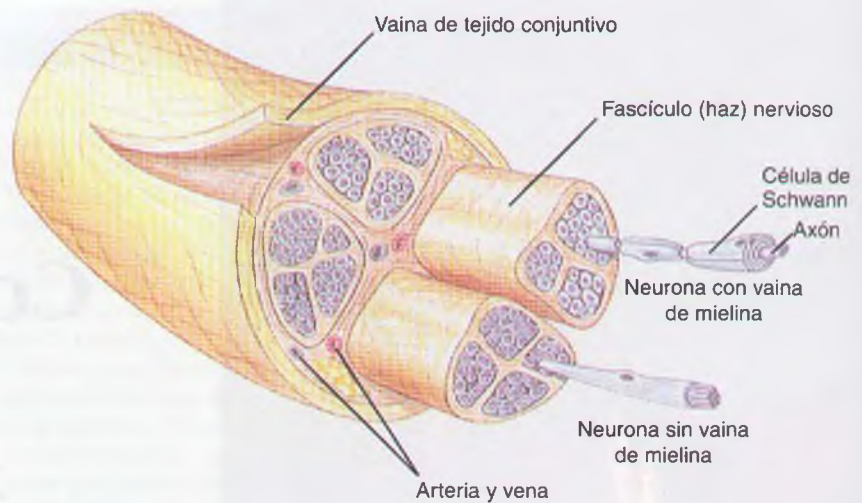


Figura 36-2

Estructura de un nervio. Se pueden ver las fibras nerviosas rodeadas por varias capas de tejido conjuntivo. Un nervio puede tener miles de fibras eferentes y aferentes.

medios principales: el **nervioso** y el **hormonal**. La comunicación rápida se produce por vía nerviosa, lo que implica la propagación de cambios electroquímicos en las membranas celulares. El papel básico del sistema nervioso consiste en codificar la información, procesarla y transmitirla para que se produzca una respuesta apropiada. Todo esto se estudiará en el presente capítulo. En los animales, las respuestas relativamente más lentas y duraderas se producen por vía hormonal, lo que será el objeto del capítulo siguiente.

LA NEURONA: UNIDAD FUNCIONAL DEL SISTEMA NERVIOSO

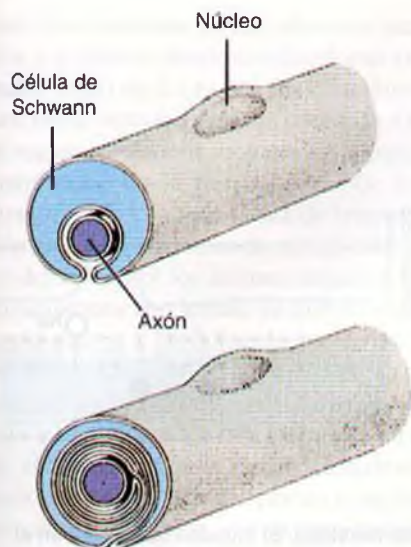
La **neurona** está formada por un cuerpo celular y todas sus prolongaciones. Aunque puede tener diversas formas, de acuerdo con su localización y función, una neurona típica es como la que se representa en la Figura 36-1. Del cuerpo celular, en el que está el núcleo, salen **prolongaciones** de dos tipos. Todas las neuronas, aun las más simples, tienen una o más **dendritas** citoplasmáticas, que como su nombre indica (*G. dendron*, árbol), por regla general están muy ramificadas. Estas dendritas son el aparato receptor de las neuronas, y por ellas llegan las informaciones, desde muy distintas fuentes, hasta el cuerpo neuronal. Algunas de estas señales son estimulantes y otras son inhibitorias.

Desde el cuerpo de la neurona sale un único **axón** (*G. axon*, eje), que es una larga fibra (en grandes mamíferos puede

llegar a medir varios metros), con un diámetro bastante uniforme, y a través del cual los impulsos nerviosos salen del cuerpo neuronal. En los vertebrados y en algunos invertebrados muy evolucionados, es muy normal que el axón esté rodeado por una vaina aislante.

Las neuronas suelen clasificarse en **aferentes** o sensoriales, **eferentes** o motoras, e **interneuronas** (o de **asociación**), que no son ni sensoriales ni motoras, sino que conectan unas neuronas con otras. Las neuronas aferentes y eferentes están situadas en su mayor parte fuera del sistema nervioso central (encéfalo y médula espinal), mientras que las interneuronas, que constituyen el 99% de las neuronas del cuerpo humano, están todas formando parte de dicho sistema nervioso central. Las neuronas aferentes están conectadas con los **receptores**, que son los encargados de transformar los estímulos ambientales en impulsos nerviosos, que serán conducidos por las neuronas aferentes hasta el sistema nervioso central, donde dichos impulsos pueden ser percibidos como sensaciones conscientes. Los impulsos también viajan hacia las neuronas eferentes, que los transmitirán por el sistema nervioso periférico hasta los **efectores** como los músculos o las glándulas.

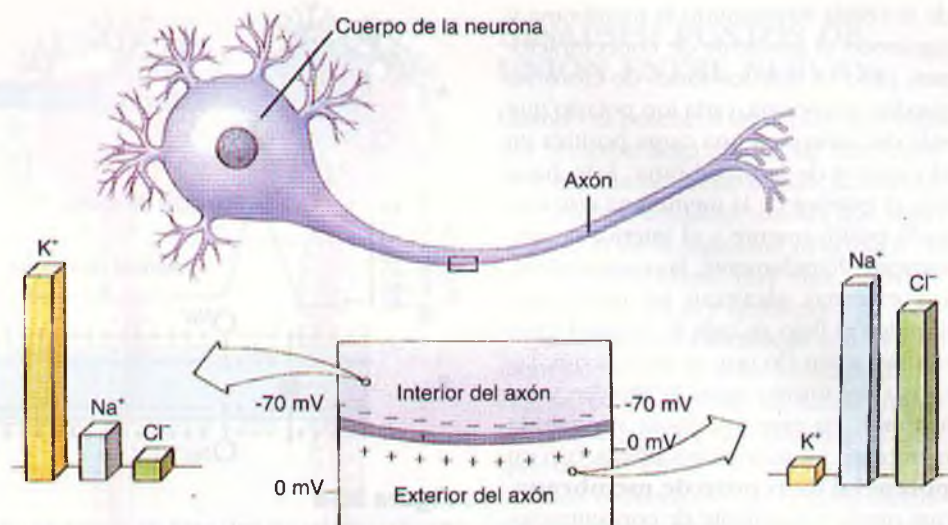
En los vertebrados, las fibras nerviosas (generalmente axones) se presentan por lo general agrupadas y rodeadas por una envuelta de tejido conjuntivo, formándose así un **nervio** (Figura 36-2). Los cuerpos neuronales de los que salen estas

**Figura 36-3**

Desarrollo de la vaina de mielina. Las células de Schwann crecen alrededor del axón, se enrollan en torno a él, y así lo envuelven con una vaina de mielina aislante, que presenta muchas capas. La vaina de mielina aísla el axón nervioso y facilita la transmisión de los impulsos nerviosos.

prolongaciones están localizados en el sistema nervioso central o en los **ganglios**, que son unas pequeñas agrupaciones de cuerpos neuronales situadas fuera del sistema nervioso central.

Rodeando a las neuronas hay unas **células de neuroglía**, a menudo denominadas simplemente células de «glía», no nerviosas, que tienen una gran interrelación con las células nerviosas. Las células de neuroglía son muy numerosas en el encéfalo de los vertebrados, ya que hay diez de ellas por cada neurona, y constituyen casi la mitad del volumen del encéfalo. Algunas de las células de glía forman vainas aislantes lipídicas de mielina alrededor de las fibras nerviosas. Normalmente, los nervios periféricos de los vertebrados se presentan rodeados de **mielina**, que forma una vaina aislante constituida por una serie de anillos concéntricos formados a partir de unas células de glía especiales denominadas **células de Schwann** (Figura 36-3). Ahora se empiezan a conocer otras funciones de las células gliales. Determinadas células de glía, denominadas astrocitos por su forma estrellada, actúan como un «andamio» durante el desarrollo del encéfalo, permitiendo que las neuronas se desplacen por ellas hasta llegar a su destino final. Los astrocitos también son esenciales en

**Figura 36-4**

Composición iónica interna y externa de una neurona en reposo. Una bomba de sodio-potasio, muy activa, y que está localizada en la membrana de la célula, hace que el sodio salga de la célula, manteniendo baja la concentración interna de éste. La concentración de potasio en el interior es elevada, y aunque la membrana es permeable para el potasio, este ion se mantiene en el interior ya que las cargas positivas del exterior lo repelen.

los procesos de regeneración tras una herida en el encéfalo. Desgraciadamente, los astrocitos también están implicados en algunas enfermedades graves del sistema nervioso, entre ellas el síndrome de Parkinson y la esclerosis múltiple.

NATURALEZA DEL IMPULSO NERVIOSO

El **impulso nervioso** es el mensaje electroquímico de los nervios, el denominador común de toda la actividad funcional del sistema nervioso. A pesar de la increíble complejidad del sistema nervioso de muchos animales, los impulsos nerviosos básicamente son iguales en todos los nervios y en todos los animales. Un impulso es un fenómeno de «todo o nada». Una fibra nerviosa puede conducir un impulso, o no hacerlo. Ya que todos los impulsos son iguales, y que la transmisión se produce en un único sentido, una fibra nerviosa sólo puede variar el efecto que produce en el tejido al que inerva cambiando la frecuencia de la conducción de los impulsos. El cambio de frecuencia es el lenguaje de las fibras nerviosas. Una fibra nerviosa puede o bien no conducir ningún impulso, o conducir desde muy pocos por segundo, hasta un máximo de 1000 por segundo aproxima-

damente. Cuanto mayor es la frecuencia (o ritmo) de la conducción, mayor es el nivel de excitación.

El potencial de reposo

La membrana de las neuronas, que es similar a la de todas las células, tiene una permeabilidad especial, por lo que puede crear un desequilibrio iónico. El líquido intersticial que rodea las células nerviosas tiene unas concentraciones relativamente altas de iones de sodio (Na^+) y cloro (Cl^-), pero una concentración baja de iones de potasio (K^+). Dentro de las neuronas, las concentraciones están invertidas: la concentración de K^+ es alta mientras que las concentraciones de Na^+ y Cl^- son bajas (Figuras 36-4 y 34-1B, p. 676). Estas diferencias son muy acusadas: hay, aproximadamente, 10 veces más Na^+ en el exterior y de 25 a 30 veces más K^+ en el interior de la célula.

Cuando está en reposo, la membrana de la neurona es permeable de forma selectiva para el K^+ , que puede atravesar pasivamente la membrana por unos canales iónicos específicos, mientras que la permeabilidad para el Na^+ y el Cl^- es prácticamente nula, ya que sus correspondientes canales permanecen cerrados. Los iones de potasio tienden a salir

de la célula atravesando la membrana y siguiendo el gradiente de concentraciones, pero ya que los iones de cloro no pueden atravesarla, cada ion potasio que sale del axón crea una carga positiva en el exterior de la membrana. Esto hace que el exterior de la membrana esté cargado positivamente y el interior negativamente. Rápidamente, las cargas positivas externas alcanzan tal nivel, que impiden el flujo de más K^+ hacia el exterior del axón (lo que se debe a que las cargas del mismo signo se repelen unas a otras). En este estado de reposo, la membrana alcanza un equilibrio, con un **potencial de reposo de membrana**, que nivela el gradiente de concentraciones por el que el K^+ tiende a salir. El potencial de reposo es, normalmente, de -70 mV (milivoltios), con el interior negativo con respecto al exterior.

El potencial de acción

El impulso nervioso es un cambio de rápida transmisión en el potencial eléctrico, que se denomina **potencial de acción** (Figura 36-5). Consiste en una despolarización muy rápida, y breve, de la membrana de la fibra nerviosa; de hecho, el potencial de reposo no sólo es anulado, sino que, en la mayoría de las fibras nerviosas, el potencial realmente se invierte por un instante para hacerse el exterior de la membrana negativo en comparación con el interior. Entonces, a medida que el potencial de acción se va desplazando, la membrana vuelve a su potencial de reposo normal, y vuelve a estar lista para conducir un nuevo impulso. El proceso completo dura aproximadamente un milisegundo. Quizás, la propiedad más llamativa del impulso nervioso es que se autopropaga: una vez que empieza, el impulso avanza automáticamente, como una mecha que arde.

¿Por qué cambia la polaridad de la membrana durante el paso del potencial de acción? Hemos visto que el potencial de reposo depende de la gran permeabilidad de la membrana para el K^+ , que es de 50 a 70 veces mayor que la permeabilidad para el Na^+ . Cuando el potencial de acción llega a un punto cualquiera, los canales iónicos para el Na^+ se abren bruscamente en él, permitiendo el paso torrencial de Na^+ desde el exterior al interior del axón. Realmente sólo una pequeña can-

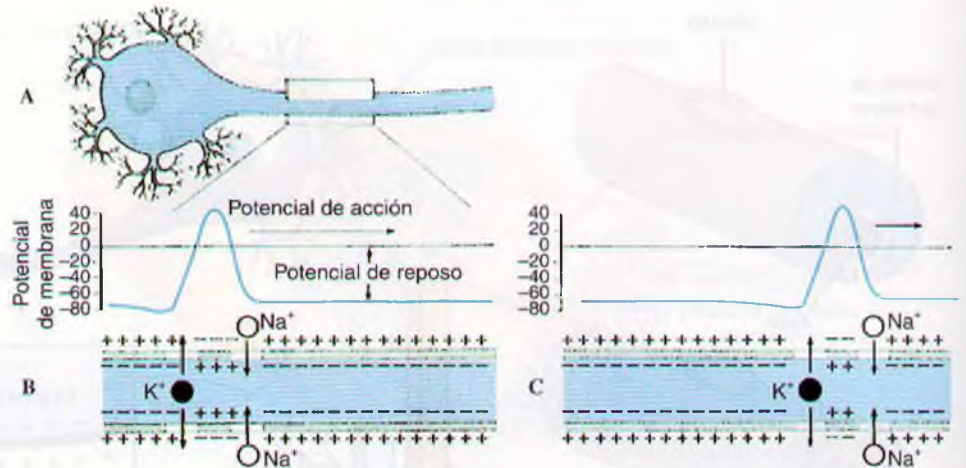


Figura 36-5

Conducción de un potencial de acción en un impulso nervioso. El impulso se origina en el cuerpo de la neurona **A** y se transmite, en la figura, hacia la derecha. **B** y **C** muestran los cambios eléctricos y de permeabilidad para el sodio y el potasio. En **C** se muestra la posición del potencial de acción 4 milisegundos después que en **B**. Cuando el impulso llega hasta un punto cualquiera, las «entradas» para el sodio se abren, por lo que el sodio entra rápidamente. Esta entrada de sodio invierte la polaridad de la membrana, haciéndose el interior del axón positivo y el exterior negativo. Entonces, las entradas para el sodio se cierran y las del potasio se abren. En este momento, los iones de potasio pueden penetrar a través de la membrana y restaurar el potencial de reposo normal.

tidad de Na^+ atraviesa la membrana en este momento (menos de una millonésima parte del Na^+ del exterior), pero este pequeño paso de cationes al interior hace que desaparezca el potencial de reposo. La membrana se **despolariza** produciéndose un «agujero» eléctrico. La barrera eléctrica desaparece y el potasio vuelve a salir. Entonces, cuando el potencial de acción ha pasado, la membrana recupera rápidamente sus propiedades de reposo, lo que hace que de nuevo sea prácticamente impermeable para el Na^+ y la salida de K^+ queda paralizada.

La fase de aumento del potencial de acción está asociada con el flujo de Na^+ hacia el interior (Figura 36-5). Cuando el potencial de acción alcanza su máximo, la permeabilidad al sodio se restablece a su valor normal, y la permeabilidad al K^+ aumenta brevemente por encima del nivel de reposo. Esto hace que el potencial de acción caiga rápidamente hasta el nivel de reposo.

La bomba de sodio

La membrana celular en reposo tiene una permeabilidad muy baja para los iones Na^+ . No obstante, algunos Na^+ la atraviesan, incluso en condiciones de reposo. Cuando el axón es activado, el Na^+ entra con cada impulso que pasa. Si no fuese

eliminado, el acúmulo de Na^+ en el interior del axón podría llevar a la desaparición del potencial de reposo en la fibra. Esto lo evitan las **bombas de sodio**, cada una de ellas formada por un complejo de subunidades proteicas situadas en el interior de la membrana plasmática del axón (Figura 4-19, p. 55). Cada bomba de sodio utiliza la energía almacenada en el ATP para transportar el sodio desde el interior al exterior de la membrana. La bomba de sodio en los axones nerviosos, igual que en las membranas de otros muchos tipos celulares, también introduce K^+ en el axón, del mismo modo que saca el Na^+ de él. Es decir, la acción de **estas bombas de sodio-potasio** ayuda a restablecer los gradientes iónicos tanto de Na^+ como de K^+ . Recientemente se ha descubierto que los astrocitos antes citados ayudan a mantener un equilibrio iónico adecuado alrededor de las neuronas, eliminando el exceso de potasio que se produce durante la actividad neuronal.

CONDUCCIÓN RÁPIDA

Aunque los fenómenos iónicos y eléctricos relacionados con el potencial de acción son los mismos en todo el reino animal, no sucede lo mismo respecto a la velocidad de desplazamiento del potencial por los axones. Esta velocidad

varía enormemente en los diferentes nervios y animales, desde conducciones tan lentas como de 0,1 m/seg en las anémonas, hasta otras tan rápidas como de 120 m/seg en los axones motores de algunos mamíferos. En la mayor parte de los invertebrados, la velocidad de transmisión está muy relacionada con el diámetro del axón. Por los axones delgados las transmisiones son lentas, ya que su resistencia interna a los flujos iónicos es grande. En los casos en los que es necesaria una velocidad de transmisión elevada para que se produzca una respuesta rápida, como ocurre en la locomoción destinada a la captura de las presas o en las acciones de evasión, los axones tienen diámetros grandes. El axón gigante de los calamares mide aproximadamente 1 mm de diámetro, y por él los impulsos se transmiten diez veces más rápidamente que por los axones normales de esos mismos animales. Este axón gigante de los calamares inerva la musculatura del manto, y transmite los impulsos necesarios para que se produzcan las contracciones bruscas que permiten la natación por propulsión a chorro. Otros axones gigantes, similares a los de los calamares, son los que permiten a las lombrices de tierra, animales que normalmente se mueven lentamente, introducirse rápidamente en sus galerías cuando se las molesta.

Los vertebrados han adquirido un mecanismo de conducción de alta velocidad diferente, debida a la gran interrelación existente entre los axones y las capas aislantes de mielina de las células de Schwann antes descritas. La vaina aislante de mielina se presenta interrumpida a intervalos por unos nodos, denominados **nodos de Ranvier**, en los que la superficie externa del axón está directamente en contacto con el líquido que rodea al nervio. En estas **fibras con vaina de mielina** el potencial de acción no se mueve por el axón como una onda de despolarización continua, ya que la mielina aislante lo impide, sino que lo hace de nodo en nodo (Figura 36-6). Las bombas y canales iónicos que intervienen en los flujos de iones a través de la membrana están concentrados en estos nodos. Una vez que se inicia el potencial de acción en el axón, la despolarización del primer nodo establece una corriente eléctrica que salta hasta el nodo vecino, causando su despolarización y provo-



Figura 36-6

Conducción del impulso nervioso en axones con y sin vaina de mielina. **A**, Cuando no hay vaina de mielina, el potencial de acción se mueve de forma continua a todo lo largo del axón. **B**, En las fibras con vaina, el potencial de acción pasa desde un nodo al siguiente, saltándose las porciones aisladas del axón. Ésta es la conducción a saltos, que es mucho más rápida que la conducción continua.

cando un potencial de acción en él. Así, el potencial de acción salta de un nodo al siguiente; a esto es a lo que se conoce como **conducción a saltos**. En comparación con los axones sin vaina de mielina de los invertebrados, el aumento en eficacia es muy notable. Por ejemplo, en una rana, un axón con vaina de mielina, con un diámetro de sólo 12 μm conduce los impulsos nerviosos a la misma velocidad que un axón gigante de 350 μm de diámetro en un calamar.

Algunos invertebrados, como ciertos crustáceos e insectos, poseen fibras nerviosas rápidas rodeadas por varias capas de una sustancia similar a la mielina, y esta envuelta está interrumpida a intervalos regulares, como sucede en las fibras con vaina de mielina de los vertebrados. La velocidad de transmisión de los impulsos por tales fibras no es tan rápida como la conducción a saltos de los vertebrados, pero es mucho más veloz que la de las fibras sin vaina y del mismo diámetro de otros invertebrados.

SINAPSIS: PUNTOS DE UNIÓN ENTRE NERVIOS

Cuando el potencial de acción que viaja por un axón llega al final de éste, debe atravesar un pequeño hueco, la sinapsis (G. *synapsis*, contacto, unión), que separa al axón de la siguiente neurona o de un órgano efector. Hay dos tipos de sinapsis: eléctricas y químicas.

Las **sinapsis eléctricas** son mucho menos comunes que las sinapsis químicas. Se han encontrado en varios grupos de invertebrados y también es probable que se den en el sistema nervioso de muchos vertebrados. Las sinapsis eléctricas son puntos en los que las corrientes iónicas atraviesan directamente la **unión estrecha (gap)** (Figura 4-15, p. 51) que hay entre una neurona y la siguiente. En las sinapsis eléctricas no se produce un retraso de tiempo, por lo que son importantes en las reacciones de evasión.

Las **sinapsis químicas** son mucho más complejas que las sinapsis eléctricas. En ellas intervienen varios compuestos químicos, conocidos como **neurotransmisores**. Las neuronas que conducen los impulsos hasta las sinapsis químicas se denominan **neuronas presinápticas**, mientras que las que los reciben se denominan **neuronas postsinápticas**. En las sinapsis, las membranas están separadas por un estrecho espacio, la **hendidura sináptica**, que tiene una anchura muy uniforme de aproximadamente 20 nm.

El axón de la mayoría de las neuronas se ramifica en su extremo y cada una de las numerosas ramas acaba en un botón sináptico que conecta con las dendritas, o con el cuerpo celular, de la siguiente neurona (Figura 36-7). Las terminaciones de los axones de varias neuronas pueden estar recubriendo casi por completo el cuerpo celular y las dendritas de la neurona siguiente, con miles de sinapsis. Aunque por un axón va un único impulso, éste se extiende por numerosas ramificaciones y terminaciones sinápticas sobre la siguiente neurona, convergiendo muchos impulsos en su cuerpo celular en un mismo instante.

El líquido de relleno de los 20 nm entre las membranas presináptica y postsináptica impide la transmisión directa de los impulsos hasta la neurona postsináptica. En lugar de ello, los botones sinápticos liberan unas sustancias trans-

misoras específicas, normalmente **acetilcolina**, que producen una comunicación química con la célula postsináptica. En el interior de los botones sinápticos hay numerosas vesículas pequeñas, cada una de las cuales contiene varios miles de moléculas de acetilcolina. Además la acetilcolina también está presente en el citoplasma de los botones sinápticos. Las investigaciones sugieren que cuando un impulso llega hasta un botón sináptico, se produce la secuencia de fenómenos esquematizados en la Figura 36-8: El potencial de acción abre unos canales proteicos en la membrana presináptica, permitiendo que un chorro de acetilcolina se difunda a través de la hendidura sináptica, durante una fracción de un milisegundo, y esta acetilcolina se une brevemente a las moléculas receptoras que hay en la membrana postsináptica. Esto produce un cambio en el voltaje de la membrana postsináptica. Que el cambio de voltaje sea lo suficientemente elevado como para provocar un potencial de acción depende de la cantidad de moléculas de acetilcolina liberadas y de la cantidad de canales proteicos abiertos. La acetilcolina es rápidamente destruida por la enzima **acetilcolinesterasa**. Esto es importante ya que, si el transmisor no se desactivase, el estímulo continuaría produciéndose por tiempo indefinido. Los insecticidas organofosforados (como el malatión) y algunos gases militares son tóxicos precisamente por esto, ya que inhiben la acetilcolinesterasa. El último paso en la secuencia es la resíntesis de la acetilcolina y su almacenamiento en las vesículas, a la espera de responder a un nuevo impulso.

Se han identificado diferentes sustancias químicas neurotransmisoras tanto en los sistemas nerviosos de los vertebrados como en los de los invertebrados. Algunas, como la acetilcolina y la norepinefrina, despolarizan la membrana postsináptica, éstas son las denominadas **sinapsis excitadoras**. Otros neurotransmisores, como el ácido gamma aminobutírico (GABA), hiperpolarizan la membrana postsináptica, lo que tiende a estabilizarla en contra de la despolarización. Éstas son las **sinapsis inhibitoras**. La mayoría de las neuronas del sistema nervioso central tienen sinapsis, tanto excitadoras como inhibitoras, entre

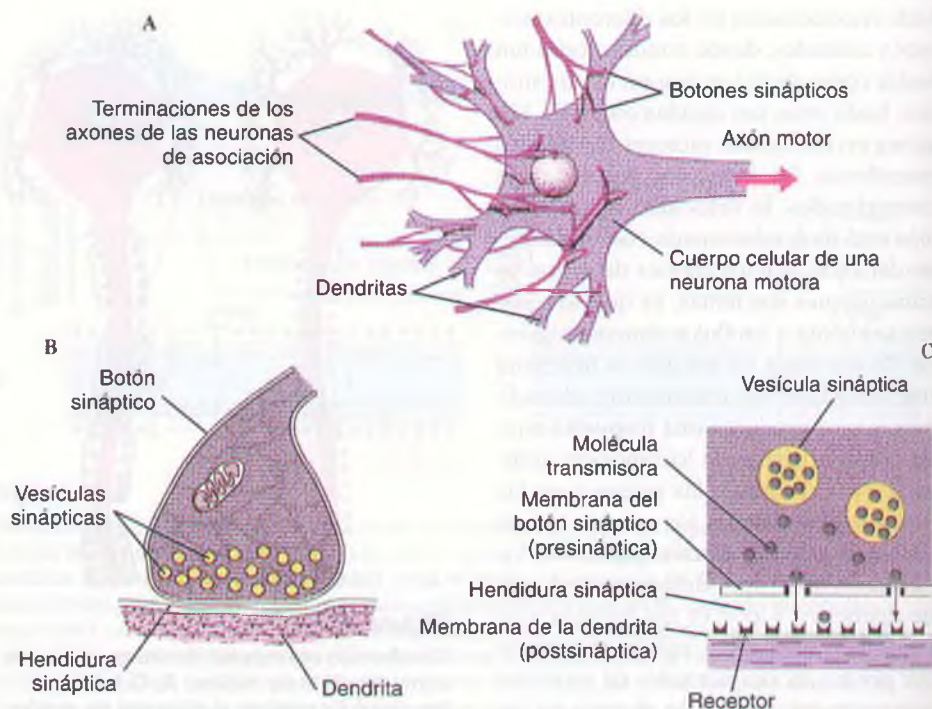


Figura 36-7

Transmisión de los impulsos en las sinapsis. **A**, Cuerpo de una neurona motora cubierto por las terminaciones de las interneuronas. Cada terminación acaba en un botón sináptico; puede haber miles de botones sinápticos sobre una única neurona y sus dendritas. **B**, Un botón sináptico aumentado 60 veces más que en **A**. El impulso que recorre un axón hace que los canales proteicos de la membrana presináptica se abran, liberándose así las moléculas neurotransmisoras en la hendidura. **C**, Esquema de una hendidura sináptica a nivel ultraestructural. Las moléculas neurotransmisoras se mueven rápidamente a través del hueco, adhiriéndose brevemente a las moléculas receptoras de la membrana postsináptica. Esto produce un cambio de potencial en dicha membrana postsináptica.

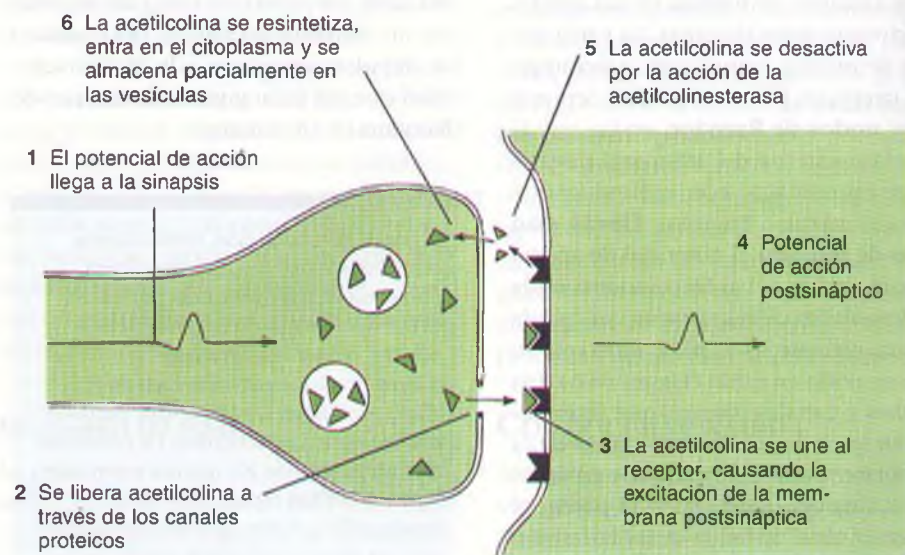


Figura 36-8

Secuencia de sucesos en una transmisión sináptica.

los cientos, o miles, de botones sinápticos que hay sobre las dendritas y el cuerpo celular de cada neurona.

El que se produzca o no un potencial de acción, depende del equilibrio entre impulsos de excitación e inhibición que recibe. Si se reciben muchos impulsos de excitación en un momento dado, el potencial de la membrana postsináptica puede llegar a reducirse lo suficiente como para que se produzca un potencial de acción. Por su parte, los impulsos de inhibición estabilizan la membrana postsináptica, haciendo que sea menos probable que se genere un potencial de acción. La sinapsis tiene una gran importancia funcional, ya que forma parte crucial del mecanismo de toma de decisiones del sistema nervioso central. A través de las sinapsis se produce la modulación de la información que pasa desde una neurona a la siguiente.

LA EVOLUCIÓN DEL SISTEMA NERVIOSO

INVERTEBRADOS: EL DESARROLLO DEL SISTEMA NERVIOSO CENTRAL

Entre los diferentes filos de los metazoos se puede apreciar un incremento progresivo en la complejidad del sistema nervioso, lo que probablemente es un reflejo de los diferentes estados de desarrollo de dicho sistema a lo largo de la evolución. El modelo más sencillo de sistema nervioso es el **plexo nervioso** de los animales radiados, como las anémonas, las medusas, las hidras de agua dulce y los ctenóforos (Figura 36-9A). El plexo nervioso representa un gran avance en complejidad desde los protozoos, que carecen de nervios. El plexo nervioso es una extensa red situada en la epidermis, o por debajo de ella, y que se extiende por todo el cuerpo. Un impulso que parte de cualquier lugar de este plexo se transmite en todas direcciones, ya que las sinapsis, en la mayoría de los radiados, no quedan restringidas a la transmisión en una sola dirección, como sucede en otros animales más complejos. No existen componentes sensoriales, motores o de asociación diferenciados, en el sentido estricto de estos términos. Algunas ramificaciones del plexo enlazan los receptores de la epidermis con células epiteliales de naturaleza contráctil. La

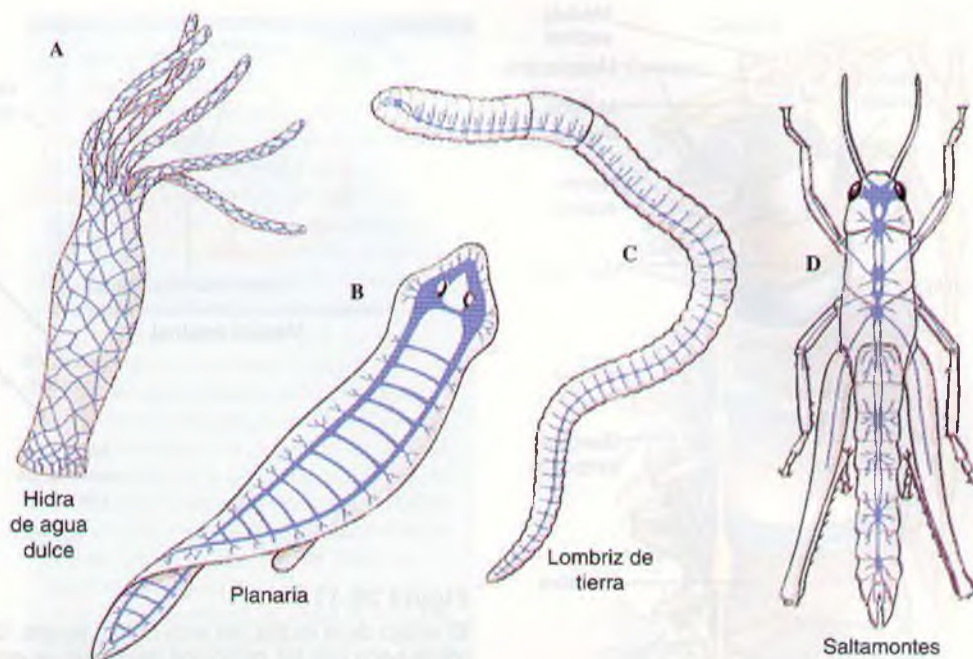


Figura 36-9

Sistemas nerviosos de algunos invertebrados. **A**, Plexo nervioso de los cnidarios, el más simple de los sistemas nerviosos. **B**, El de los platelmintos es el más sencillo de los sistemas nerviosos de tipo lineal, con dos troncos nerviosos intercomunicados por una compleja red nerviosa. **C**, En los anélidos hay un ganglio cerebroideo bilobulado y una cadena nerviosa ventral con ganglios segmentarios. **D**, El sistema nervioso de los artrópodos posee unos grandes ganglios y tiene asociados unos órganos de los sentidos muy desarrollados.

mayoría de las respuestas son generalizadas; sin embargo, algunas de dichas respuestas son sorprendentemente complejas para la simplicidad de un sistema nervioso como éste. Es interesante que este tipo de sistema nervioso también se encuentre en los vertebrados, en forma de plexos locales, por ejemplo, en las paredes intestinales, donde controlan los movimientos generalizados como los peristálticos o los de compartimentación.

El sistema nervioso bilateral se presenta por vez primera entre los platelmintos, y representa un gran incremento de complejidad con respecto al plexo nervioso de los animales radiados. Los platelmintos poseen dos ganglios nerviosos anteriores, de los que parten hacia atrás dos troncos nerviosos principales con ramas laterales hasta las diferentes partes del cuerpo (Figura 36-9B). Este es el auténtico inicio de la diferenciación en un **sistema nervioso periférico** (una red de comunicación que se extiende por todas las partes del cuerpo) y un **sistema nervioso central**, totalmente coordinados. Los invertebrados con un mayor nivel de complejidad poseen un sistema nervioso más centralizado, con dos cor-

dones nerviosos fusionados (aunque aún pueden diferenciarse uno de otro) y una gran cantidad de ganglios. El muy desarrollado sistema nervioso de los anélidos consta de un par de ganglios cerebroideos, una doble cadena nerviosa con ganglios y una serie de neuronas **aférentes** (sensoriales) y **eferentes** (motoras), bien diferenciadas (Figura 36-9C). Los ganglios segmentarios actúan como estaciones repetidoras en las que se coordina la actividad regional.

El modelo estructural básico del sistema nervioso de los moluscos consiste en una serie de tres pares de ganglios bien diferenciados, pero en los cefalópodos (pulpos y calamares) los ganglios se han agrupado para formar unos centros nerviosos de gran complejidad, que como sucede en el pulpo, pueden estar constituidos por más de 160 millones de células. Los órganos de los sentidos también están muy desarrollados. En consecuencia, la complejidad del comportamiento de los cefalópodos supera con creces a la del resto de los invertebrados.

La estructura del sistema nervioso de los artrópodos (Figura 36-9D) es similar a la de los anélidos, aunque los ganglios son

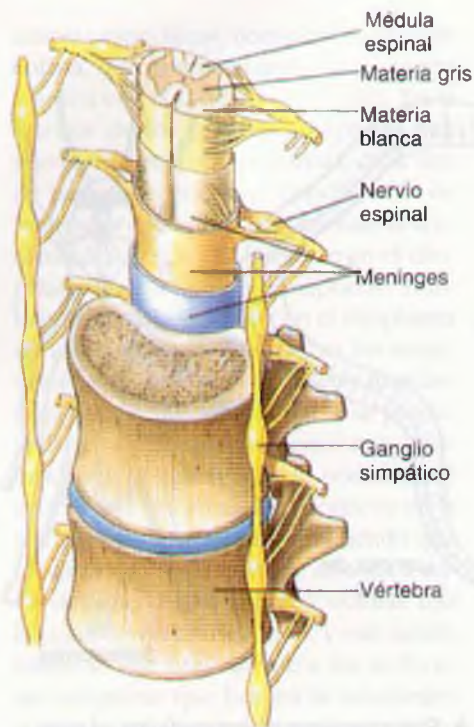


Figura 36-10

Médula espinal y meninges humanas. Dos vértebras muestran la posición de la médula espinal, la salida de los nervios espinales y los nervios simpáticos. La médula está envuelta por tres capas membranosas (meninges), entre las cuales hay un líquido cefalorraquídeo de protección.

más grandes y los órganos de los sentidos están mucho más desarrollados. Su comportamiento social es en muchos casos complejo, en particular entre los insectos himenópteros (abejas, avispas y hormigas), y muchos artrópodos son capaces de realizar una manipulación considerable de su medio. A pesar de la complejidad del comportamiento de los insectos, estos animales son incapaces de aprender una conducta, principalmente a causa del pequeño tamaño de su encéfalo.

VERTEBRADOS: EL PROCESO DE ENCEFALIZACIÓN

La estructura básica del sistema nervioso de los vertebrados es la de un cordón nervioso *dorsal* y hueco que, en su extremo anterior, acaba en una gran masa ganglionar, el encéfalo. Este modelo es muy distinto del de los invertebrados bilaterales, que poseen un cordón nervioso macizo y ventral con respecto al tubo digestivo. La tendencia evolutiva más importante del sistema nervioso de los vertebrados

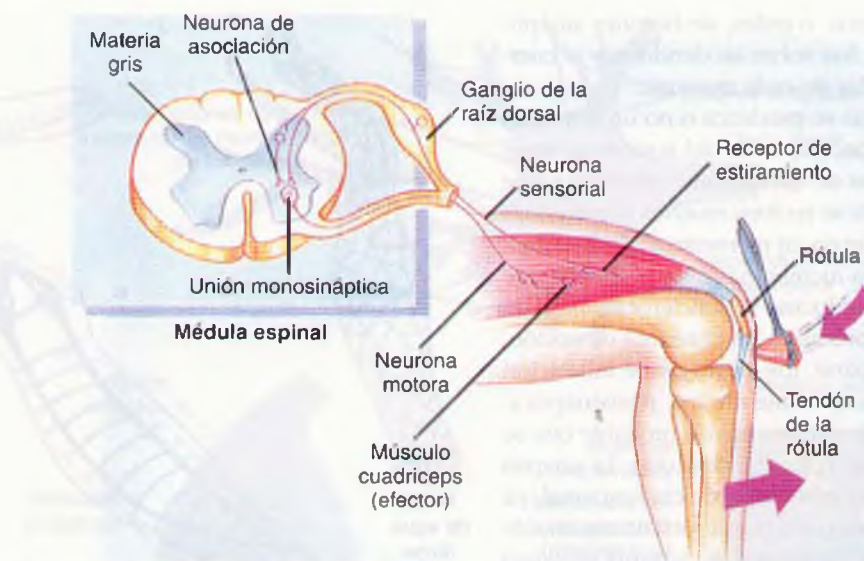


Figura 36-11

El reflejo de la rodilla, un arco reflejo simple. Una presión repentina sobre el ligamento de la rótula hace que los músculos del muslo se estiren. Los impulsos que se generan en los receptores de estiramiento son conducidos por las fibras aferentes (sensoriales) hasta la médula espinal y transmitidos por una interneurona hasta el cuerpo de una neurona eferente (motora). Los impulsos llegan por los axones eferentes hasta los músculos del muslo (efectores) que, al estimularse, se contraen.

es el gran aumento en tamaño, configuración y capacidad funcional del encéfalo, según un proceso denominado **encefalización**. La encefalización en los vertebrados ha permitido la «maduración» de diversas capacidades funcionales, como las respuestas rápidas, la gran capacidad para almacenar información, y el aumento de la complejidad y flexibilidad en el comportamiento. Otra consecuencia de la encefalización es la capacidad para discernir entre el pasado, el presente y, al menos en el hombre, el futuro.

La médula espinal

El sistema nervioso central está constituido por el **encéfalo** y la **médula espinal**. Durante las primeras etapas del desarrollo embrionario, la médula espinal y el encéfalo se originan como un surco neural ectodérmico que, por plegamiento y extensión, da lugar a un tubo neural largo y hueco. El extremo cefálico se ensancha formando las vesículas cerebrales y el resto formará la médula espinal. A diferencia de la cadena nerviosa de los invertebrados, los nervios que salen de la médula espinal (31 pares en el hombre) están diferenciados en raíces dorsales sensoriales y raíces ventrales motoras. Los cuerpos de las neuronas sensoriales están

agrupados formando los ganglios de la raíz dorsal (espinales). Las raíces dorsales (sensoriales) y ventrales (motoras) se unen fuera de la médula, formando un nervio espinal mixto (Figura 36-10).

La médula espinal está encerrada en la columna vertebral y protegida, además, por tres capas de membranas denominadas **meninges** (*G. meninges*, membrana). En una sección transversal de la médula, se pueden diferenciar dos zonas (Figura 36-10). Una interna, de materia gris, que por su forma recuerda las alas de una mariposa y que está constituida por los cuerpos celulares de las neuronas motoras y por las neuronas de asociación (que se describen posteriormente). La zona externa, de materia blanca, contiene los paquetes de axones y dendritas que conectan los diferentes niveles de la médula unos con otros y con el encéfalo.

El arco reflejo

Muchas neuronas trabajan en grupos denominados **arcos reflejos**. En cada arco reflejo tiene que haber al menos dos neuronas, pero normalmente hay más. Los componentes de un arco reflejo típico, como por ejemplo el bien conocido reflejo de la «sacudida de rodilla» (Figura 36-11), son: (1) un **receptor**, un órga-

no sensorial de la piel, músculo u otro órgano; (2) una neurona **aférente**, o sensorial, que transporta el impulso hasta el sistema nervioso central; (3) el **sistema nervioso central**, donde se producen las uniones sinápticas entre las neuronas sensoriales y las de asociación; (4) la neurona **eférente**, o motora, que realiza la conexión sináptica con la neurona de asociación y saca el impulso del sistema nervioso central; y (5) el **efector**, mediante el cual el animal responde a los cambios del ambiente. Algunos ejemplos de efectores son los músculos, glándulas, células ciliadas, nematocistos de los cnidarios, órganos eléctricos de algunos peces o ciertas células pigmentarias denominadas cromatóforos.

Un arco reflejo en su forma más simple tiene solamente dos neuronas: una sensorial (aférente) y una motora (eférente). No obstante, por regla general, hay neuronas de asociación interpuestas (Figura 36-11). Las neuronas de asociación pueden conectar las neuronas aferentes y eferentes del mismo lado de la médula espinal o de lados opuestos; asimismo, también pueden conectar las de diferentes niveles, tanto en el mismo lado como en lados opuestos de la médula espinal. En cualquier acto reflejo intervienen un cierto número de arcos reflejos. Por ejemplo, una única neurona aférente puede estar conectada sinápticamente con varias neuronas eferentes, o bien una sola neurona eferente puede recibir los impulsos de muchas neuronas aferentes.

Un **acto reflejo** es la respuesta a un estímulo transportado por un arco reflejo. Es un acto involuntario ya que no está bajo el control de la voluntad. Muchos de los procesos vitales del cuerpo, como el control de la respiración, el latido del corazón, el diámetro de los vasos sanguíneos o la secreción de las glándulas sudoríparas, son actos reflejos. Algunos actos reflejos son hereditarios e innatos, en tanto que otros son adquiridos por procesos de aprendizaje.

El encéfalo

A diferencia de la médula espinal, cuya estructura se ha modificado poco en el curso de la evolución de los vertebrados, el encéfalo ha cambiado drásticamente. Desde la disposición lineal primitiva del encéfalo de peces y anfibios, hasta llegar

Aunque el gran tamaño relativo de su encéfalo hace al hombre el más inteligente de los animales, está claro que puede actuar sin una gran parte de él y, a pesar de todo, mantener la capacidad de raciocinio. El examen de encéfalos de personas con hidrocefalia (dilatación de la cabeza que se produce por alteraciones de presión, que hacen que los lóbulos encefálicos aumenten su tamaño normal varias veces) demuestran que, aunque muchos de estos pacientes están funcionalmente incapacitados, otros son casi normales. El cráneo de una persona con hidrocefalia está casi lleno de líquido cefalorraquídeo, y la corteza cerebral sólo se mantiene como una fina capa de tejido, de 1 mm de espesor y aplastada contra el cráneo. Un joven con sólo el 5% de su encéfalo consiguió honores de primera clase en matemáticas, en una Universidad británica, y fue socialmente normal. Esta y otras observaciones semejantes muy llamativas, sugieren que hay una enorme redundancia y un gran despilfarro de capacidad funcional en la corteza cerebral. También se puede suponer que las estructuras profundas del encéfalo que se pierden como consecuencia de la hidrocefalia pueden perder su papel funcional, que en ese caso será realizado únicamente por la corteza.

al complejísimo encéfalo de los mamíferos, éste se ha expandido y plegado profundamente (Figura 36-12). El mayor grado de complejidad es el alcanzado en el hombre, cuyo encéfalo está constituido por unos 35 000 millones de neuronas, cada una de las cuales puede recibir impulsos desde varias decenas de miles de sinapsis al mismo tiempo. La razón entre el peso del encéfalo y el de la médula espinal ofrece un buen criterio para evaluar la inteligencia de un animal. En los peces y anfibios, esta razón es aproximadamente de 1:1, mientras que en el hombre es de 55:1; en otras palabras, el encéfalo pesa 55 veces más que la médula espinal. Aunque el encéfalo humano no es el más grande (el de los cachalotes es siete veces más pesado), ni el que tiene más circunvoluciones (el de las marsopas está aún más plegado), es, con mucho, el más desarrollado. Esta «gran maraña de nudos», como el fisiólogo británico Sir Charles Sherrington denominó al encéfalo humano, puede ser tan compleja, que jamás llegará a comprender su propio funcionamiento.

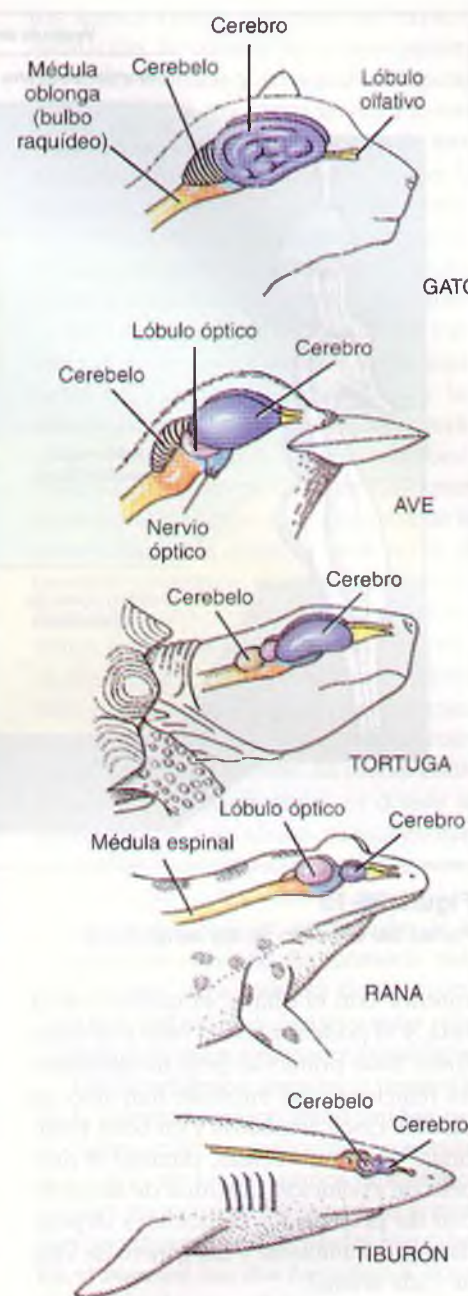


Figura 36-12

Evolución del encéfalo de los vertebrados. Nótese el aumento progresivo del tamaño del cerebro. El cerebelo, que está relacionado con el equilibrio y la coordinación motora, está más desarrollado en los animales en los que el equilibrio y los movimientos tienen que ser más precisos (peces, aves y mamíferos).

El encéfalo de los vertebrados más primitivos, los peces, tiene tres partes principales: un encéfalo anterior, el **pro-encéfalo**; un encéfalo medio, el **mes-encéfalo**; y un encéfalo posterior, el **rom-bencéfalo** (Figura 36-13). Cada una de estas partes está relacionada con uno o más órganos de los sentidos: El encéfalo

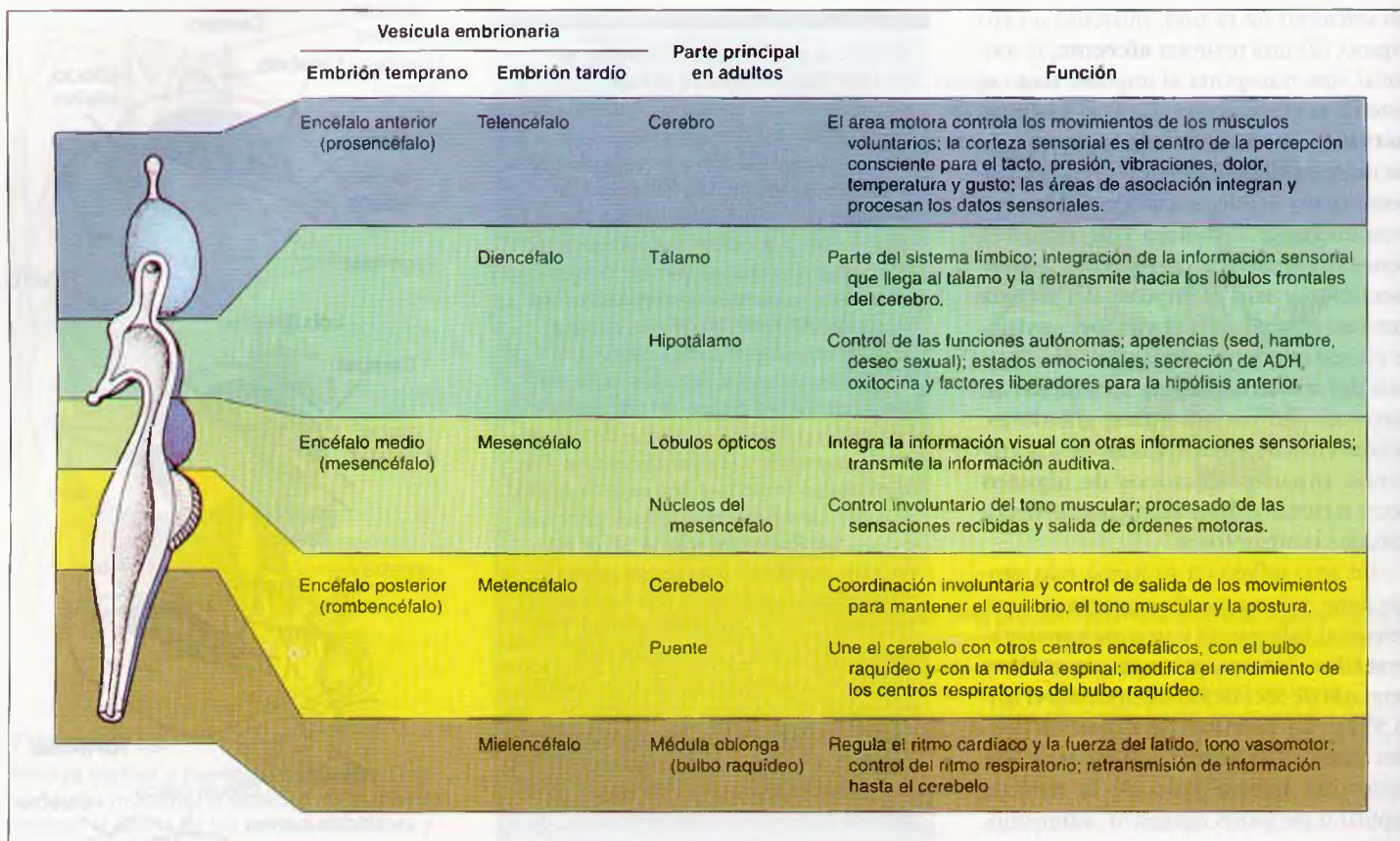


Figura 36-13
Partes del encéfalo de los vertebrados.

anterior con el olfato, el medio con la vista, y el posterior con el oído y el equilibrio. Estas primitivas pero fundamentales relaciones del encéfalo han sido en algunos casos ampliadas y en otros reducidas, o ensombrecidas, durante el proceso de evolución continua de acuerdo con las prioridades sensoriales dependientes del ambiente y del género de vida de cada animal.

Encéfalo posterior o rombencéfalo. La **médula oblonga (bulbo raquídeo)**, la parte más posterior del encéfalo, es en realidad la continuación, de forma cónica, de la médula espinal. El bulbo raquídeo, junto con el encéfalo medio, forma el denominado «tallo cerebral», una zona en la que se controlan numerosas actividades vitales, la mayoría subconscientes, como el latido cardíaco, la respiración, el tono vasomotor o la deglución. El **puente** también forma parte del encéfalo posterior y es un grueso paquete de fibras que transportan los impulsos desde un lado del cerebelo hasta el otro y hasta los principales centros cerebrales.

El **cerebelo**, situado en posición dorsal con respecto al bulbo raquídeo, está relacionado con el equilibrio, la posición y el movimiento (Figura 36-14). Su desarrollo está directamente relacionado con el modo de locomoción del animal, la agilidad para el movimiento de las extremidades y el equilibrio. Por regla general, está poco desarrollado en los anfibios y reptiles, animales relativamente torpes que permanecen muy cerca del suelo, y bien desarrollado en los peces óseos más activos. Alcanza su máximo desarrollo en las aves y los mamíferos, en los que está muy extendido y plegado. Los movimientos no se originan en el cerebelo, pero éste actúa como un centro de control de errores, o servomecanismo, que controla los movimientos iniciados en otro punto, como la corteza motora. Los primates, y en especial el hombre, tienen el cerebelo más complejo de todos los animales, ya que el movimiento de las manos y los dedos puede implicar la contracción y relajación de cientos de músculos simultáneamente.

Encéfalo medio o mesencéfalo. El encéfalo medio está constituido fundamentalmente por los **lóbulo ópticos (tectum)**, donde están situados los **núcleos** que actúan como centros para los reflejos visual y auditivo (en neurofisiología se emplea el término *núcleo* para referirse a un pequeño grupo de cuerpos neuronales en el sistema nervioso central). El encéfalo medio en los vertebrados ha sufrido pocos cambios estructurales durante la evolución, pero su función sí ha cambiado. En peces y anfibios, actúa en el control de los comportamientos más complejos. Estas misiones integradoras fueron asumidas paulatinamente por el encéfalo anterior en los amniotas. En los mamíferos el encéfalo medio ha quedado, fundamentalmente, como un centro en el que se controlan los reflejos de los músculos oculares, y como el lugar de destino y análisis de la información auditiva.

Encéfalo anterior o prosencefalo. Inmediatamente por delante del encéfalo medio se encuentran el **tálamo** y el

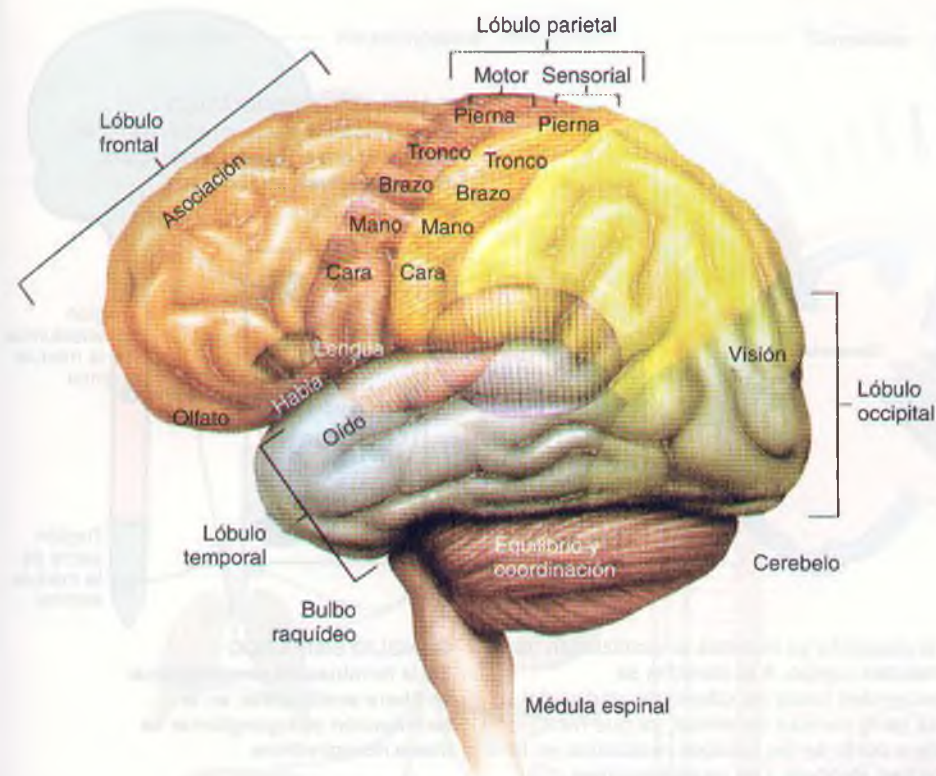


Figura 36-14

Vista externa del encéfalo humano, mostrando los lóbulos del cerebro y la localización de las principales funciones en el cerebro y en el cerebelo.

hipotálamo, las partes más posteriores del encéfalo anterior. El tálamo, que tiene forma oval, es el principal centro de análisis y transmisión de la información sensorial de todo el encéfalo. En el hipotálamo hay varios centros de «economía doméstica» encargados de la regulación de la temperatura corporal, el equilibrio hídrico, el hambre y la sed, funciones todas ellas relacionadas con el mantenimiento de un medio interno constante (homeostasis). Las células neurosecretoras localizadas en el hipotálamo producen varias neurohormonas reguladoras de la hipófisis (descritas en el Capítulo 37). En el hipotálamo también se encuentran los centros para diversas sensaciones tales como el placer, la agresividad y el apetito sexual.

La región anterior del prosencéfalo, el cerebro (Figura 36-14), puede dividirse en dos áreas anatómicas diferentes, el **paleocórtex** y el **neocórtex**. Originalmente relacionado con el olfato, llega a estar bien desarrollado en los peces más evolucionados y en los vertebrados terrestres más primitivos, que dependen fundamentalmente de este sentido. En los

mamíferos, y especialmente en los primates, el paleocórtex es un área profunda denominada rinencéfalo («encéfalo olfativo»), ya que muchas de sus funciones dependen del olfato. Más conocido como **sistema límbico**, el rinencéfalo está relacionado con varios comportamientos característicos de la especie y encaminados a satisfacer necesidades, como la toma del alimento o el sexo.

El neocórtex, aunque es un recién llegado en la evolución de los vertebrados, ensombrece completamente al paleocórtex y ha alcanzado un desarrollo tal que envuelve casi totalmente al prosencéfalo y totalmente al mesencéfalo (Figura 36-14). Casi todas las actividades de integración, de las que primitivamente se encargaba el mesencéfalo, han sido asumidas posteriormente por el neocórtex o corteza cerebral, como normalmente se denomina.

Se han podido localizar las diferentes funciones del cerebro por estimulación directa de cerebros al descubierto, en personas o en animales de experimentación, por examen postmortem en personas que padecían diferentes lesiones o por extirpación quirúrgica de partes concretas en

los mencionados animales de experimentación. La corteza tiene unas pequeñas áreas motoras y sensoriales (Figuras 36-14 y 36-15), así como grandes zonas «silenciosas», denominadas **zonas de asociación**, que están relacionadas con la memoria, el juicio, el raciocinio y otras funciones integradoras. Tales regiones no están conectadas directamente con los órganos sensoriales ni con los músculos.

De este modo, en los mamíferos y en especial en los seres humanos, están separadas las funciones conscientes y las inconscientes. La mente inconsciente, todo el encéfalo menos la corteza cerebral, controla una gran cantidad de funciones vitales que están fuera del control de la parte consciente, como la respiración, la presión sanguínea, el ritmo cardíaco, el hambre, la sed, los equilibrios térmico y salino, los impulsos sexuales y otras emociones básicas (a veces irracionales). También es una compleja glándula endocrina que controla a su subordinado en el cuerpo, el sistema endocrino. La mente consciente, la corteza cerebral, es donde se producen las actividades mentales más complejas (por ejemplo, pensar y razonar), donde se localiza la memoria y donde se produce la integración de la información sensorial. La memoria, más que ser una característica de una zona concreta del encéfalo, parece estar relacionada con todos los niveles encefálicos.

Los hemisferios derecho e izquierdo de la corteza cerebral están unidos por el cuerpo caloso, una conexión nerviosa a través de la cual ambos hemisferios pueden transferirse información y pueden coordinarse las actividades mentales. En el hombre, los dos hemisferios están especializados para funciones completamente diferentes: el hemisferio izquierdo (que es el que controla el lado derecho del cuerpo), para el desarrollo del lenguaje, capacidades matemáticas y aprendizaje, y los procesos de reflexión secuencial; y el hemisferio derecho (que controla el lado izquierdo del cuerpo), para las actividades espaciales, musicales, artísticas, intuitivas y de percepción. Es bien conocido que algunos daños importantes en el hemisferio derecho pueden producir diversos grados de parálisis en el lado izquierdo del cuerpo, pero afectan poco a la inteligencia y al habla. Por el contrario, los daños sobre el hemisferio izquierdo producen, por regla gene-

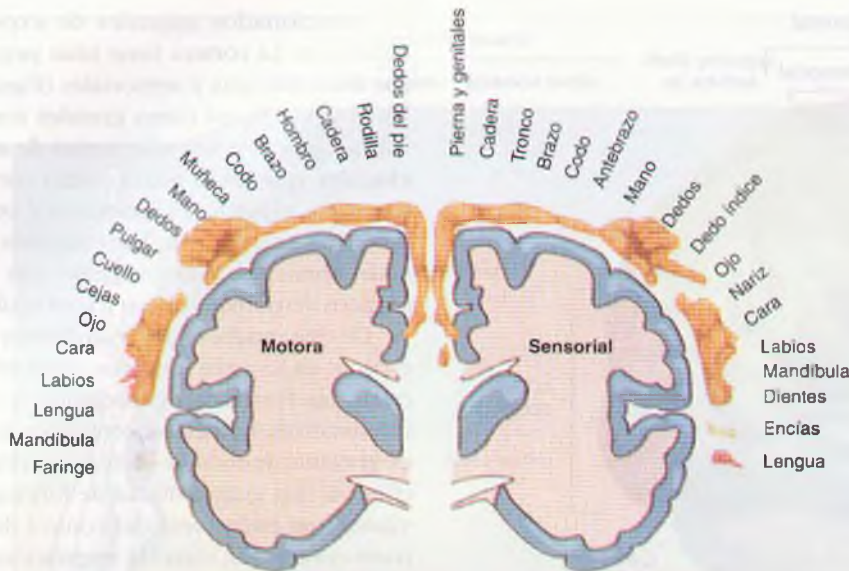


Figura 36-15

Disposición de las cortezas sensorial y motora. A la izquierda se muestra la localización de los centros terminales sensoriales de distintas partes del cuerpo. A la derecha se representa el origen de los tractos motores que descienden hasta las diferentes partes del cuerpo. La corteza motora se encuentra por delante de la corteza sensorial, ya que no pueden superponerse. Este mapa está desarrollado a partir de los trabajos realizados en la década de 1930 por el neurocirujano canadiense Wilder Penfield. Las investigaciones recientes han puesto de manifiesto que la corteza motora no es tan ordenada como este mapa sugiere; en lugar de ello, hay una correspondencia mucho más difusa entre las distintas áreas corticales y la zona del cuerpo correspondiente.

ral, la pérdida del habla y pueden tener efectos desastrosos sobre la inteligencia. Ya que estas diferencias en la simetría y función del encéfalo están ya presentes en el momento del nacimiento, parecen ser innatas, y no el resultado del desarrollo o una consecuencia ambiental, como antes se creía.

Durante mucho tiempo se ha considerado la especialización de los hemisferios como una característica exclusivamente humana, pero recientemente se ha descubierto también en diversas aves canoras, en las que uno de los lados del encéfalo está especializado en producir los trinos.

El sistema nervioso periférico

El sistema nervioso periférico está formado por el tejido nervioso fuera del sistema nervioso central. Está dividido en dos partes funcionales diferentes: La **división aferente**, que lleva la información sensorial hasta el sistema nervioso central, y la división eferente, que transmite los órdenes motores hasta los músculos o glándulas. A su vez, la **división eferente** tiene dos componentes: (1) el **sistema**

nervioso somático, que inerva los músculos esqueléticos, y (2) el **sistema nervioso autónomo**, que inerva la musculatura lisa, el músculo cardíaco y las glándulas.

El sistema nervioso autónomo. El sistema nervioso autónomo es el encargado de gobernar las funciones internas involuntarias del cuerpo que generalmente no afectan a la consciencia, como por ejemplo los movimientos del tubo digestivo y el corazón, la contracción de los músculos lisos de los vasos sanguíneos, la vejiga urinaria, el iris del ojo y otros, así como la secreción de diversas glándulas.

Los nervios autónomos, como los del sistema nervioso somático, salen del encéfalo o de la médula espinal, pero a diferencia de estos últimos, los nervios del sistema nervioso autónomo no están formados por una, sino por dos neuronas motoras. Las correspondientes sinapsis se producen fuera de la médula, pero antes de la llegada al órgano efector. Estas sinapsis externas con respecto a la médula espinal tienen lugar en ganglios. Los nervios que van desde la médula hasta

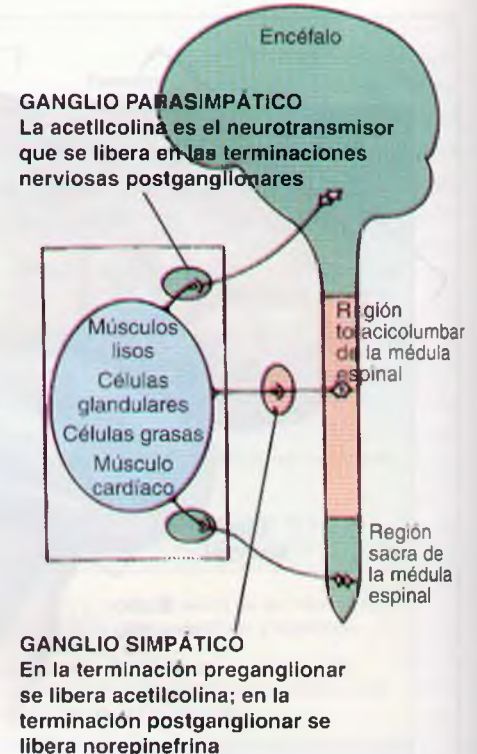


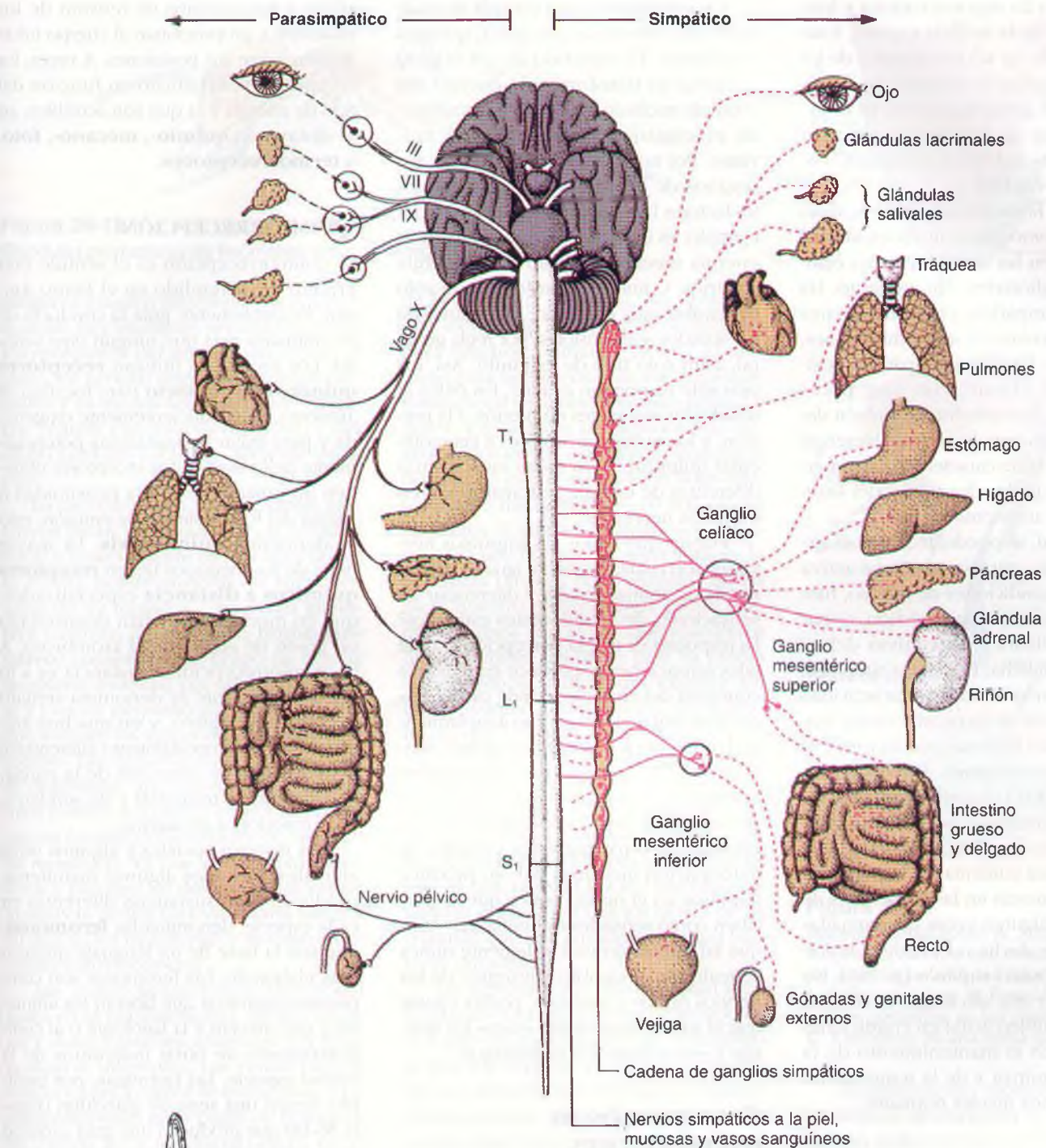
Figura 36-16

Organización general del sistema nervioso autónomo.

los ganglios son los denominados nervios autónomos preganglionares; los que van desde los ganglios hasta los órganos efectores son los llamados nervios postganglionares. Estas relaciones se representan en la Figura 36-16.

El sistema autónomo está subdividido en un sistema **parasimpático** y un sistema **simpático**. La mayoría de los órganos están inervados tanto por fibras simpáticas como parasimpáticas, de acciones antagónicas (Figura 36-17). Si unas aceleran una actividad, las otras la frenan. Sin embargo, ningún tipo de nervio es excitador o inhibidor exclusivamente. Por ejemplo, los nervios parasimpáticos inhiben el latido cardíaco, pero aceleran los movimientos peristálticos intestinales, y los simpáticos aumentan el ritmo cardíaco, pero frenan los movimientos peristálticos.

El sistema parasimpático está formado por neuronas motoras, algunas de las cuales salen del tallo cerebral a través de ciertos nervios craneales, y otras salen de la región sacra (pelviana) de la médula espinal (Figuras 36-16 y 36-17). En el sistema simpático, los cuerpos celulares de todas las fibras preganglionares están



Médula espinal

Ganglio de la raíz dorsal

Ganglio simpático

Cuerpo vertebral

Figura 36-17

Sistema nervioso autónomo del hombre. A la *izquierda*, sistema parasimpático (en *negro*). A la *derecha*, sistema simpático (en *rosa*). Las abreviaturas T₁, L₁ y S₁ junto a la médula espinal, indican las posiciones relativas de la primera vértebra torácica, primera vértebra lumbar y primera vértebra sacra, respectivamente. Los números romanos III, VII y IX se refieren a los nervios craneales tercero (oculomotor), séptimo (facial) y noveno (glossofaríngeo). *Abajo, a la izquierda*, corte transversal de la columna vertebral mostrando la posición de los ganglios simpáticos.

localizados en las regiones torácica y lumbar superior de la médula espinal. Estas fibras salen de las raíces ventrales de los nervios espinales, se separan de ellos y van hasta los ganglios simpáticos (Figura 36-17), que se disponen por pares y forman sendas cadenas a ambos lados de la columna vertebral.

Todas las fibras preganglionares, tanto simpáticas como parasimpáticas, liberan acetilcolina en las sinapsis con las células postganglionares. Sin embargo, las fibras parasimpáticas postganglionares liberan acetilcolina en sus terminaciones, mientras que las fibras simpáticas postganglionares liberan, con muy pocas excepciones, norepinefrina (también denominada noradrenalina). Esta diferencia es otra importante característica que permite diferenciar las dos partes del sistema nervioso autónomo.

En general, se puede decir que el sistema nervioso parasimpático se activa cuando, en condiciones de reposo, funciones como comer, la digestión, orinar y otras actividades vegetativas deben ponerse en marcha. El sistema simpático se activa cuando se realiza una actividad física y cuando se tiene una cierta tensión nerviosa. En estas condiciones el ritmo cardíaco aumenta, los vasos sanguíneos de las vísceras se comprimen, los músculos esqueléticos se dilatan, la actividad del tubo digestivo disminuye y la tasa metabólica aumenta. La importancia de estas respuestas en las situaciones de emergencia (algunas veces denominadas respuestas de «lucha o huye») se describen en el próximo capítulo (p. 760). No obstante, hay que decir que el sistema simpático también actúa en condiciones de reposo, en el mantenimiento de la presión sanguínea y de la temperatura corporal a unos niveles normales.

ÓRGANOS DE LOS SENTIDOS

Los animales necesitan una afluencia constante de información desde el medio para regular sus propias vidas. Los órganos de los sentidos son receptores especializados, con un diseño apropiado para detectar las condiciones y los cambios ambientales. Los órganos de los sentidos de un animal son su primer nivel de percepción del entorno; son los canales de entrada de datos al encéfalo.

Un **estímulo** es una energía de cualquier tipo, eléctrica, mecánica, química o radiante. El cometido de un órgano sensorial es transformar la energía del estímulo recibido en un impulso nervioso, el lenguaje común del sistema nervioso. Por tanto, en sentido estricto, los órganos de los sentidos son auténticos traductores biológicos. Un micrófono, por ejemplo, es un traductor que convierte la energía mecánica (sonido) en energía eléctrica. Como el micrófono, que sólo es sensible para el sonido, los órganos de los sentidos son sensibles, por regla general, a un solo tipo de estímulo. Así, los ojos sólo responden a la luz, los oídos al sonido, los receptores de presión a la presión, y los quimiorreceptores a las moléculas químicas. Pero todas estas formas diferentes de energía se transforman en impulsos nerviosos.

Puesto que todos los impulsos nerviosos son cualitativamente iguales, ¿cómo puede un animal percibir y diferenciar las sensaciones de los diferentes estímulos? La respuesta es que la percepción real de tales sensaciones se produce en regiones concretas del encéfalo, donde cada órgano sensorial tiene su propio acoplamiento. Los impulsos que llegan a un área sensorial concreta del encéfalo sólo pueden interpretarse de una forma. Por esto, al presionarnos un ojo podemos «ver las estrellas» u otros patrones visuales; la deformación mecánica del ojo produce impulsos en el nervio óptico que se perciben como sensaciones luminosas. Aunque tal operación probablemente nunca se realizará, el cambio quirúrgico de los nervios óptico y auditivo, podría causar que el sujeto, literalmente «viera» los truenos y «escuchase» los relámpagos.

CLASIFICACIÓN DE LOS RECEPTORES

Los receptores se han clasificado tradicionalmente en función de su localización. Los próximos a la superficie externa del cuerpo, denominados **exterorreceptores**, mantienen al animal informado de las condiciones de su ambiente externo. Las partes internas del cuerpo están dotadas de sus propios **interorreceptores**, que recogen los estímulos desde los órganos internos. Los músculos, tendones y articulaciones tienen unos **propiorreceptores**, que son sen-

sibles a los cambios de tensión de los músculos y proporcionan al cuerpo información sobre sus posiciones. A veces, los receptores se clasifican en función del tipo de energía a la que son sensibles; así se distinguen **químico**-, **mecano**-, **foto**- o **termorreceptores**.

QUIMIORRECEPCIÓN

La quimiorrecepción es el sentido más primitivo y extendido en el Reino Animal. Probablemente guía la conducta de los animales más que ningún otro sentido. Los protozoos utilizan **receptores químicos de contacto** para localizar el alimento, agua suficientemente oxigenada y para evitar las sustancias potencialmente peligrosas. Estos receptores obtienen información sobre la proximidad o lejanía del foco químico de emisión; esto se denomina **quimiotaxis**. La mayor parte de los metazoos tienen **receptores químicos a distancia** especializados, que en muchos casos han desarrollado un grado de sensibilidad asombroso. A la quimiorrecepción a distancia es a lo que normalmente se denomina sentido del olfato u olfativo, y en muchos animales rige el comportamiento alimentario, la localización y selección de la pareja, la delimitación territorial y de senderos, y las reacciones de alarma.

Los insectos sociales y algunos otros animales, incluidos algunos mamíferos, producen unas sustancias diferentes en cada especie, denominadas **feromonas**, que son la base de un lenguaje químico muy elaborado. Las feromonas son compuestos orgánicos que liberan los animales y que afectan a la fisiología o al comportamiento de otros individuos de la misma especie. Las hormigas, por ejemplo, tienen una serie de glándulas (Figura 36-18) que producen una gran cantidad de señales químicas. Entre ellas hay feromonas liberadoras, como las de alarma o las que utilizan para marcar senderos, y feromonas iniciadoras que actúan sobre los sistemas endocrino y reproductor de los individuos pertenecientes a las distintas castas de las colonias. Los insectos tienen diferentes quimiorreceptores repartidos por la superficie del cuerpo, que son sensibles a las feromonas específicas, así como a otros «olores» inespecíficos.

En todos los vertebrados, así como en los insectos, los sentidos del **gusto** y del

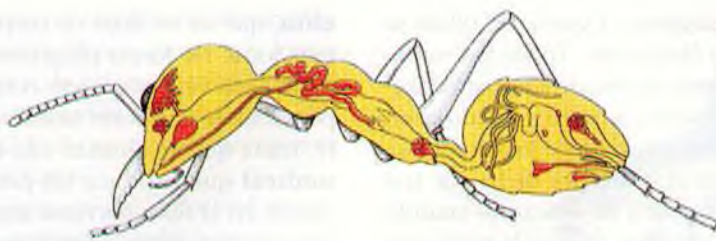


Figura 36-18

Glándulas productoras de feromonas en una hormiga.

olfato se pueden diferenciar fácilmente. Aunque hay bastantes semejanzas entre los receptores del gusto y del olfato, el gusto, en general responde a menos estímulos y es menos sensible que el olfato. Los centros encefálicos del gusto y del olfato también están en diferente posición.

En los vertebrados, los receptores gustativos están localizados en la cavidad bucal y especialmente en la lengua (Figura 36-19), donde «juzan» los alimentos antes de ser tragados. Una **yema gustativa** (también denominadas **botón gustativo**) consiste en un grupo de células receptoras rodeadas por células de soporte y con un pequeño poro apical por el que asoman los ápices de las células sensoriales. Las sustancias químicas que han de degustarse, aparentemente, se unen a unos puntos receptores específicos situados en las microvellosidades de las células receptoras. Ya que los alimentos abrasivos y picantes las desgastan, las yemas gustativas tienen una vida corta (de 5 a 10 días en los mamíferos) y se están renovando constantemente.

Las cuatro sensaciones básicas del gusto en el hombre (ácido, salado, amargo y dulce) pueden atribuirse a yemas gustativas diferentes. Las yemas para lo salado y para lo dulce se encuentran, fundamentalmente, en la punta de la lengua; las yemas para lo amargo están en el fondo de la lengua; y las yemas para lo ácido, a lo largo de los laterales de la lengua. De ellas, las yemas para lo amargo son, con mucho, las más sensibles, ya que actúan como un sistema de aviso precoz contra alimentos potencialmente peligrosos, muchos de los cuales son amargos.

El sentido del olfato es más complejo que el del gusto y, a no ser por algunos trabajos muy recientes, las investigaciones sobre el sentido del olfato están bastante retrasadas respecto a otras áreas

de la fisiología sensorial. No obstante, éste es uno de los sentidos principales para muchos animales, ya que lo emplean para la detección de los alimentos, compañeros sexuales y posibles depredadores, y es uno de los sentidos más desarrollados en los mamíferos. Aunque el hombre no es una especie con buen olfato, puede distinguir casi 10 000 olores diferentes. El olfato humano puede detectar 1/25 000 000 mg de mercaptano, la sustancia olorosa de la mofeta. Ahora bien, nuestro olfato es muy pobre si lo comparamos con el de otros mamíferos que dependen del olfato para su propia supervivencia. Un perro explora un nuevo entorno con su hocico, del mismo modo que nosotros lo hacemos con los ojos. El olfato de los perros es, con toda justicia, célebre: para algunos olores el olfato del perro es por lo menos un millón de veces más sensible que el nuestro. A favor de esta habilidad del perro, está el que tiene el hocico situado próximo al suelo, en el que los olores de las criaturas que han pasado por él son bastante duraderos.

Las terminaciones olfativas están localizadas en un epitelio especial situado en el fondo de la cavidad nasal, y recubierto por una capa de moco (Figura 36-20). En este epitelio hay millones de neuronas receptoras olfativas, cada una de las cuales tiene varias terminaciones ciliares en el extremo libre. Las moléculas olorosas entran por la nariz y se unen a unas proteínas receptoras que hay en estos cilios; esta unión hace que se genere una señal eléctrica, que se desplaza por los axones hasta los lóbulos olfativos del encéfalo. Desde aquí, la información olfativa es enviada a la corteza olfativa, donde el olor es analizado. Entonces, la información viaja a los centros cerebrales superiores, donde afecta las emociones, pensamientos y comportamientos.

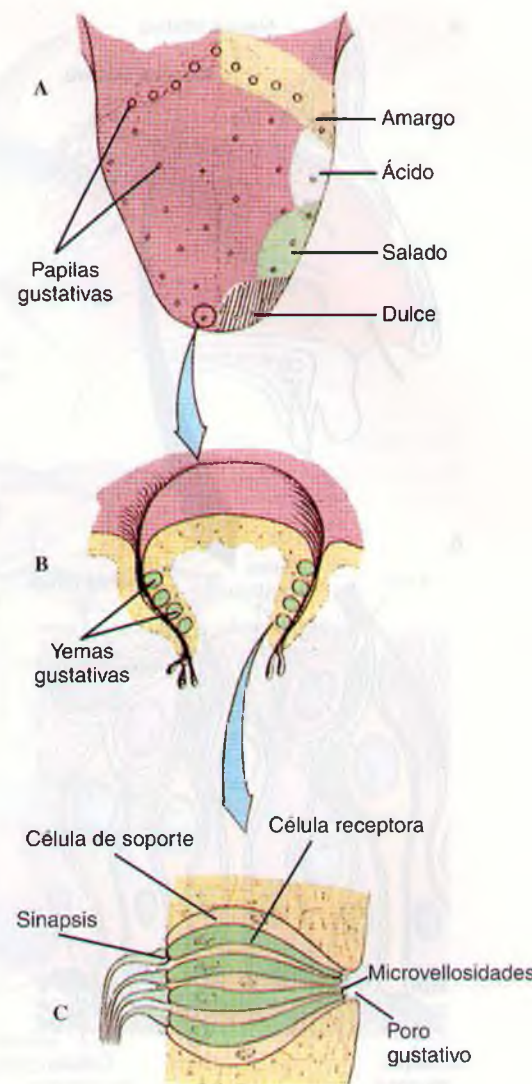


Figura 36-19

Receptores del gusto. **A**, Superficie de la lengua del hombre que muestra las zonas de máxima sensibilidad para los cuatro sabores primarios. **B**, Posición de las yemas gustativas en las papilas. **C**, Estructura de una yema gustativa.

Recientemente, mediante el empleo de técnicas de clonación de genes e hibridación molecular (p. 147), se ha descubierto en los mamíferos (incluido el hombre) una serie bastante numerosa de genes que parecen relacionados con la recepción de los olores. Cada uno de los genes, de los aproximadamente 1000 descubiertos, codifica el receptor para un tipo concreto de olor. Puesto que los mamíferos pueden detectar al menos 10 000 olores diferentes, cada receptor puede responder a varias moléculas olorosas, y cada molécula olorosa puede unirse a varios tipos de receptores, cada uno de los cuales responde a una parte

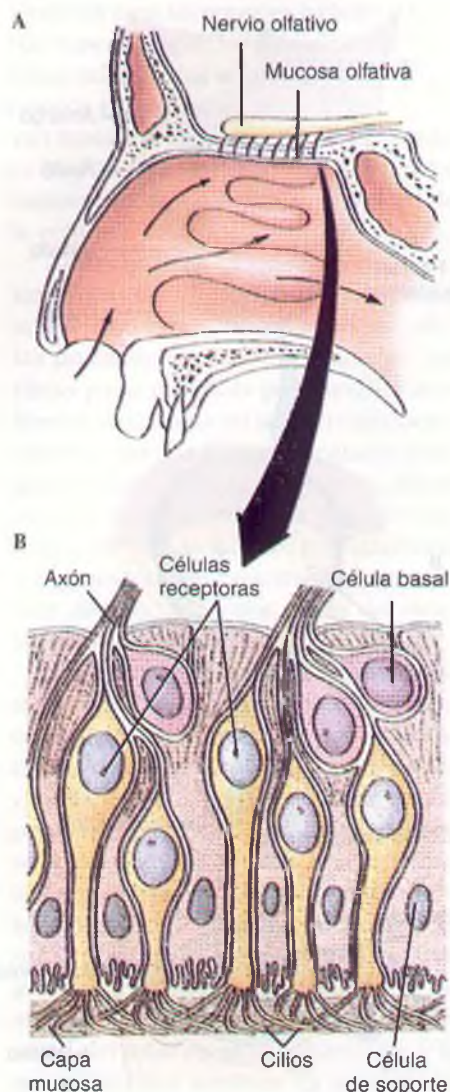


Figura 36-20

Epitelio olfativo humano. **A**, El epitelio olfativo es una masa de tejido situada en el techo de la cavidad nasal. **B**, Este epitelio está formado por células de soporte, basales y células receptoras del olfato dotadas de cilios cuyos extremos libres sobresalen del epitelio.

diferente de la estructura de la molécula. Mediante técnicas de mapeo del cerebro se ha puesto de manifiesto que cada neurona olfativa está en comunicación con un punto concreto de los lóbulos olfativos, lo que ha hecho posible la construcción de un mapa en dos dimensiones, mediante el cual se pueden identificar los receptores que han sido estimulados en la nariz. Proyectada sobre el encéfalo, esta información se reconoce como un olor concreto.

Ya que el sabor de los alimentos depende en gran medida de los olores que llegan hasta el epitelio olfativo a tra-

vés de la garganta, el gusto y el olfato se confunden fácilmente. Todos los «sabores» diferentes, aparte de los cuatro básicos (dulce, ácido, amargo y salado), son en realidad el resultado de los olores que llegan hasta el olfato por dicha vía. Los alimentos pierden su «encanto» cuando estamos resfriados, ya que la nariz está bloqueada para los olores que suben desde la cavidad bucal.

MECANORRECEPCIÓN

Los mecanorreceptores son sensibles a fuerzas cuantitativas como el tacto, presión, estiramiento, sonido, vibraciones y la gravedad, en resumen, responden al movimiento. Los animales precisan de la llegada ininterrumpida de información desde sus mecanorreceptores para poder interactuar con su entorno, alimentarse, mantener su postura habitual, y para andar, nadar o volar.

Tacto y dolor

Los **corpúsculos de Pacini**, mecanorreceptores relativamente grandes de la piel de los mamíferos, que son sensibles al tacto y a la presión, son un buen ejemplo para explicar las propiedades generales de los mecanorreceptores. Por regla general se encuentran en capas profundas de la piel, en el tejido conjuntivo que rodea los músculos y los tendones, y en los mesenterios abdominales. Cada corpúsculo consta de una terminación nerviosa rodeada de una cápsula formada por numerosas capas concéntricas de tejido conjuntivo, que recuerdan a una cebolla (Figura 36-21). Una presión en cualquier punto de la cápsula hace que la terminación nerviosa se deforme, lo que produce un cierto **potencial de recep-**

ción, que es un flujo de corriente eléctrica local. De forma progresiva, un estímulo cada vez más fuerte conduce a un potencial de recepción también más fuerte, hasta que se alcanza una **corriente umbral** que produce un potencial de acción en la fibra nerviosa sensorial. Un estímulo muy intenso puede producir una ráfaga de potenciales de acción. De cualquier modo, si se mantiene la presión, el corpúsculo se ajusta rápidamente a la nueva forma, y deja de responder a dicho estímulo. Esto hay que tomarlo como una **adaptación** (no confundir con el significado evolutivo de este término [Capítulo 9]) y es característica también de otros muchos tipos de receptores táctiles, que están sorprendentemente adaptados para detectar cambios mecánicos repentinos, pero que pronto se ajustan a las nuevas condiciones. Notamos la presión que nos producen los zapatos cuando nos los ponemos por la mañana, aunque a lo largo del día no nos acordamos que los llevamos puestos.

Los invertebrados, especialmente los insectos, poseen receptores táctiles de muchos tipos diferentes. Estos receptores están muy bien dotados de setas (pelos) táctiles, sensibles no sólo al tacto, sino también a las vibraciones. Los receptores táctiles superficiales de los vertebrados están distribuidos por todo el cuerpo, aunque están concentrados en áreas especialmente importantes para la exploración e interpretación de las características del entorno. En la mayoría de los vertebrados, dichas áreas están situadas en el rostro y en el extremo de los miembros. De los más de medio millón de puntos sensoriales táctiles externos del cuerpo humano, la mayoría están situados en los labios, la lengua y en las puntas de los dedos (Figura 36-15). Muchos

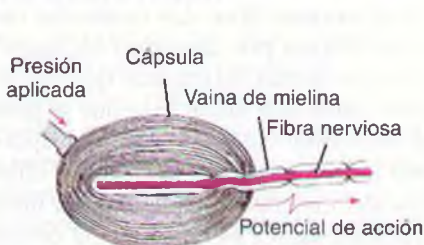
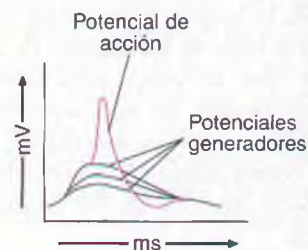


Figura 36-21

Respuesta de un corpúsculo de Pacini al aplicarle una presión. Las presiones cada vez más fuertes, producen potenciales receptores cada vez mayores. Cuando el estímulo alcanza un valor umbral se produce un potencial de acción (de todo o nada) en la fibra nerviosa aferente.



de los receptores táctiles son terminaciones nerviosas libres, pero hay otros muchos tipos de receptores con diferentes formas y tamaños. Cada folículo piloso está dotado de numerosos receptores sensibles al tacto.

Los receptores del dolor son terminaciones nerviosas, relativamente no especializadas, que responden ante diferentes estímulos señalando los daños tisulares, posibles o reales. Aún se desconoce si los receptores del dolor responden directamente a las heridas, o lo hacen indirectamente captando ciertas sustancias, como las histaminas, que son liberadas por las células dañadas.

El dolor es una llamada de aviso del cuerpo ante algún estímulo nocivo o un trastorno interno. Aunque no hay un centro cortical para el dolor, se han localizado unas pequeñas áreas en el tallo cerebral, a las que llegan los mensajes de dolor desde las terminaciones periféricas. Estas áreas tienen dos tipos de pequeños péptidos recientemente descubiertos, denominados endorfinas y encefalinas, que tienen una actividad parecida a la de la morfina o el opio. Cuando se liberan, se unen a unos receptores narcóticos específicos en el cerebro medio. Son los analgésicos naturales del cuerpo.

Al igual que el dolor es una señal de peligro, una sensación placentera es una señal de un estímulo provechoso para el sujeto. El placer depende del estado interno del animal y se considera como una referencia de la homeostasis y de equilibrio fisiológico.

Línea lateral de los peces

La línea lateral es un sistema sensorial táctil a distancia, para detectar vibraciones y corrientes de agua. Las células receptoras, denominadas **neuromastos**, se encuentran dispersas en la superficie del cuerpo de los anfíbios acuáticos y en algunos peces primitivos, pero en muchos peces se encuentran en unos canales que corren por debajo de la epidermis y que abren a la superficie a intervalos regulares (Figura 36-22). Cada neuromasto está constituido por un grupo de células sensoriales ciliadas, incluidas en una masa gelatinosa en forma de cuña conocida como **cúpula**. Estas cúpulas

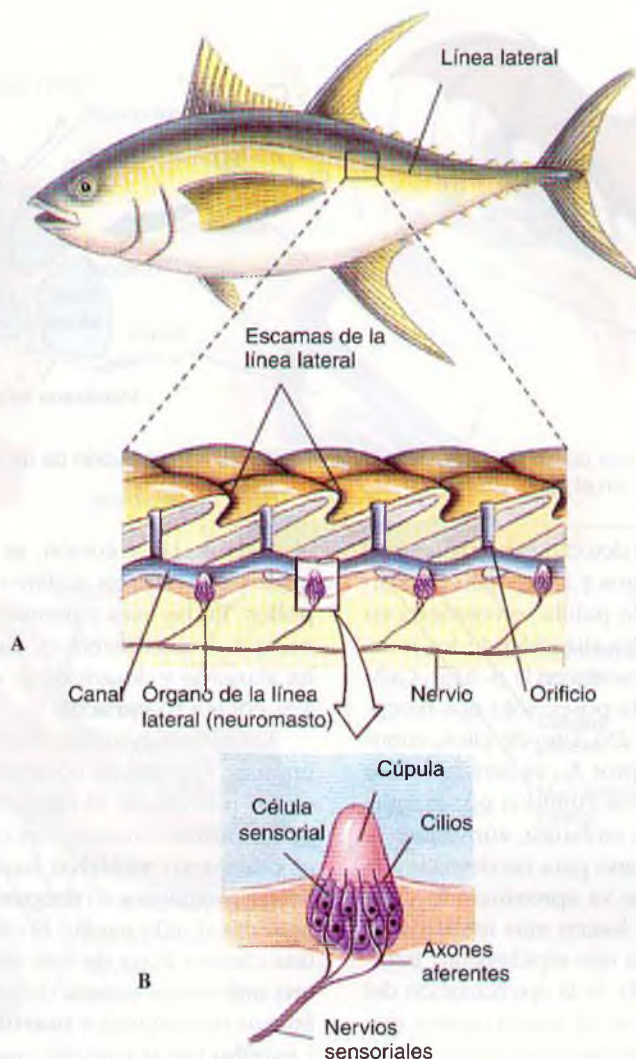


Figura 36-22

A, Línea lateral de un pez óseo con neuromastos externos y cubiertos. **B**, Estructura de un neuromasto (órgano de la línea lateral).

hacen saliente en el centro de los canales de la línea lateral, de forma que se doblan en respuesta a cualquier perturbación del agua sobre la superficie del cuerpo. La línea lateral es uno de los principales sistemas sensoriales de que se sirven los peces en sus movimientos, y en la localización de sus enemigos, sus presas y sus congéneres (p. 512).

Oído

El oído es un sentido especializado en detectar las ondas sonoras del medio circundante. Ya que la emisión y recepción de sonidos son partes integrantes de las vidas de los vertebrados terrestres, podría sorprendernos el descubrir que la mayoría de los invertebrados habitan un

mundo silencioso. Sólo ciertos grupos de artrópodos (los crustáceos, arácnidos e insectos) han desarrollado auténticos órganos auditivos, aunque entre los insectos, únicamente las langostas, cigarras, grillos, saltamontes y la mayoría de las polillas poseen oído, y éste tiene un desarrollo bastante simple: un par de cámaras de aire, cada una de ellas tapada por una membrana timpánica que transmite las vibraciones a las células sensoriales. A pesar de su simplicidad estructural, los oídos de los insectos son asombrosamente útiles para detectar los sonidos emitidos por una posible pareja o por un macho rival.

Son especialmente interesantes los receptores de ultrasonidos de ciertas polillas nocturnas. Han evolucionado espe-

**Figura 36-23**

Forma en la que una polilla utiliza su oído para detectar la aproximación de un murciélago. Ver la explicación en el texto.

cíficamente para detectar la aproximación de los murciélagos y así reducir la posibilidad de que la polilla se convierta en su cena (la ecolocalización de los murciélagos se ha descrito en la p. 615). Cada oído de la polilla posee sólo dos receptores (Figura 36-23). Uno de ellos, conocido como receptor A_1 , es sensible a los gritos ultrasónicos emitidos por el murciélago, que sin embargo, aún estará lo bastante lejos como para no detectar a la polilla. Según se va aproximando y los ultrasonidos se hacen más intensos, el receptor se excita más rápidamente, informando a la polilla de la aproximación del murciélago. Como el insecto posee dos oídos, su sistema nervioso puede determinar la posición del enemigo, al comparar el grado de excitación de cada uno de ellos. La estrategia de la polilla es alejarse volando antes de ser detectada. Pero si el murciélago continúa acercándose, el segundo receptor (A_2), que es sensible a los sonidos de alta intensidad, se excitará. La polilla responde inmediatamente con una maniobra evasiva diferente y, por regla general, hace un fuerte picado hacia los arbustos o hacia el suelo, donde estará a salvo, ya que sus ecos no pueden diferenciarse de los de las cosas que la rodean.

En su evolución, el oído se originó como un órgano del equilibrio, el **laberinto**. En todos los vertebrados mandibulados, desde los peces a los mamíferos, el laberinto tiene una estructura similar, y consta de dos cámaras, denominadas **sáculo** y **utrículo**, y tres **canales semicirculares**. En los peces, la base del sáculo se ha expandido formando una delgada lengüeta (la **lagena**) que, en

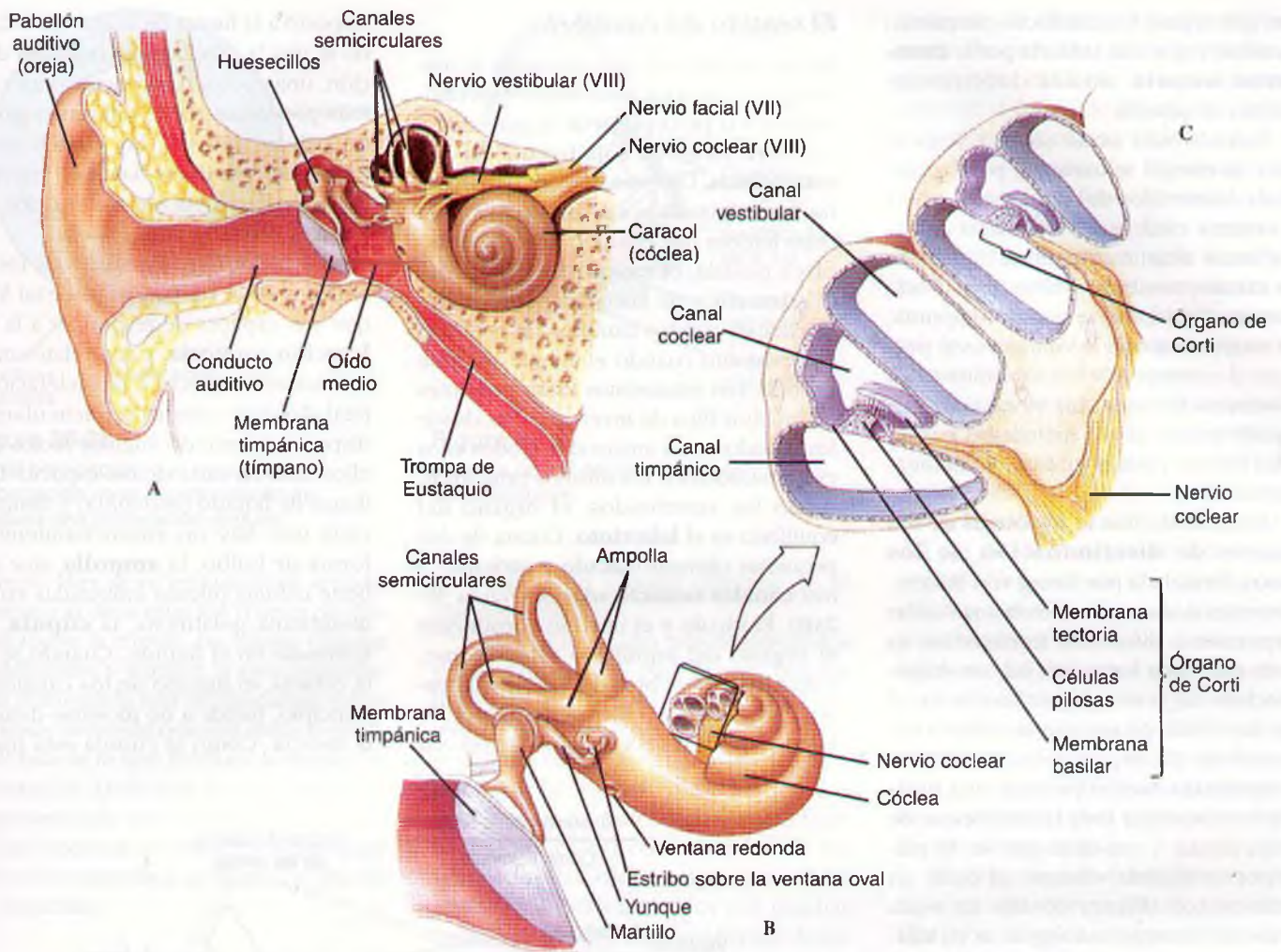
el curso de la evolución, se ha transformado en el receptor auditivo de los tetrápodos. En las aves y mamíferos, la lagena, que originalmente es digitiforme, se ha alargado y desarrollado dando lugar a la **cóclea** (o **caracol**).

El oído del hombre (Figura 36-24) es un buen ejemplo de cómo son los oídos de los mamíferos. El oído externo recoge las ondas sonoras y las conduce por el **conducto auditivo** hasta la **membrana timpánica** (o **timpano**), que está próxima al oído medio. El oído medio es una cámara llena de aire en la que hay una importante cadena de tres pequeños huesos denominados **martillo**, **yunque** y **estribo** por el parecido que tienen con dichos objetos. Estos huesos conducen las ondas sonoras a través del oído medio (Figura 36-24B). Esta cadena de huesecillos está tan organizada, que la fuerza con que las ondas sonoras inciden sobre la membrana timpánica se amplifica hasta 90 veces en el punto en el que el estribo contacta con la **ventana oval** del oído interno. Los músculos que unen los huesecillos de oído medio se contraen cuando se reciben sonidos muy fuertes, protegiendo de este modo al oído interno. El oído medio está conectado con la faringe por medio de la **trompa de Eustaquio**, que permite que la presión del aire en ambos lados de la membrana timpánica sea la misma.

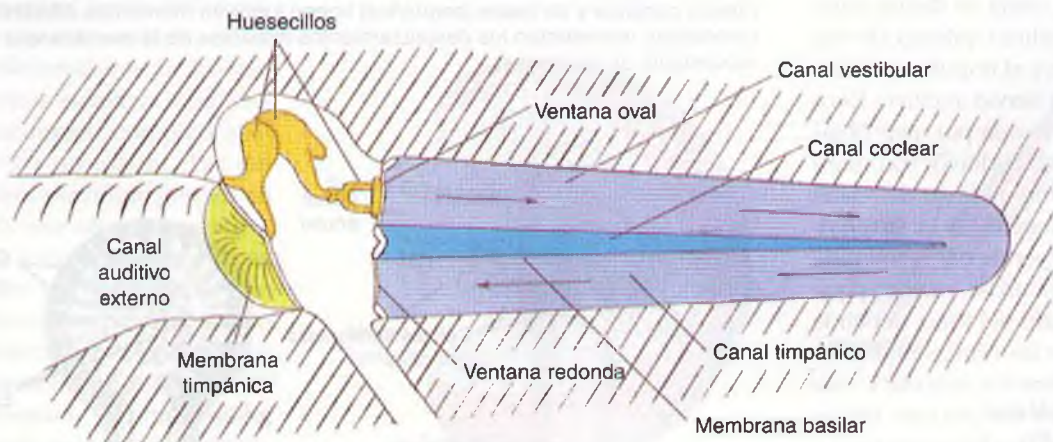
En el oído interno está el órgano auditivo, la **cóclea** (G. *coclea*, concha de caracol), o **caracol**, que en los mamíferos se enrolla y en el hombre da dos vueltas y media (Figura 36-24B). La cóclea está dividida longitudinalmente en tres canales tubulares que corren paralelos entre

El origen de los tres huesecillos del oído medio de los mamíferos (martillo, yunque y estribo) es una de las más extraordinarias y bien documentadas transformaciones evolutivas de los vertebrados. Los anfibios, reptiles y aves tienen un único huesecillo, con forma de bastón, en el oído, el estribo (también denominado columela), que se originó como un soporte mandibular (el **hiomandibular**), como se puede ver en los peces (Figura 26-16, p. 500). Al evolucionar los primeros tetrápodos, los huesos cefálicos se fueron fusionando unos a otros para formar un cráneo, y el **hiomandibular** dejó de ser necesario como soporte de la mandíbula, y se transformó en el estribo. De manera similar, los otros dos huesecillos del oído medio de los mamíferos, el martillo y el yunque, se originaron a partir de fragmentos de la mandíbula de los primeros vertebrados. El hueso cuadrado de la mandíbula superior de los reptiles se transformó en el yunque, y el hueso articular de la mandíbula inferior se transformó en el martillo. La homología de estos huesos mandibulares de los reptiles y los huesos del oído de los mamíferos está bien documentada tanto en el registro fósil como en el desarrollo embrionario de los mamíferos.

sí. Sus relaciones son las que se muestran en la Figura 36-25, en la que la cóclea se representa estirada. Los canales se van estrechando progresivamente desde la base al ápice de la cóclea. Uno de estos canales se denomina **canal vestibular**, y su base está cerrada por la ventana oval. El **canal timpánico**, que en el ápice está conectado con el canal vestibular, tiene su base cerrada por la **ventana redonda**. Entre estos dos canales se encuentra el **canal coclear**, que contiene el **órgano de Corti**, el auténtico órgano sensorial. Dentro del órgano de Corti hay pequeñas filas de células «pilas», que corren longitudinalmente desde la base hasta el ápice de la cóclea (Figura 36-24C). En el oído humano hay por lo menos 24 000 de estas células pilosas. Los 80-100 «pelos» de cada una de estas células son en realidad microvellosidades y un único cilio, que se extienden hacia la endolinfa del canal coclear. Cada célula está conectada con las neuronas del nervio auditivo. Las células pilosas descansan sobre una **membrana basi-**

**Figura 36-24**

Oído humano. **A**, Sección longitudinal mostrando los oídos externo, medio e interno. **B**, Ampliación de los oídos medio e interno. La cóclea del oído interno se representa seccionada para mostrar la disposición de sus canales internos. **C**, Sección transversal ampliada de la cóclea, mostrando el órgano de Corti.

**Figura 36-25**

El oído de un mamífero tal como aparecería con la cóclea estirada. Las ondas sonoras que se transmiten hasta la ventana oval producen unas vibraciones que se desplazan por la membrana basilar. Las vibraciones de alta frecuencia producen una resonancia de la membrana en el extremo más cercano a la ventana oval, antes de extinguirse; los tonos de baja frecuencia llegan más lejos por la membrana basilar.

lar, que separa los conductos timpánico y coclear y que está cubierta por la **membrana tectoria**, situada directamente encima de aquella.

Cuando una onda sonora llega al oído, su energía se transmite por la cadena de huesecillos del oído medio hasta la ventana oval, que oscila hacia delante y hacia atrás, moviendo el líquido de los canales vestibular y timpánico. Dado que este líquido no se puede comprimir, un movimiento de la ventana oval produce el correspondiente movimiento en la ventana redonda. Las vibraciones del líquido hacen que la membrana basilar y las células pilosas vibren simultáneamente.

De acuerdo con la **hipótesis de los lugares de discriminación de los tonos**, formulada por Georg von Békésy, diferentes zonas de la membrana basilar responden a diferentes frecuencias; es decir, para cada frecuencia hay un «lugar» concreto de la membrana basilar en el que las células pilosas son sensibles a esa frecuencia. El desplazamiento inicial de la membrana basilar provoca una onda que se mueve por toda la membrana, de forma similar a una onda que se desplaza por un cuerda vibrante al darle un tirón brusco (Figura 36-26). La onda aumenta su amplitud según se va desplazando desde la ventana oval hacia el ápice de la cóclea, alcanzando el máximo en el punto de la membrana basilar en el que la frecuencia de vibración de la membrana es igual que la frecuencia del sonido. En este punto, la membrana vibra con tal facilidad que la energía del movimiento de la onda se disipa completamente. Las células pilosas de ese punto se estimulan y el impulso se transmite a las fibras del nervio auditivo. Estos impulsos, que se mueven por unas fibras concretas del nervio auditivo, son interpretados en el centro auditivo del encéfalo como tonos concretos. La **intensidad** de un tono depende del número de células pilosas estimuladas, mientras que el **timbre**, o cualidad del tono, depende de la forma en que las células pilosas se estimulan por la vibración simpática. Esta última característica nos permite distinguir entre las voces de diferentes personas y los sonidos de los distintos instrumentos musicales, aunque las notas, en cada caso, puedan tener el mismo tono e intensidad.

El sentido del equilibrio

En los invertebrados, es frecuente la presencia de órganos sensoriales especializados en la percepción de la gravedad y las vibraciones de baja frecuencia: los **estatocistos**. Un estatocisto es un pequeño saco tapizado por células ciliadas, en cuyo interior hay una pequeña masa calcárea pesada, el **estatolito** (Figura 36-27). Los cilios de las células sensoriales se excitan con los cambios de posición del estatolito cuando el animal varía de postura. Los estatocistos están presentes en muchos filos de invertebrados, desde los radiados a los artrópodos. Todos ellos están basados en los mismos principios.

En los vertebrados, el órgano del equilibrio es el **laberinto**. Consta de dos pequeñas cámaras (**sáculo** y **utrículo**) y tres **canales semicirculares** (Figura 36-24B). El sáculo y el utrículo constituyen el órgano del equilibrio estático que, como los estatocistos de los invertebrados, proporciona información acerca de la posición de la cabeza o del cuerpo con

respecto a la fuerza de la gravedad. Cuando se gira la cabeza hacia cualquier dirección, unas pequeñas concreciones calcáreas presionan sobre diferentes grupos de células pilosas, las cuales envían impulsos nerviosos hasta el encéfalo, donde se interpreta esta información relativa a la posición de la cabeza.

Los canales semicirculares de los vertebrados están estructurados de tal forma que son capaces de responder a la **aceleración rotatoria**, y son relativamente insensibles respecto a la aceleración lineal. Los tres canales semicirculares se disponen formando ángulos rectos entre ellos, uno en cada eje del espacio. Están llenos de líquido (endolinfa) y dentro de cada uno hay un ensanchamiento en forma de bulbo, la **ampolla**, que contiene células pilosas embutidas en una membrana gelatinosa, la **cúpula**, que sobresale en el líquido. Cuando se gira la cabeza, el líquido de los canales, en principio, tiende a no moverse debido a la inercia. Como la cúpula está fija, su

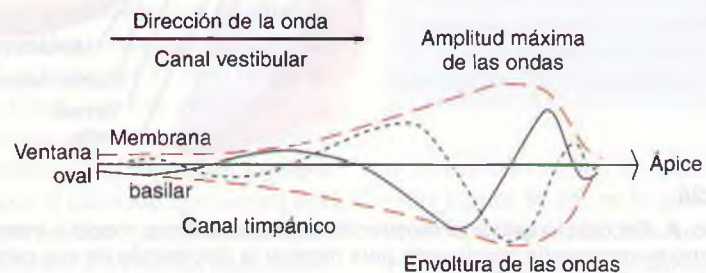


Figura 36-26

Movimiento de las ondas a lo largo de la membrana basilar. La ventana oval se ha representado a la izquierda y el ápice coclear a la derecha. Las dos formaciones de ondas (líneas *continuas* y de *trazos pequeños*) tienen lugar en momentos diferentes. Las curvas coloreadas representan los desplazamientos máximos de la membrana a causa del movimiento de las ondas.

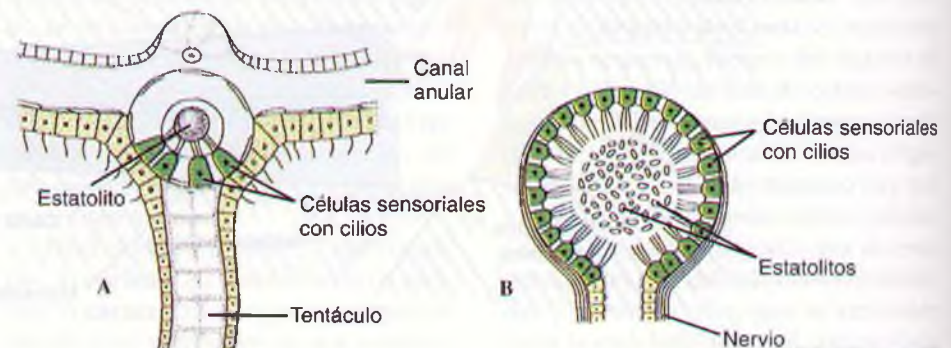
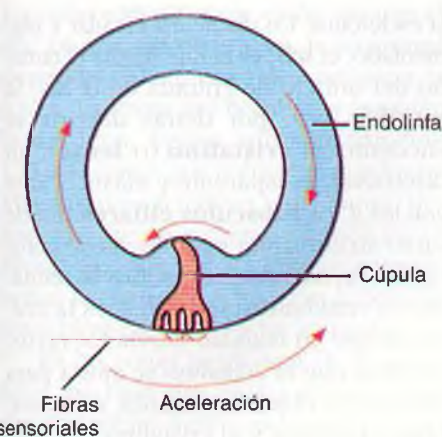


Figura 36-27

Tipos de estatocistos, los órganos del equilibrio de los invertebrados. **A**, Estatocisto de la hidromedusa *Obelia*. **B**, Estatocisto del molusco bivalvo *Pecten*.

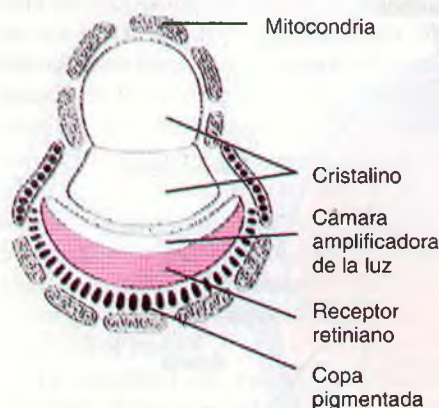
**Figura 36-28**

Canal semicircular que muestra la deformación de la cúpula cuando se produce una aceleración angular.

extremo libre se ve empujado en sentido contrario al de la rotación (Figura 36-28). Al doblarse la cúpula, las células ciliadas se deforman y excitan, y esta estimulación aumenta la tasa de descargas sobre las fibras nerviosas que van hasta el encéfalo. Esto es lo que produce la sensación de rotación. Dado que los tres canales se disponen cada uno en un plano diferente, una aceleración angular en cualquier dirección estimulará, al menos, a una de las ampollas.

FOTORRECEPCIÓN: LA VISTA

Los receptores sensibles a la luz se denominan **fotorreceptores**. Hay una gran variedad de receptores de este tipo, desde células simples sensibles a la luz que se distribuyen al azar por toda la superficie del cuerpo (dermis fotosensibles), hasta los ojos camerulares, extraordinariamente desarrollados, de los vertebrados. Manchas oculares con una organización sumamente compleja aparecen ya entre los protozoos. Las del dinoflagelado *Nematodinium* poseen un cristalino (lente), una cámara amplificadora de la luz y una capa pigmentaria fotosensible, todo ello desarrollado en un organismo de una única célula (Figura 36-29). Los fotorreceptores dérmicos de muchos invertebrados son mucho más sencillos y bastante menos sensibles que otros tipos de receptores ópticos, pero son muy importantes para la orientación durante el movimiento, la distribución de los pigmentos en los cromatóforos, el ajuste del ciclo reproductor

**Figura 36-29**

Mancha ocular del dinoflagelado *Nematodinium*.

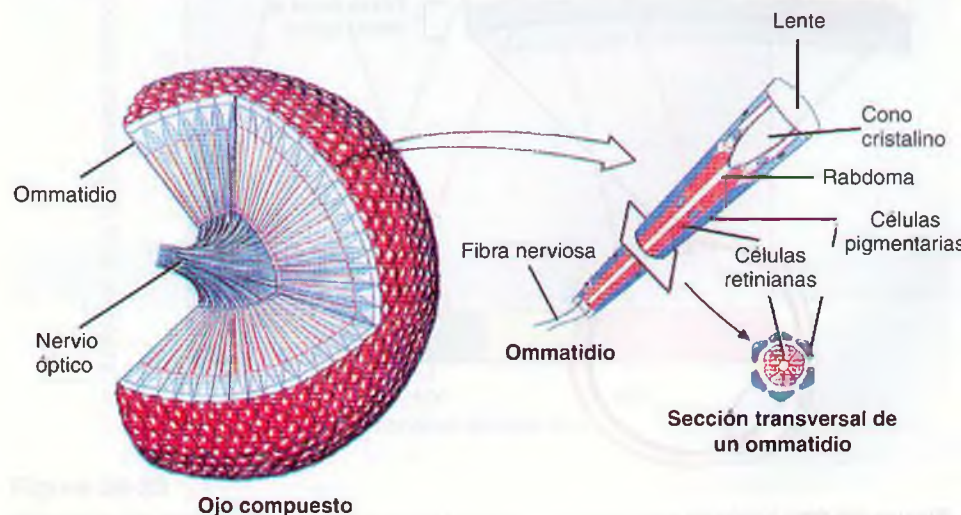
al fotoperíodo y otros cambios en el comportamiento.

Otros ojos, mucho más desarrollados y más capacitados para formar buenas imágenes, pueden ser de dos tipos diferentes: con una única lente, como ocurre en los ojos «en cámara» de los moluscos cefalópodos y en los de los vertebrados, u ojos con numerosas facetas (compuestos) como son los de los artrópodos. Los **ojos compuestos** de los artrópodos están formados por muchas unidades visuales independientes denominadas **ommatidios** (Figura 36-30). El ojo de una abeja contiene aproximadamente 15 000 de estas unidades, cada una de las cuales «ve», por separado, un estrecho sector del campo visual. Unos ojos como éstos, forman un mosaico de

imágenes de diferentes luminosidades, a partir de cada una de las unidades. La resolución, es decir, la capacidad para apreciar la forma de los objetos, es bastante pobre en comparación con la de los ojos de los vertebrados. Por ejemplo, una mosca de la fruta tiene que estar a menos de 3 cm de otra para poder verla como algo diferente a una simple mancha. A pesar de todo, los ojos compuestos son muy apropiados para apreciar el movimiento, como sabe cualquiera que haya intentado aplastar una mosca.

Los ojos de algunos anélidos y moluscos, y los de todos los vertebrados, son similares a una cámara fotográfica, o mejor dicho, el diseño de las cámaras fotográficas está basado en la estructura del ojo de los vertebrados. Este tipo de ojo está formado por una cámara opaca a la luz con un sistema de lentes en su parte frontal, gracias a las cuales pueden enfocarse las imágenes sobre la superficie fotosensible, la retina, que está en el fondo del ojo (Figura 36-31). Dado que los ojos y las cámaras fotográficas se basan en las mismas leyes ópticas, podemos usar lentes para corregir los defectos de nuestros ojos.

El globo ocular consta de tres capas: (1) una capa externa blanca, la **esclerótica**, que es rígida y proporciona soporte y protección; (2) la capa media, o **coroides**, que contiene los vasos sanguíneos para la alimentación; y (3) la capa sensible a la luz, la **retina** (Figura 36-31). La **córnea** es una diferenciación transparente de la parte más anterior de

**Figura 36-30**

Ojo compuesto de un insecto. A la derecha se representa un ommatidio aumentado.

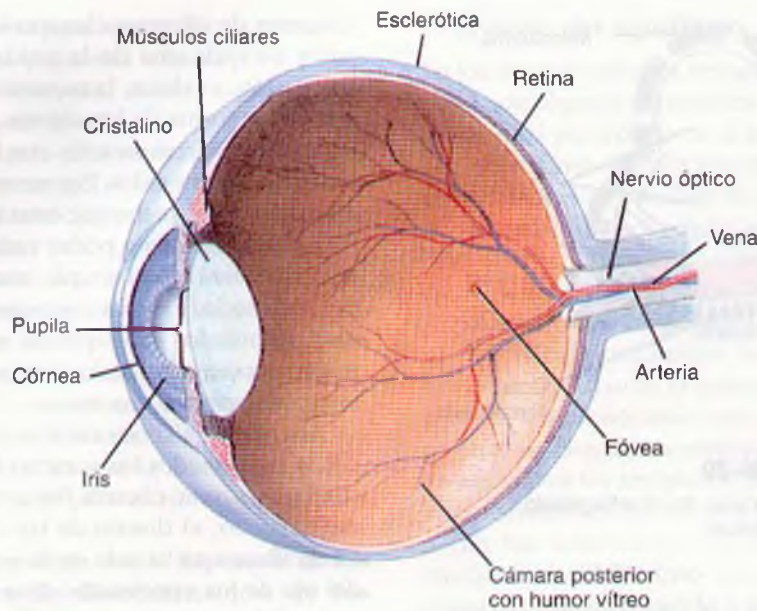


Figura 36-31
Estructura del ojo humano.

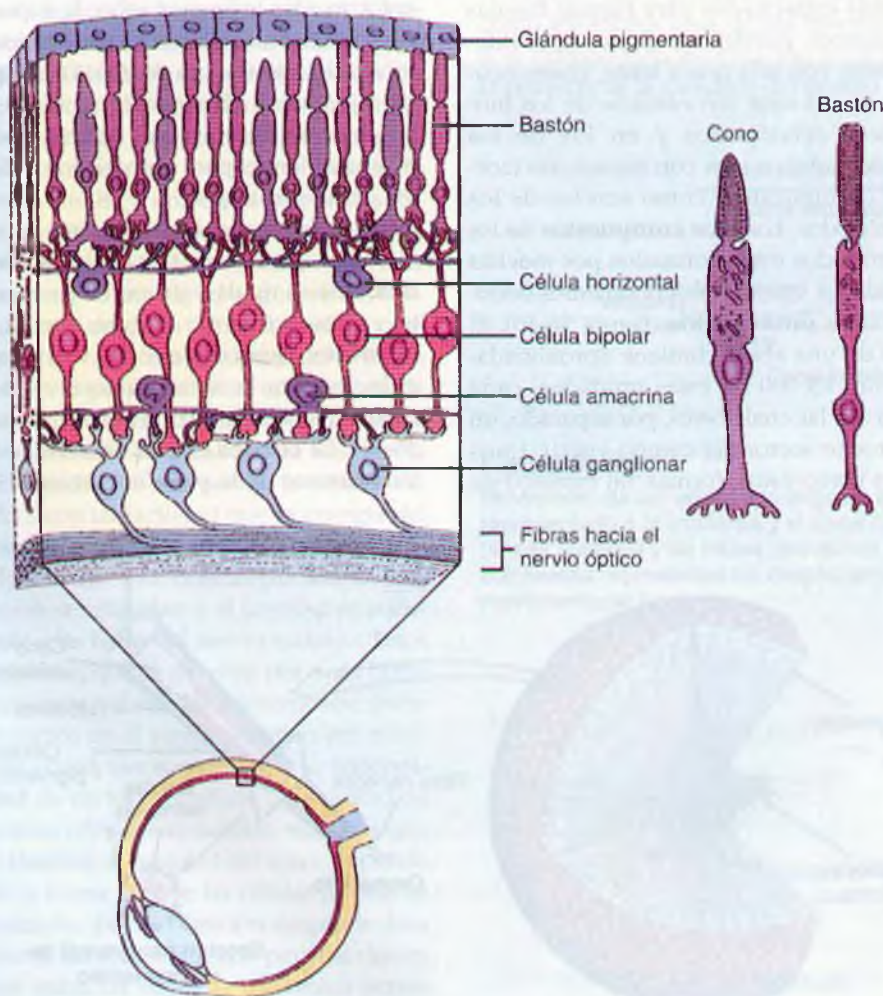


Figura 36-32
Estructura de la retina de un primate que muestra la organización de las neuronas intermedias que conectan las células receptoras con las células ganglionares del nervio óptico.

la esclerótica. Un diafragma circular y pigmentado, el **iris**, es el que regula el tamaño del orificio de entrada de la luz, la **pupila**. Justo por detrás del iris se encuentra el **cristalino** (o **lente**), un disco oval transparente y elástico, que gracias a los **músculos ciliares** puede variar su curvatura para desviar y enfocar los rayos luminosos sobre la retina. En los vertebrados terrestres, es la córnea la que en realidad desvía los rayos, mientras que el cristalino se ajusta para enfocar los objetos próximos y lejanos. Entre la córnea y el cristalino hay una **cámara exterior** llena de **humor acuoso**; entre el cristalino y la retina se encuentra la **cámara interna**, mucho mayor y llena de un **humor vítreo** viscoso.

La retina está formada por varias capas de células (Figura 36-32). La más externa y próxima a la esclerótica está constituida por células pigmentarias. A continuación se encuentra la capa de fotorreceptores, los **conos** y **bastones**. En cada ojo humano hay, aproximadamente, unos 125 millones de bastones y un millón de conos. Los conos están relacionados principalmente con la visión en color bajo condiciones de alta luminosidad, y los bastones con la visión sin color o crepuscular. A continuación hay una red de **neuronas intermedias** (bipolares, horizontales y células amacrinas) que procesan y envían la información visual desde los receptores a las **células ganglionares**, cuyos axones forman el nervio óptico. Este entramado permite la reunión de la información procedente de los receptores, en especial de los bastones. La información procedente de varios cientos de bastones puede converger en una única célula ganglionar, lo que representa una adaptación que aumenta enormemente la efectividad de los bastones en condiciones de poca luz. Los conos muestran una convergencia mucho menor. Mediante la coordinación de la actividad de las distintas células ganglionares y el ajuste de la sensibilidad de las células bipolares, horizontales y amacrinas, se mejora el contraste total y la calidad de la imagen.

La **fóvea central**, la región de visión más aguda, está situada en el centro de la retina, en línea recta con el centro del cristalino y la córnea. Sólo tiene conos, lo que representa una especialización en

los vertebrados para la visión durante el día. La agudeza de la vista de un animal depende del número de conos en la fovea. La fovea del hombre, y también la del león, tienen aproximadamente 150 000 conos por milímetro cuadrado. Muchas aves acuáticas y de campo tienen más de un millón de conos en su fovea. Sus ojos son tan buenos como lo serían los nuestros si tuvieran acoplados unos binoculares de ocho aumentos.

En las zonas periféricas de la retina sólo hay bastones, que son receptores muy sensibles ante condiciones de luz débil. Durante la noche, la fovea, formada sólo por conos, es prácticamente inútil y nos volvemos funcionalmente ciegos para la visión en color («de noche todos los gatos son pardos»). Bajo estas condiciones de luz nocturna, el punto de mayor agudeza visual no está en la fovea, sino en los bordes de la retina. Por esto, durante la noche y con la luz de las estrellas, vemos mejor mirando de reojo.

Una de las maravillas del ojo de los vertebrados es su capacidad para reducir la enorme gama de intensidades lumínicas que le llegan a otra gama más estrecha que puede ser conducida por las fibras del nervio óptico. La intensidad de la luz del Sol al mediodía es más de 10 000 millones de veces superior a la de las estrellas durante la noche. Los bastones se saturan rápidamente con la luz de alta intensidad, pero no los conos; éstos cambian su gama de operación según varía la intensidad de la luz ambiental, y este cambio es tan acusado que se pueden percibir unas imágenes bastante nítidas bajo condiciones de luminosidad muy diferentes. Esto se logra mediante complejas interacciones entre la red de neuronas que hay entre los conos y las células ganglionares que generan la producción de retinal para el encéfalo.

Química de la visión

Los bastones contienen un pigmento fotosensible conocido como **rodopsina**. Cada molécula de rodopsina posee una gran proteína, la **opsina**, que actúa como enzima, y una pequeña molécula carotenóide, el **retinal**, un derivado de la vitamina A. Cuando la luz incide sobre un bastón y es absorbida por la molé-

cula de rodopsina, el retinal se isomeriza, es decir, su molécula cambia de forma. Esto hace que la actividad enzimática de la opsina se dispare, poniéndose en movimiento una secuencia de varios procesos bioquímicos. Esta compleja secuencia, cuyos detalles se han conocido recientemente (Stryer, 1987), produce una «cascada sensorial» que amplifica mucho la energía de un fotón hasta que se produce un impulso nervioso en el bastón.

La cantidad de rodopsina intacta depende de la intensidad de la luz que alcance el ojo. Los ojos adaptados a la oscuridad tienen mucha rodopsina y son muy sensibles a la luz débil. Por el contrario, en los ojos adaptados a la luz intensa, la mayoría de la rodopsina está disociada en retinal y en opsina. Un ojo adaptado a la luz intensa necesita, aproximadamente, media hora para acomodarse a la oscuridad, mientras el nivel de rodopsina se incrementa.

La composición de los pigmentos de los conos aún no se conoce completamente, pero se cree que es similar a la de la rodopsina: retinal combinado con una proteína especial, **opsina de los conos**. La función de los conos es percibir el color y para su estimulación requieren de 50 a 100 veces más luz que los bastones. En consecuencia, la visión nocturna es realizada casi totalmente por los bastones. A diferencia del hombre,

que posee tanto visión diurna como nocturna, algunos vertebrados están especializados para una u otra. Animales estrictamente nocturnos, como los murciélagos o los búhos, tienen retinas formadas exclusivamente por bastones. Formas diurnas, como la ardilla gris común y algunas aves, sólo tienen conos y son, por supuesto, prácticamente ciegas durante la noche.

Visión en color

En 1802 el médico y físico inglés Thomas Young supuso que la visión en color dependía de la excitación relativa de tres tipos de fotorreceptores: unos para el rojo, otros para el verde y otros para el azul. Tuvieron que pasar muchos años para que, en la década de 1960, la hipótesis de Young fuese demostrada por los trabajos de varios grupos de investigadores. Los conos para el azul absorben más luz a 430 nm, los conos para el verde a 540 nm y los conos para el rojo a 575 nm (Figura 36-33). Los colores se perciben por el distinto grado de excitación de los tres tipos diferentes de conos. Por ejemplo, una luz con una longitud de onda de 530 nm excitaría al 95 % de los conos para el verde, al 70 % de los conos para el rojo y no excitaría en absoluto a los conos para el azul. La comparación se realiza tanto en los circuitos nerviosos de la retina, como en el

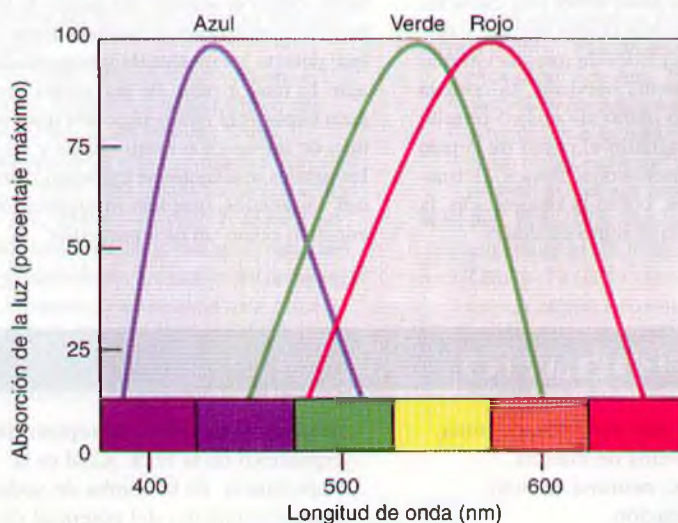


Figura 36-33

Absorción del espectro de la luz por el ojo humano. Los tres tipos de conos tienen una absorción máxima a longitudes de onda de 430 nm (conos para el azul), 540 nm (conos para el verde) y a 575 nm (conos para el rojo).

área visual de la corteza cerebral; el cerebro interpretará esta combinación como un color verde.

La visión en color está presente en algunos de los miembros de todos los

grupos de vertebrados, con la posible excepción de los anfibios. Los peces óseos y las aves tienen una visión en color excepcionalmente buena. Sorprendentemente, la mayoría de los mamífe-

ros son ciegos a los colores; entre las excepciones a esto se pueden citar los primates y otras pocas especies, como por ejemplo las ardillas.

Resumen

El sistema nervioso es un sistema de comunicaciones rápido, que está interactuando constantemente con el sistema endocrino para controlar y coordinar las funciones corporales. La unidad básica de integración nerviosa en todos los animales es la neurona, una célula muy especializada en transmitir los impulsos, por autopropropagación, hasta otras células. El potencial de acción se transmite de una neurona a otra por medio de las sinapsis, que pueden ser eléctricas o químicas. El pequeño espacio entre los nervios con sinapsis químicas, ha de ser puenteado por un transmisor químico, generalmente acetilcolina, que se libera desde los botones sinápticos.

La organización más primitiva de las neuronas en un sistema es la red nerviosa de los cnidarios, básicamente un plexo de neuronas que, con algunas modificaciones, constituye la base del sistema nervioso de diversos filos de invertebrados. Con la aparición de ganglios (centros nerviosos) en los platelmintos (bilaterales) el sistema nervioso se puede dividir en sus partes central y periférica. En los vertebrados, el sistema nervioso central está constituido por el encéfalo y la médula espinal. Los peces y los anfibios poseen un encéfalo lineal dividido en tres partes, en tanto que en los mamíferos la corteza cerebral se ha desarrollado muchísimo hasta tener una estructura compleja con muchos componentes, y que ha asumido las actividades de integración más importantes del sistema nervioso. La corteza deja en un segundo plano al cerebro primitivo, el cual tiene asignado el papel de centro transmisor de numerosas acciones inconscientes pero vitales, como la respiración, la presión sanguínea o el ritmo cardíaco.

En el hombre, el hemisferio izquierdo del encéfalo está especializado en las habilidades lingüísticas y matemáticas, mientras que el derecho está especializado en las actividades visuales, espaciales y musicales.

El sistema nervioso periférico conecta el sistema nervioso central con los órganos receptores y efectores. Está claramente subdividido en un sistema aferente, que conduce las señales sensoriales hasta el sistema nervioso central, y un sistema eferente, que transmite los impulsos motores hasta los órganos efectores. El sistema nervioso autónomo es un sistema motor con sus propios grupos de fibras independientes. También está subdividido en dos sistemas anatómicamente diferentes, los sistemas simpático y parasimpático, cada uno de los cuales envía sus propias fibras hacia la mayoría de los órganos del cuerpo. En general, el sistema simpático es el que controla las actividades de emergencia, y el parasimpático, el mantenimiento y restablecimiento de los recursos corporales.

Los órganos de los sentidos son receptores con un desarrollo especial para responder a los cambios internos o del ambiente. El más primitivo y omnipresente de los sentidos en el Reino Animal es la quimiorrepción. Los quimiorreceptores pueden ser receptores de contacto, como el sentido del gusto de los vertebrados, o receptores a distancia como el olfato, que detecta las moléculas transportadas por el aire. La mayor parte de las teorías propuestas para explicar el olfato suponen que hay algún tipo de interacción entre olores y receptores; las señales resultantes se expresan como patrones espaciales, que son interpretados por el encéfalo como un olor particular.

Los receptores del tacto, dolor, equilibrio y oído, son todos ellos sensibles a las fuerzas mecánicas. Los del tacto y los del dolor, son órganos sensoriales sencillos con una forma característica, pero los del oído y los del equilibrio son órganos muy desarrollados que se basan en la presencia de una serie de células pilosas especiales que responden a las deformaciones mecánicas. Las ondas sonoras que llegan hasta el oído externo, son amplificadas de manera mecánica y transmitidas hasta el oído interno, donde diferentes áreas de la cóclea responden a sonidos de distintas frecuencias. Los receptores del equilibrio, también se localizan en el oído interno y constan de dos órganos en forma de saco, responsables del equilibrio estático, y tres canales semicirculares, que son los que responden al movimiento.

Los receptores de la visión, los fotorreceptores, están relacionados con moléculas de pigmentos especiales que se descomponen fotoquímicamente en presencia de la luz y, cuando esto sucede, provocan un impulso nervioso en las fibras ópticas. El muy desarrollado ojo compuesto de los artrópodos está especialmente bien adaptado para detectar los movimientos que se produzcan dentro de su campo visual. Los vertebrados tienen ojos en cámara dotados de elementos ópticos para el enfoque. Las células fotorreceptoras son de dos tipos: bastones, relacionados por su gran sensibilidad con las luces débiles, y conos, relacionados principalmente con la visión a la luz del día. Los conos predominan en la fovea central, el área de visión más aguda en el ojo humano. Los bastones son más abundantes en las zonas periféricas de la retina.

Cuestionario

1. Defina los siguientes términos: neurona, axón, dendrita, vaina de mielina, neurona aferente, neurona eferente, neurona de asociación.
2. ¿Qué son las células de glía del sistema nervioso y qué funciones realizan?
3. Explique de qué manera las propiedades de la permeabilidad de la membrana de las fibras nerviosas originan el potencial de reposo (de equilibrio) de la fibra. ¿Cuál es la importancia de la bomba de sodio en el mantenimiento del potencial de reposo?
4. ¿Qué cambios iónicos y eléctricos se producen durante el paso de un potencial de acción a lo largo de una fibra nerviosa?
5. Explique los diferentes mecanismos adquiridos por los invertebrados y por los vertebrados para la conducción rápida de los impulsos nerviosos. ¿Puede el lector sugerir por qué el mecanismo adoptado por los invertebrados no ha sido también seguido por los vertebrados superiores?

6. Describa la microestructura de una sinapsis química. Indique resumidamente lo que sucede cuando un potencial de acción llega a una sinapsis.
7. Describa el sistema nervioso de los cnidarios. ¿Cómo se manifiesta la tendencia hacia la centralización del sistema nervioso en los platelmintos, anélidos, moluscos y artrópodos?
8. ¿En qué se diferencian morfológicamente la médula espinal de los vertebrados y la cadena nerviosa de los invertebrados?
9. Nombre los principales componentes de un arco reflejo típico. ¿Cuál es la diferencia entre un arco reflejo y un acto reflejo?
10. Nombre las principales funciones asociadas a cada una de las siguientes estructuras del encéfalo: bulbo raquídeo, cerebelo, tectum, tálamo, hipotálamo, cerebro, sistema límbico.
11. ¿Qué actividades funcionales están relacionadas con los hemisferios izquierdo y derecho de la corteza cerebral?
12. ¿Qué es el sistema nervioso autónomo y cuáles son las actividades que realiza y que permiten diferenciarlo del sistema nervioso central? ¿Por qué el sistema nervioso autónomo puede describirse como un «sistema de dos neuronas»?
13. ¿Cuál es el sentido de la siguiente afirmación? «La idea de que los órganos de los sentidos funcionan como traductores biológicos es el concepto fundamental de la fisiología sensorial».
14. La quimiorrepción en los vertebrados y en los insectos se consigue gracias a los sentidos del gusto y del olfato. Compare estos dos sentidos en el hombre, en función de su localización anatómica, de la naturaleza de los receptores y de la sensibilidad a las moléculas químicas.
15. Explique cómo actúan los receptores ultrasónicos de algunas polillas en las acciones evasivas de éstas al aproximarse un murciélago.
16. Esboce la teoría de los lugares de discriminación de los tonos como una explicación de la capacidad del oído humano para distinguir los sonidos de diferentes frecuencias.
17. Explique cómo están desarrollados los canales semicirculares del oído para detectar la rotación de la cabeza en cualquier dirección.
18. Explique lo que sucede cuando la luz incide en un bastón adaptado a la oscuridad para que se produzca un impulso nervioso. ¿Cuál es la diferencia entre los conos y los bastones, en relación con sus respectivas sensibilidades a la luz?

Bibliografía

Ver también la Bibliografía general de la Parte IV, p. 783.

- Axel, R. 1995. The molecular logic of smell. *Sci. Am.* **273**:154–159 (Oct.). *Estudios recientes han puesto de manifiesto la existencia de un grupo, sorprendentemente grande, de genes que codifican las moléculas olorosas. Éste y otros descubrimientos ayudan a interpretar la forma en que la nariz y el encéfalo pueden percibir los olores.*
- Bullock, T. H., R. Orkland, and A. Grinnell. 1977. Introduction to nervous systems. San Francisco, W. H. Freeman and Company. *Excelente tratado comparado.*
- Dunant, Y., and M. Israel. 1985. The release of acetylcholine. *Sci. Am.* **252**:58–66 (Apr.). *Estudios recientes han modificado las creencias anteriores sobre los sucesos que se producen en la sinapsis durante la transmisión de un impulso nervioso.*
- Freeman, W. J. 1991. The physiology of perception. *Sci. Am.* **264**:78–85 (Feb.). *Sobre la forma en que el cerebro*

transforma la información sensorial casi instantáneamente en sensaciones conscientes.

- Hudspeth A. J. 1983. The hair cells of the inner ear. *Sci. Am.* **248**:54–64 (Jan.). *Sobre cómo actúan estos traductores biológicos.*
- Jacobson, M. 1993. Foundations of neuroscience. New York, Plenum Press. *Tratado sobre el desarrollo de la neurología y los científicos que más han contribuido a él, y sobre los peligros que suponen las alabanzas hacia algunos de ellos.*
- Nathan, P. 1982. The nervous system, ed. 2. Oxford, England, Oxford University Press. *Uno de los mejores libros semipopulares sobre el sistema nervioso.*
- Nathans, J. 1989. The genes for color vision. *Sci. Am.* **260**:42–49 (Feb.). *El reciente aislamiento de los genes que codifican las proteínas de detección del color en el ojo humano proporciona una pista sobre la evolución de la visión en color.*
- Snyder, S. H. 1985. The molecular basis of communication between cells. *Sci. Am.*

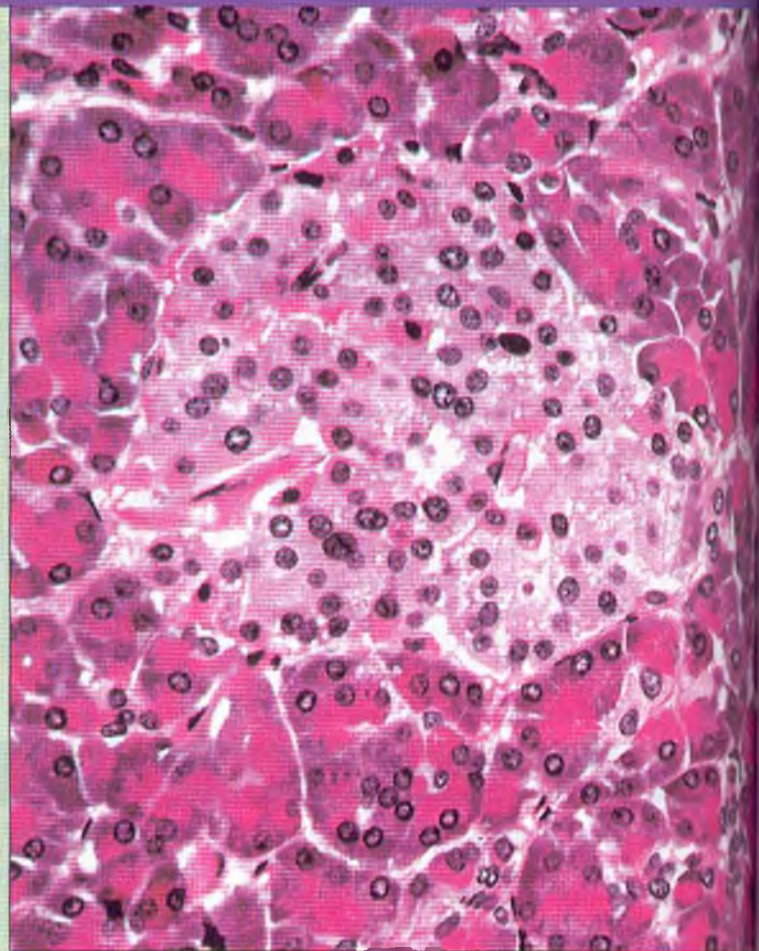
253:132–141 (Oct.). *Describe las distintas acciones de los neurotransmisores.*

- Stebbins, W. C. 1983. The acoustic sense of animals. Cambridge, Massachusetts, Harvard University Press. *Una extensa introducción comparativa de los principios físicos, fisiología, historia natural y evolución del sentido del oído.*
- Stevens, C. F. 1979. The neuron. *Sci. Am.* **241**:54–65 (Sept.). *Estudia detalladamente su funcionamiento.*
- Stryer, L. 1987. The molecules of visual excitation. *Sci. Am.* **257**:42–50 (July). *Se describen las reacciones en cascada que siguen a la absorción de la luz por parte de los bastones y que provocan la generación de un impulso nervioso.*
- Werblin, F. S. 1973. The control of sensitivity in the retina. *Sci. Am.* **228**:70–79 (Jan.). *Estudios sobre las interacciones neuronales en la retina ayudan a explicar la capacidad de adaptación ante diferentes condiciones de luminosidad.*

37

Coordinación química

El sistema endocrino



Un experimento fundamental

Normalmente se cita el año de 1902 como la fecha de nacimiento de la endocrinología; en ese año dos fisiólogos ingleses, W. H. Bayliss y E. H. Starling (Figura 37-1), demostraron la acción de una hormona con un experimento clásico que aún se considera como un modelo en el empleo del método científico. Bayliss y Starling estaban interesados en determinar cómo secreta el páncreas su jugo digestivo en el intestino delgado, en el momento adecuado de la digestión. Sólo un año antes, el fisiólogo ruso Ivan Pavlov había demostrado que al oler y degustar un poco de comida, se producía la liberación de los jugos gástricos y pancreáticos. Pavlov sugirió que los ácidos de la comida, al entrar en el intestino, provocaban un reflejo nervioso que liberaba el jugo pancreático. Para probar esta hipótesis, Bayliss y Starling ligaron un asa del intestino delgado en un perro anestesiado y cortaron todos los nervios que inervaban dicha asa, aunque la dejaron conectada con el resto del cuerpo a través de los vasos circulatorios. Inyectando ácido en el asa sin nervios, vieron que se producía un acusado flujo de jugo

pancreático. Era evidente que Pavlov estaba equivocado. En lugar de producirse un reflejo nervioso, algún mensajero químico había llegado desde el intestino hasta el páncreas, produciéndose la secreción de éste, aunque el ácido mismo no era el factor liberador, ya que si se inyectaba directamente en la circulación no producía el efecto esperado.

Bayliss y Starling diseñaron entonces el experimento que marcó el nacimiento de la nueva ciencia, la endocrinología. Sospechando que el mensajero químico se originaba en la mucosa que tapiza el intestino, prepararon un extracto con un raspado de la mucosa, lo inyectaron en el torrente circulatorio del perro, y se encontraron con un abundante flujo de jugo pancreático. Dieron el nombre de *secretina* al mensajero presente en la mucosa intestinal. Más tarde, Starling acuñó el término *hormona* para describir a todos los mensajeros químicos como éste, ya que supuso, acertadamente, que la secretina sólo era la primera de las muchas hormonas que quedaban por descubrir. ■



A



B

Figura 37-1

Los fundadores de la endocrinología. A, Sir William H. Bayliss (1860-1924). B, Ernest H. Starling (1866-1927).

Tomado de J. F. Fulton & L. G. Wilson, *Selected Readings in the History of Physiology*, 1966. Por cortesía de Charles C. Thomas, Publisher, Springfield, Illinois.

El sistema endocrino es el segundo gran sistema de integración que controla las actividades corporales, mediante una comunicación a base de mensajeros químicos denominados **hormonas** (G. *hormon*, excitar). Las hormonas son compuestos químicos que se liberan a la sangre en pequeñas cantidades y son transportadas por el sistema circulatorio por todo el cuerpo, donde producen respuestas fisiológicas en las denominadas **células diana**.

Muchas hormonas son secretadas por **glándulas endocrinas**: glándulas pequeñas y bien vascularizadas, que *carecen de conductos propios* y que están constituidas por grupos de células dispuestas en forma de cordón o de placas. Ya que las glándulas endocrinas no tienen con-

ductos, su única vía de comunicación con el resto del cuerpo es el torrente circulatorio; toman sus materias primas de la sangre y secretan sus productos hormonales, ya elaborados, en ella. Por contra, las **glándulas exocrinas** están provistas de conductos para descargar sus secreciones a una superficie libre. Ejemplos de este tipo son las glándulas sudoríparas y sebáceas de la piel, las glándulas salivales y diversas glándulas enzimáticas de las paredes del estómago y del intestino.

Las definiciones clásicas de hormona y de glándula endocrina enunciadas en el párrafo anterior, como otras muchas generalizaciones en biología, pueden tener que ser modificadas según aumenten nuestros conocimientos. En primer lugar, algunas hormonas, como es el caso de algunas neurosecreciones, no pueden entrar en la circulación general. Además, hay evidencias bastante claras de que muchas hormonas, como la insulina, se sintetizan en pequeñas cantidades en diferentes tejidos no endocrinos (células nerviosas, por ejemplo), y algunas, como las citocinas, son producidas por las células del sistema inmunitario (p. 683). Tales hormonas pueden actuar localmente como **factores tisulares**: sustancias que estimulan el crecimiento celular o algún proceso bioquímico. La mayoría de las hormonas, no obstante, son transportadas por la sangre y, por lo tanto, se difunden por todos los tejidos del cuerpo. Esto es bastante diferente de lo que realiza el sistema nervioso que, con su red de fibras nerviosas, a modo de cables, envía mensajes selectivamente hasta puntos concretos.

En comparación con el sistema nervioso, el sistema endocrino es de acción lenta, ya que requiere un cierto tiempo para que la hormona llegue hasta el tejido adecuado y, atravesando el endotelio de los capilares, se difunda por el líquido tisular y llegue a penetrar, en algunos casos, en las células mismas. El tiempo mínimo de respuesta es de varios segundos, pero puede ser mucho mayor. Las respuestas hormonales son, en general, bastante duraderas (desde unos minutos hasta varios días), mientras que las que están bajo control nervioso duran mucho menos (desde milisegundos hasta algunos minutos). Cuando se requiere un efecto sostenido, como en muchos procesos metabólicos, o cuando alguna concentración o tasa de secreción deben

mantenerse en un nivel concreto, podemos suponer que encontraremos un control endocrino. No obstante y a pesar de las diferencias existentes, los sistemas nervioso y endocrino realmente funcionan como un sistema unitario interdependiente. No existe una separación brusca entre ambos. Las glándulas endocrinas reciben órdenes desde el encéfalo y, a su vez, algunas hormonas actúan sobre el sistema nervioso y pueden afectar significativamente muchos tipos de conducta en los animales.

Todas las hormonas son «señales de bajo nivel». Incluso cuando una glándula endocrina está secretando al máximo, la hormona se diluye tanto en el enorme volumen de la sangre que su concentración en el plasma raramente sobrepasa un valor de 10^{-9} M (una milmillonésima parte de una concentración 1M). Algunas células diana responden a concentraciones 10^{-12} M de hormona en el plasma. Debido a que las hormonas ejercen influencias de largo alcance y bastante fuertes en las células, es evidente que sus efectos se amplifican enormemente a nivel celular.

MECANISMOS DE ACTUACIÓN DE LAS HORMONAS

La amplia distribución de las hormonas por el cuerpo, hace que algunas de ellas, como por ejemplo la hormona del crecimiento que se produce en la glándula pituitaria (hipófisis), ejerzan su acción en la mayoría de las células, si no en todas, durante algunos de los estados de la diferenciación celular. No obstante, otras hormonas provocan unas respuestas muy concretas, sólo en ciertas células diana y únicamente en momentos concretos. Esta especificidad se consigue gracias a unas **moléculas receptoras** que hay sobre las células diana o en el interior de las mismas. Una hormona sólo puede actuar sobre las células que disponen de estos receptores que, en virtud de su forma molecular específica, se unirán a la molécula de la hormona. Las demás células son insensibles a la presencia de la hormona ya que no poseen los receptores específicos. Las hormonas ejercen su acción a través de dos tipos de receptores: **receptores de la membrana celular** o **receptores nucleares**.

RECEPTORES DE LA MEMBRANA CELULAR Y CONCEPTO DE SEGUNDO MENSAJERO

Muchas hormonas, como las que derivan de los aminoácidos y las hormonas peptídicas, que son demasiado grandes para atravesar la membrana de las células, se unen a los puntos receptores situados en la superficie de la membrana de las células diana. La combinación de una hormona y el receptor forma un complejo que produce la liberación de otra molécula desde la superficie interna de la membrana. Así, la hormona actúa como un **primer mensajero**, que causa la liberación en el citoplasma de un **segundo mensajero**. Se han identificado al menos seis compuestos que funcionan como segundos mensajeros, pero el más importante es el **AMP cíclico**, que se forma cuando, tras unirse una hormona con su receptor, en la membrana de la célula diana se activa la enzima **adenilato ciclase**. Esta enzima transforma el ATP en AMP cíclico (el segundo mensajero), que entonces actúa modificando el sentido o el ritmo de las reacciones citoplasmáticas (Figura 37-2). Dado que se pueden producir muchas moléculas de AMP cíclico a partir de la adhesión de una única molécula de hormona, el mensaje se amplifica hasta varios miles de veces en algunos casos.

El AMP cíclico interviene en la actuación de muchas hormonas peptídicas, como la hormona paratiroidea, glucagón, adrenocorticotropina (ACTH), tirotropina (TSH), hormona estimulante de los melanóforos (MSH) y vasopresina, así como también en el caso de la epinefrina (también denominada adrenalina), que deriva de aminoácidos.

RECEPTORES NUCLEARES

A diferencia de las hormonas peptídicas y la epinefrina, que son demasiado grandes para atravesar las membranas celulares, las **hormonas esteroideas** (por ejemplo, los estrógenos, la testosterona y la aldosterona), son moléculas liposolubles que se difunden rápidamente a través de las membranas de las células. Una vez que están en el citoplasma, las hormonas esteroideas se unen a las moléculas receptoras específicas que se encuentran en el núcleo de las células diana. Entonces, el complejo hormona-receptor activa unos genes específicos. Como consecuencia, la transcripción génica se incrementa y se sintetizan moléculas de RNA mensajero a partir de determinadas secuencias del DNA. Este RNAm sale desde el núcleo al citoplasma e inicia la formación de determinadas enzimas, que son las que producen el efecto hormonal observado (Figura 37-2). Las hormonas

tiroideas y la hormona de la muda de los insectos, la ecdisona, también actúan a través de receptores nucleares.

En comparación con las hormonas peptídicas, que actúan *indirectamente* a través del mecanismo del segundo mensajero, las hormonas esteroideas tienen un efecto *directo* sobre la síntesis de proteínas, ya que se combinan con un receptor nuclear que activa unos genes concretos.

CONTROL DE LA TASA DE SECRECIÓN HORMONAL

Las hormonas influyen sobre las funciones celulares, alterando el ritmo de muchos procesos bioquímicos. Algunas afectan a la actividad enzimática y así alteran el metabolismo celular, otras cambian la permeabilidad de la membrana, otras regulan la síntesis de proteínas celulares y otras estimulan la liberación de hormonas por parte de otras glándulas endocrinas diferentes. Como quiera que todos son procesos dinámicos, que han de adaptarse a las demandas metabólicas cambiantes, deben ser regulados por las hormonas adecuadas y no únicamente activados. Esta regulación se consigue gracias a la liberación controlada de hormona en la sangre. Sin embargo, la concentración de hormona en el plasma depende de dos factores: su tasa de secreción y el ritmo a que se inactiva y se elimina del torrente circulatorio. En consecuencia, si la secreción debe controlarse de forma muy estricta, una glándula endocrina necesita información sobre el nivel de su(s) propia(s) hormona(s) en el plasma.

Muchas hormonas, en especial las de la hipófisis, se controlan por un mecanismo de retroalimentación negativa (*feedback*), que actúa entre la glándula que secreta la hormona y las células diana (Figura 37-3). Un mecanismo de retroalimentación es aquél en que el producto final se compara constantemente con un punto de saturación. Por ejemplo, la ACTH secretada por la hipófisis estimula la glándula adrenal (células diana) para que secrete cortisol. Según va aumentando la concentración de cortisol en el plasma, se va inhibiendo la liberación de ACTH por parte de la hipófisis. Así, cualquier desviación del punto de saturación (un nivel concreto de cortisol en el plasma), conduce a una corrección en direc-

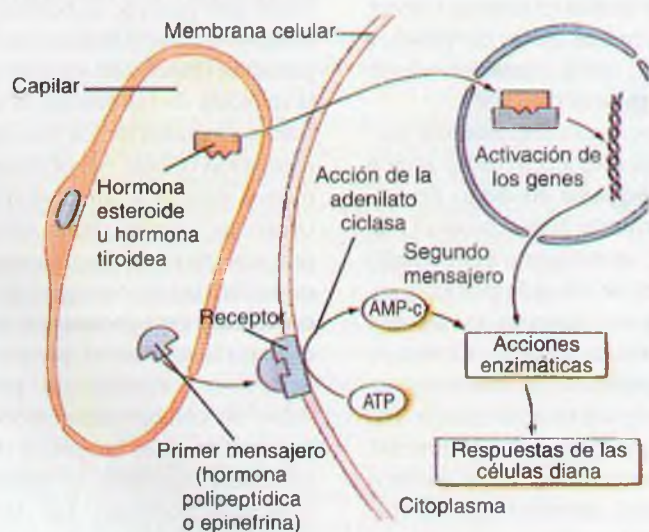
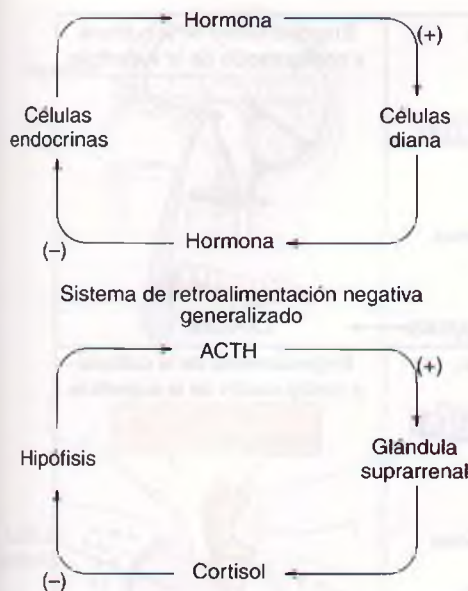


Figura 37-2

Mecanismos de acción hormonal. Las hormonas peptídicas y la epinefrina actúan a través del AMP cíclico. La combinación de la hormona con un receptor de la superficie de la membrana, estimula la formación de la enzima adenilato ciclase que cataliza la formación del AMP cíclico (el segundo mensajero). Las hormonas esteroideas y las del tiroides, entran en las células y se unen a receptores nucleares, activándose la transcripción de los genes.

**Figura 37-3**

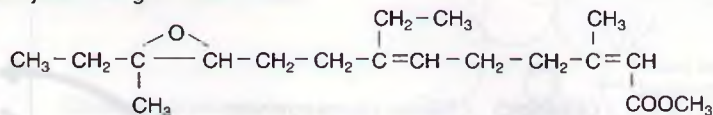
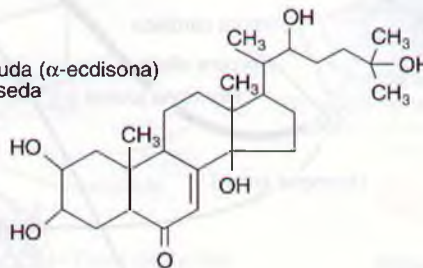
Sistema de retroalimentación negativa (*feedback*).

ción contraria (Figura 37-3). Este sistema de retroalimentación negativa es muy eficaz en la prevención de oscilaciones extremas de la producción de hormonas. Sin embargo, el sistema de retroalimentación hormonal es bastante más complejo que un «sistema cerrado» rígido, semejante al termostato que controla el sistema de calefacción central de una casa, ya que puede alterarse por señales del sistema nervioso por metabolitos o por otras hormonas.

LAS HORMONAS DE LOS INVERTEBRADOS

En muchos filos de metazoos, la principal fuente de hormonas son las **células neurosecretoras**, células nerviosas especializadas capaces de sintetizar y secretar hormonas. Sus productos, denominados neurosecreciones u hormonas de neurosecreción, se descargan directamente en el sistema circulatorio. La neurosecreción es un fenómeno fisiológico antiguo, y ya que es un importante punto de unión entre los sistemas nervioso y endocrino, podemos pensar que las hormonas en principio fueron secreciones de las células nerviosas. Más tarde, se desarrollaron glándulas endocrinas no nerviosas, en especial entre los vertebrados, pero aún se mantienen químicamente relacionadas con el sistema nervioso por medio de las hormonas de neurosecreción.

Hormona juvenil del gusano de la seda

Hormona de la muda (α -ecdisona) del gusano de la seda

Se han encontrado hormonas de neurosecreción en todos los grandes grupos de metazoos. No obstante, las que más se han estudiado son las que controlan el crecimiento y la metamorfosis en los insectos. En los insectos, como en los demás artrópodos, el crecimiento se produce a través de una serie de etapas en las que el exoesqueleto, rígido e inextensible, se desecha periódicamente y se reemplaza por otro nuevo de mayor tamaño. La mayoría de los insectos sufren una metamorfosis (p. 421) con una serie de estados juveniles, cada uno de los cuales necesita formar un nuevo esqueleto y finaliza con una muda. En algunos órdenes, los cambios hasta la forma adulta son graduales, mientras que en otros, el adulto está separado de las formas larvarias por un estado quiescente, la pupa, y el cambio hasta el adulto resulta muy brusco. En ambos casos, el control hormonal es el mismo.

Los investigadores de la fisiología de los insectos han descubierto que la muda y la metamorfosis están controladas por la interacción de dos hormonas; una favorece el crecimiento y la diferenciación de las estructuras propias del adulto, y la otra favorece la conservación de las estructuras propias de las formas juveniles. Estas dos hormonas son la **hormona de la muda** (también conocida como **ecdisona**), producida por las glándulas protorácicas, y la **hormona juvenil**, que se produce en los *corpora allata* (Figura 37-4). Se conoce la estructura química de ambas hormonas. Fue necesaria su extracción a partir de 1000 kg de pupas del gusano de la seda para demostrar que la hormona de la muda es un esteroide. La hormona juvenil tiene una estructura química totalmente diferente.

La hormona de la muda está bajo el control de la **hormona cerebral** (también denominada ecdisiotropina u hormona protoracicotrópica). Esta hormona es un polipéptido (peso molecular aproximado 5000) producido por unas células neurosecretoras del cerebro, y transportado por los axones hasta los *corpora allata*, en donde se almacena. Periódicamente durante el crecimiento juvenil, la hormona cerebral es liberada en la sangre y estimula la producción por parte de las glándulas protorácicas de hormona de la muda. Parece que la hormona de la muda actúa directamente sobre los cromosomas, poniendo en marcha una serie de cambios cuyo resultado es la muda. La hormona de la muda favorece el desarrollo de las estructuras del adulto, pero esto se ve frenado por la acción de la hormona juvenil, que favorece el desarrollo de las caracterís-

La localización exacta de la hormona cerebral en el cerebro de las pupas de la polilla del tabaco fue descubierta por N. Agui, mediante una difícil microdissección. Utilizando una pestaña humana como instrumento de disección, logró aislar una sola célula de cada hemisferio cerebral que contenía hormona cerebral activa. De esta forma, sólo dos células, cada una de aproximadamente 20 μm de diámetro, producen el suministro total de ecdisiotropina del insecto. En una época en la que la sofisticación de los instrumentos ha eliminado una gran parte de las dificultades de la investigación (y también parte de la creatividad), es estimulante descubrir que ciertos misterios biológicos sucumben cuando la mano del hombre actúa hábilmente.

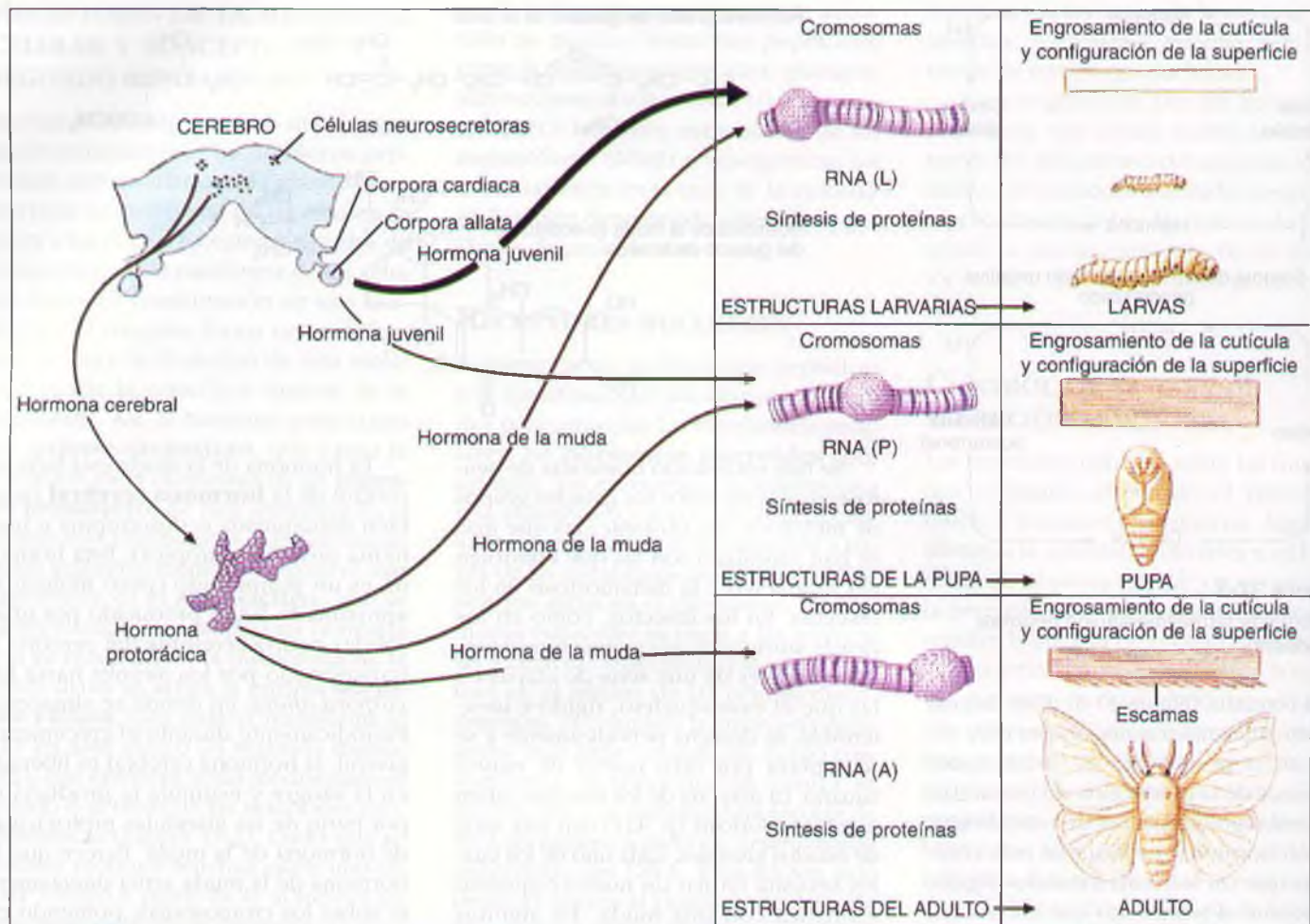


Figura 37-4

El control endocrino de la muda en una polilla es típico de los insectos que sufren una metamorfosis completa. Muchas polillas se aparean en primavera o en verano y de sus huevos salen los primeros estados larvarios (denominados «en estrella»). Después de la muda larvaria final, la última y más grande de las larvas (oruga) hace un capullo en el que se transforma en la pupa (crisálida). La pupa pasa el invierno, y en primavera da lugar a un adulto que inicia una nueva generación. La hormona juvenil y la hormona de la muda interactúan controlando la metamorfosis y la pupación. Durante la metamorfosis se activan muchos genes, lo que se muestra como hinchazones en los cromosomas (columna central). Los engrosamientos de los cromosomas se van sucediendo en las distintas mudas. Los cambios en el grosor de la cutícula y las características de su superficie se muestran a la derecha.

ticas juveniles. Durante la vida juvenil, esta hormona es la que predomina y cada muda produce otro joven más grande (Figura 37-4). Al final, la producción total de la hormona juvenil disminuye y se produce la última muda, alcanzándose el estado adulto.

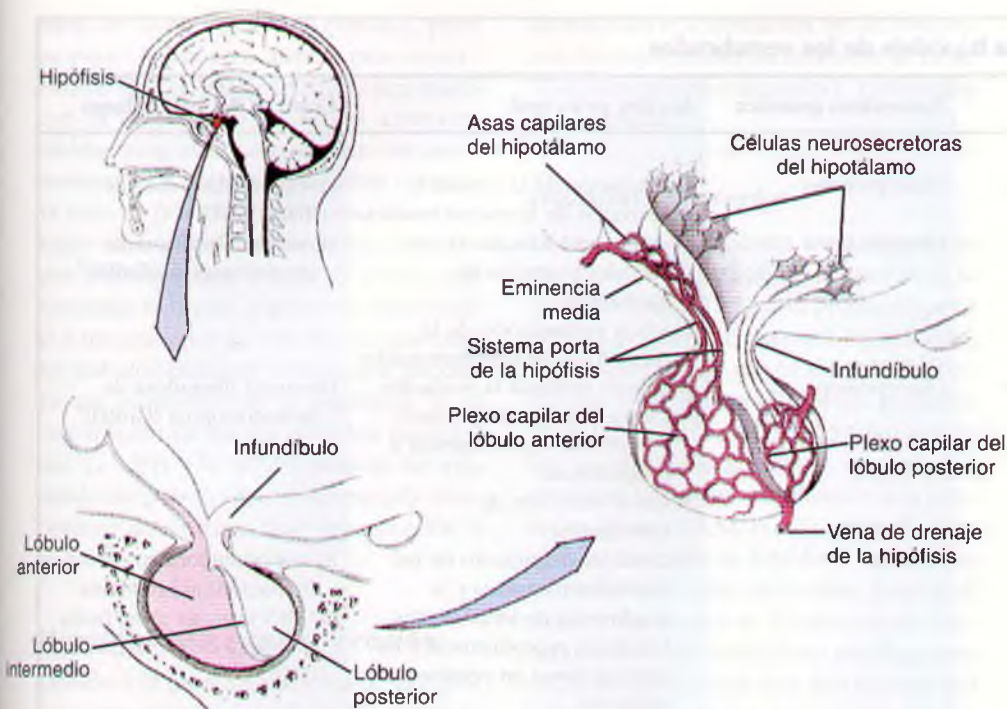
Los químicos han sintetizado algunas sustancias análogas a la hormona juvenil, y se espera que sean los mejores insecticidas. Cantidades mínimas de estas sustancias sintéticas producen mudas finales anormales, y prolongan, o incluso bloquean, el desarrollo. A diferencia de los insecticidas químicos tradicionales, éstos son sumamente específicos y ecológicamente inocuos.

GLÁNDULAS ENDOCRINAS Y HORMONAS DE LOS VERTEBRADOS

En el resto de este capítulo describiremos algunas de las hormonas de los vertebrados mejor conocidas y más importantes. La siguiente discusión se limita, fundamentalmente, a una breve revisión de los mecanismos hormonales en los mamíferos (los mamíferos de laboratorio y el hombre, siempre han sido objeto de una investigación más intensa) y se indicarán algunas de las diferencias principales con respecto a las funciones de las hormonas en los diferentes grupos de vertebrados.

HORMONAS DE LA HIPÓFISIS, EL HIPOTÁLAMO Y LA EPÍFISIS

La **hipófisis**, o glándula pituitaria, es un pequeño órgano (0,5 g en el hombre), que se encuentra en una posición bien protegida entre el paladar y la base del encéfalo (Figura 37-5). Está formada por dos partes con diferente origen embriológico: la **hipófisis anterior** (adenohipófisis), que deriva embriológicamente del paladar, y la **hipófisis posterior** (neurohipófisis), cuyo origen está en la porción ventral del encéfalo, el **hipotálamo**, y que está conectada con éste por medio de un pedúnculo, el **infundíbulo**. Aunque la hipófisis anterior no tiene

**Figura 37-5**

Hipófisis (glándula pituitaria) humana. El lóbulo posterior está conectado directamente con el hipotálamo por medio de fibras neurosecretoras. El lóbulo anterior está conectado con el hipotálamo de forma indirecta, por medio de un sistema porta (representado en rojo), que empieza en la base del hipotálamo y termina en el lóbulo anterior de la hipófisis.

ninguna conexión anatómica con el encéfalo, sí que está fisiológicamente conectada a él por medio de un sistema porta especial. Un sistema porta es aquel que lleva sangre de un lecho capilar a otro (Figuras 37-5 y 37-6).

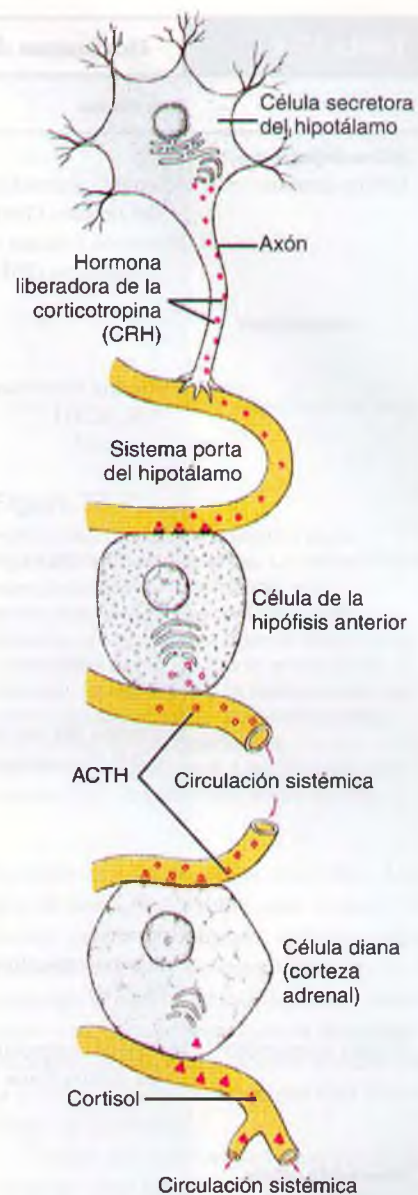
Hipófisis anterior

La hipófisis anterior consta de un **lóbulo anterior** (pars distalis) y un **lóbulo intermedio** (pars intermedia), como se representa en la Figura 37-5. El lóbulo anterior produce siete hormonas cuyas funciones son bien conocidas. Todas excepto una se liberan desde el lóbulo anterior.

Cuatro de ellas son **hormonas trópicas** (G. *trope*, volver hacia uno mismo), que regulan otras glándulas endocrinas (Tabla 37-1). La **hormona estimulante del tiroides (TSH)** o **tirotropina**, estimula la producción de hormonas tiroideas por parte de la glándula tiroides. Dos de las hormonas trópicas usualmente se denominan **gonadotropinas**, ya que actúan sobre las gónadas (ovarios en las hembras y testículos en los machos). Se trata de la **hormona foliculo-estimulante (FSH)** y la **hormona luteini-**

zante (LH). En las hembras, la FSH estimula la producción de óvulos y la secreción de estrógenos, y en los machos la producción de espermatozoides. En las hembras, la LH estimula la ovulación y la secreción de las hormonas sexuales femeninas, progesterona y estrógenos, y en los machos, la producción de hormonas sexuales masculinas. La LH, en los machos, también recibe la denominación de hormona estimulante de las células intersticiales (ICSH), pero químicamente se trata de la misma hormona. La cuarta hormona trópica, la **hormona adeno-corticotrópica (ACTH)** aumenta la producción y secreción de hormonas esteroideas por parte de la corteza de las glándulas adrenales.

La **prolactina** y la **hormona del crecimiento (GH)**, están estructuralmente relacionadas ya que ambas son proteínas. La prolactina es fundamental en la preparación de las glándulas mamarias para la lactancia; tras el parto, es totalmente necesaria para que la madre produzca leche. En muchos vertebrados, la prolactina también está relacionada con el comportamiento de la madre. La hormona del crecimiento, también conocida como hor-

**Figura 37-6**

Relaciones entre las hormonas del hipotálamo y la hipófisis, con la glándula diana. A modo de ejemplo, se ha representado la secuencia hormonal del control de la liberación de cortisol por parte de la corteza de la glándula adrenal.

mona somatotrópica, desempeña un papel esencial en el control del crecimiento corporal por medio de su efecto estimulador sobre la mitosis, y sobre la síntesis de RNA mensajero y proteínas, en especial en los tejidos nuevos de los vertebrados jóvenes. Si se produce en exceso, la hormona del crecimiento causa el gigantismo. Una deficiencia de esta hormona en el niño produce enanismo. A diferencia de las hormonas trópicas, la prolactina actúa directamente sobre los tejidos diana y no

Tabla 37-1

Hormonas de la hipófisis de los vertebrados

	Hormona	Naturaleza química	Acción principal	Control del hipotálamo
Adenohipófisis Lóbulo anterior	Hormona estimulante del tiroides (TSH)	Glucoproteína	Estimulación de la síntesis y secreción de hormona tiroidea	Hormona liberadora de TSH (TRH)
	Hormona folículo estimulante (FSH)	Glucoproteína	Hembras: maduración de los folículos y síntesis de estrógenos Machos: estimulación de la producción de espermatozoides	Hormona liberadora de gonadotropina (GnRH) ¹
	Hormona luteinizante (LH, ICSH)	Glucoproteína	Hembras: estimula la ovulación, formación del cuerpo luteo y la síntesis de estrógenos y progesterona Machos: secreción de testosterona	Hormona liberadora de gonadotropina (GnRH) ¹
	Prolactina (PL)	Proteína	Estimula el crecimiento de las glándulas mamarias y la producción de leche; varias funciones reproductoras y no reproductoras en vertebrados inferiores	Factor inhibidor de liberación de prolactina (PIF) y, en las aves, factor liberador de prolactina (PRF)
	Hormona del crecimiento (GH) (Somatotropina)	Proteína	Estimula el crecimiento	Hormona inhibidora de la liberación de la hormona del crecimiento (Somatostatina) y hormona liberadora de la hormona del crecimiento (Somatocrina)
	Hormona adrenocorticotrópica (ACTH)	Polipéptido	Estimula la síntesis de hormonas esteroides por parte de la corteza de las glándulas suprarrenales	Hormona liberadora de la corticotropina (CRH)
Lóbulo intermedio ²	Hormona estimulante de los melanóforos (MSH)	Polipéptido	Dispersión de los pigmentos en los melanóforos de los ectotermos; funciones poco claras en los endotermos	Factor inhibidor de liberación de la MSH (MIF)
Neurohipófisis Lóbulo posterior	Oxitocina	Octopéptido	En los mamíferos estimula la expulsión de leche y las contracciones uterinas	
	Hormona antidiurética (Vasopresina)	Octopéptido	En los mamíferos aumenta la reabsorción de agua en el riñón	
	Vasotocina	Octopéptido	Presente en todas las clases de vertebrados; en los tetrápodos aumenta la reabsorción de agua	
	Mesotocina	Octopéptido	En los dipnoos, anfibios y reptiles disminuye la reabsorción de agua por el riñón	

¹ De acuerdo con las evidencias experimentales más recientes, la GnRH regula tanto a la FSH como a la LH.² Las aves y algunos mamíferos carecen de lóbulo intermedio. En estos casos, la MSH se produce en el lóbulo anterior.

por medio de otras hormonas. La hormona del crecimiento actúa a través de otra hormona polipeptídica, la somatomedina, que se produce en el hígado.

La única hormona de la hipófisis anterior que se produce en el lóbulo inter-

medio (Figura 37-5) es la **hormona estimulante de los melanóforos (MSH)**. En los peces, tanto cartilaginosos como óseos, los anfibios y los reptiles, la MSH es una hormona de acción directa que controla la dispersión de la melanina en

el interior de los melanóforos, lo que produce el oscurecimiento de la piel. En las aves y en los mamíferos, la MSH se produce en las células de la hipófisis anterior y no en el lóbulo intermedio (las aves y algunos mamíferos carecen por com-

pleto de dicho lóbulo intermedio), pero su papel fisiológico aún se desconoce. Parece que la MSH no está relacionada con la pigmentación de los animales endotermos, aunque causa un oscurecimiento de la piel en el hombre cuando se inyecta por vía intravenosa. Aunque hasta hace poco muchos endocrinólogos consideraban a la MSH como una hormona vestigial, algunos se han vuelto a interesar por su estudio, ya que ciertos trabajos parecen indicar que produce un aumento de la memoria y el crecimiento de los fetos en los mamíferos. La MSH y la ACTH derivan de una molécula precursora, denominada pro-opiomelanocortina, que se transcribe a partir de un único gen.

Hipotálamo y neurosecreción

Debido a la gran importancia de la hipófisis, que ejerce su influencia sobre la mayoría de las actividades hormonales del cuerpo, ha sido denominada «la glándula maestra del cuerpo». Sin embargo, esta denominación no es correcta, ya que las hormonas trópicas están reguladas por un centro superior: los centros neurosecretores del hipotálamo. A su vez, el hipotálamo queda bajo el control último del encéfalo. El hipotálamo está formado por grupos de células neurosecretores, que son células nerviosas gigantes especializadas (Figura 37-6). Estas células producen hormonas de naturaleza polipeptídica que se denominan **hormonas liberadoras** u **hormonas inhibitoras de la liberación** (o «factores»), que se transportan por las fibras nerviosas hasta sus terminaciones en la eminencia media. Aquí, entran en la red de capilares para terminar su recorrido hasta la hipófisis anterior a través del sistema porta de la hipófisis. Entonces, las hormonas del hipotálamo estimulan o inhiben la liberación de las diferentes hormonas del lóbulo anterior de la hipófisis. Desde que en 1955 se demostró la existencia de la hormona liberadora de adrenocorticotropina, se han descubierto varias hormonas hipotalámicas liberadoras (Tabla 37-1). Cada una de las siete hormonas trópicas de la hipófisis parece estar regulada por una o más hormonas liberadoras. Se han aislado en estado puro varias de las hormonas liberadoras y se han caracterizado químicamente (la

identificación y actuación de las hormonas del hipotálamo incluidas en la Tabla 37-1, aún son provisionales). Todas ellas son péptidos.

Hipófisis posterior

El hipotálamo también es el origen de dos hormonas del lóbulo posterior de la hipófisis (Tabla 37-1). Son producidas por células neurosecretores del hipotálamo, y transportadas a través del tallo infundibular y del interior del lóbulo posterior de la hipófisis hasta las proximidades de los capilares sanguíneos, en los que penetran las hormonas cuando son liberadas (Figura 37-5). Por lo tanto, el lóbulo posterior de la hipófisis no es una auténtica glándula endocrina, pero sí el almacén y centro de liberación de hormonas que, en realidad, se producen en el hipotálamo. Las dos hormonas del lóbulo posterior de la hipófisis de los mamíferos, oxitocina y vasopresina, son químicamente muy similares; ambas son polipéptidos formados por ocho aminoácidos y se conocen como octopéptidos (Figura 37-7). Estas hormonas están entre las más rápidas del cuerpo, ya que son capaces de producir una respuesta a los pocos segundos de haber sido liberadas desde el lóbulo posterior de la hipófisis.

La **oxitocina** tiene dos importantes funciones relacionadas con la reproducción en las hembras adultas de los mamíferos. Estimula la contracción de los músculos lisos del útero durante el parto, por lo que en la práctica médica se utiliza para provocar las contracciones en los partos difíciles y para prevenir hemorragias uterinas después del nacimiento. La segunda acción de la oxitocina es la expulsión de la leche por parte de las glándulas mamarias como respuesta a la succión. En los machos, aunque la poseen, se desconoce qué función desempeña.

La **vasopresina**, la segunda hormona del lóbulo posterior, actúa en los túbulos colectores del riñón incrementando la reabsorción de agua y limitando el flujo de orina, como ya se ha descrito en la p. 666. Por esta razón, en ocasiones se la denomina **hormona antidiurética**. La vasopresina tiene un segundo efecto, aunque débil, ya que aumenta de presión sanguínea por medio de una contracción generalizada de

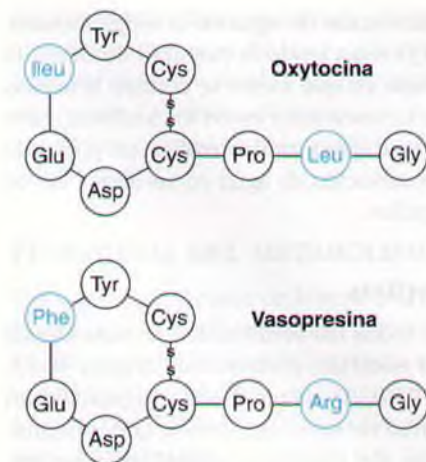


Figura 37-7

Hormonas del lóbulo posterior de la hipófisis de los mamíferos. La oxitocina y la vasopresina están formadas por ocho aminoácidos (las dos moléculas de cisteína unidas por un puente disulfuro se consideran como un único aminoácido, la cistina). La oxitocina y la vasopresina son idénticas, excepto por los aminoácidos sustituidos en las posiciones representadas en azul. Las abreviaturas representan los distintos aminoácidos.

los músculos lisos de las arteriolas. Aunque el nombre «vasopresina» sugiere, de forma poco afortunada, que la acción vasoconstrictora de esta hormona es la principal, probablemente, este efecto tiene una escasa importancia fisiológica, excepto, quizá, para ayudar a mantener la presión sanguínea durante una hemorragia importante.

Todos los vertebrados mandibulados secretan dos hormonas del lóbulo posterior, que son bastante similares a las de los mamíferos. En todos los casos se trata de octopéptidos, pero hay alguna variación debida a la sustitución en sus posiciones de tres de los ocho aminoácidos de la molécula.

De todas las hormonas del lóbulo posterior, la **vasotocina** (Tabla 37-1) es la que tiene una más amplia distribución filogenética, y parece ser la hormona «madre» a partir de la cual han evolucionado los otros octopéptidos. Se encuentra en todas las clases de los vertebrados con la excepción de los mamíferos. Es una hormona de equilibrio hídrico en los anfibios, en especial en los sapos, en los que actúa conservando el agua por: (1) aumento de la permeabilidad de la piel (para aumentar la absorción de agua desde el medio), (2) estimulación de la

reabsorción de agua en la vejiga urinaria, y (3) reduciendo la cantidad de orina. El grupo en que mejor se conoce la acción de la vasotocina es en los anfibios, pero parece que también realiza un papel de conservación de agua en las aves y en los reptiles.

Epífisis

En todos los vertebrados, la parte dorsal del encéfalo, el diencéfalo (Figura 36-13, p. 730), da origen a una evaginación en forma de saco, que recibe la denominación de complejo pineal, que se encuentra inmediatamente por debajo del cráneo, en la línea media del encéfalo. En los vertebrados ectotermos, la epífisis está formada por tejido glandular y un órgano sensorial fotorreceptor relacionado con respuestas en la pigmentación y con los ritmos biológicos que dependen de la luz y la oscuridad. En las lampreas, muchos anfibios, lagartos y en la tuatara (*Sphenodon*, p. 569), el órgano fotorreceptor mediano está bien desarrollado, y presenta unas estructuras análogas al cristalino y la córnea de los ojos normales, motivo por el cual en algunas ocasiones se ha denominado «el tercer ojo». En las aves y mamíferos, el complejo pineal ha evolucionado hasta formar una estructura totalmente glandular, denominada glándula pineal o epífisis. La epífisis produce la hormona **melatonina**. La secreción de melatonina está muy relacionada con la exposición a la luz. Su producción es pequeña durante el día y grande durante la noche. En los vertebrados no mamíferos, la epífisis es responsable del mantenimiento de los **ritmos circadianos** (ritmos autogenerados o endógenos, con una duración aproximada de 24 horas). Los ritmos circadianos actúan como relojes biológicos para muchos procesos fisiológicos que siguen un patrón regular.

En los mamíferos, la epífisis ha perdido la mayor parte de su capacidad de control de los ritmos circadianos. Este

papel ha sido asumido en los mamíferos por una parte del hipotálamo, denominada núcleo supraquiasmático, aunque la epífisis sigue produciendo melatonina durante la noche y sirve para reforzar los ritmos circadianos controlados por el núcleo supraquiasmático. En los mamíferos en que los ritmos reproductores estacionales están regulados por el **fotoperiodo**, la hormona de la epífisis, la melatonina, tiene un papel fundamental en la regulación de la actividad de las gónadas. En los animales que se reproducen cuando los días son largos, como por ejemplo los hurones, los hamster y algunos ratones, la poca estimulación debida a la luz durante los días cortos de otoño causa un aumento en la secreción de melatonina. La melatonina inhibe la síntesis y secreción de hormona liberadora de gonadotropina (GnRH), interrumpiendo las actividades reproductoras durante los meses de invierno. Los días largos de la primavera provocan un efecto contrario y la actividad reproductora se reanuda. Los animales que se reproducen en las épocas en las que los días son cortos, como es el caso de los ciervos de cola blanca, zorros plateados, mofetas y ovejas, se ven estimulados por la reducida duración de los días del otoño; en estos animales, el aumento en el nivel de melatonina durante el otoño, en lugar de inhibir, estimula las actividades reproductoras.

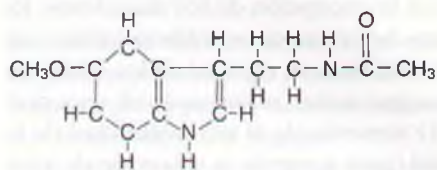
Sólo recientemente se ha demostrado que la epífisis tiene unos efectos poco llamativos y no totalmente conocidos en los ritmos circadianos y anuales de los mamíferos que aparentemente no dependen del fotoperiodo (como el hombre). Por ejemplo, la secreción de melatonina ha sido relacionada con irregularidades del sueño y del apetito, conocidas como enfermedades afectivas estacionales (SAD). Algunas personas que viven en zonas muy norteanas, donde los días durante el invierno son muy cortos, tienen una producción de melatonina elevada y suelen estar abatidos durante el invierno, pasan mucho tiempo durmiendo y pueden entrar en periodos en los que tienen un gran apetito. En muchos casos, estos trastornos invernales pueden tratarse con lámparas solares que emitan todo el espectro luminoso; esta exposición a la luz hace que disminuya la secreción de melatonina por parte de la epífisis.

HORMONAS NO ENDOCRINAS

Neuropéptidos encefálicos

En ningún lugar es menos evidente la distinción entre los sistemas endocrino y nervioso, que en este último, el sistema nervioso. Se ha descubierto una serie, cada día más numerosa, de neuropéptidos similares a hormonas tanto en el sistema nervioso central como en el periférico, y tanto entre los vertebrados como entre los invertebrados. En los mamíferos se han localizado aproximadamente 40 neuropéptidos (cadenas cortas de aminoácidos), mediante el empleo de técnicas de marcado inmunológico con anticuerpos fluorescentes, que pueden visualizarse al microscopio en secciones histológicas. Se sabe que muchas desempeñan una doble función: son capaces de comportarse como hormonas, transportando señales desde células glandulares hasta células diana, y también como neurotransmisores, transmitiendo señales entre células nerviosas. Por ejemplo, tanto la oxitocina como la vasopresina se han descubierto en diversos lugares del encéfalo mediante métodos inmunquímicos. En relación con esto está la sugestiva observación de experimentos en los

La técnica de radioinmunoensayo desarrollada por Solomon Berson y Rosalyn Yalow, alrededor de 1960, ha revolucionado la endocrinología y la neuroquímica. Los primeros anticuerpos para una hormona de interés (por ejemplo la insulina) se consiguieron inyectando la hormona en cobayas o conejos. Luego, cantidades prefijadas de insulina marcada radiactivamente y de anticuerpos contra la insulina sin marcar, se mezclan con la muestra de plasma que se pretende valorar. La insulina propia y la radiactiva compiten por los anticuerpos. La mayoría de la insulina queda en el plasma, fijándose a los anticuerpos una menor cantidad de insulina radiactiva. Entonces la insulina que se ha unido y la libre se separan y se miden sus radiactividades, junto con la de un patrón adecuado, para poder determinar la cantidad de insulina en la muestra de sangre. El método es tan sensible que se puede medir el equivalente a un terrón de azúcar disuelto en uno de los Grandes Lagos.



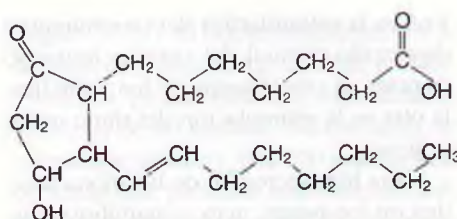
Melatonina

que se ha inyectado una mínima cantidad de vasopresina a personas y animales, en los que se ha podido observar que estos sujetos muestran un incremento en su capacidad de aprendizaje y de la memoria. Este efecto de la vasopresina en los tejidos del encéfalo no tiene nada que ver con su bien conocida función antidiurética en el riñón (p. 666). Se han descubierto diversas hormonas en la corteza cerebral y en el hipocampo, como la gastrina y la colecistoquinina (p. 761), a las cuales únicamente se les suponía una función en el tubo digestivo. Además de su conocido papel en el tracto gastrointestinal, la colecistoquinina también actúa en el control del apetito y puede tener otros papeles como neuroregulador encefálico.

Uno de los grandes avances en este campo, fue el descubrimiento en 1975 de las endorfinas y las encefalinas, neuropeptidos que se unen a los receptores narcóticos y son importantes en la percepción del placer y del dolor (nota al margen en p. 737). Las endorfinas y encefalinas también se encuentran en circuitos encefálicos que modulan diversas funciones no relacionadas ni con el placer ni con el dolor, como por ejemplo, el control de la presión sanguínea, la temperatura corporal y el movimiento del cuerpo. Aún más interesante es que las endorfinas derivan del mismo precursor químico que da origen a las hormonas ACTH y MSH de la hipófisis anterior. El descubrimiento en el encéfalo de este complejo grupo de sustancias, cuyas funciones e interrelaciones todavía no son totalmente conocidas, ha abierto un campo de intensa investigación biomédica.

Prostaglandinas

Las prostaglandinas constituyen un grupo de ácidos grasos insaturados de cadena larga, que fueron descubiertos en la década de 1930 en el líquido seminal. Al principio se pensó que eran producidas por la próstata (de ahí su nombre), pero en la actualidad se han encontrado prácticamente en la totalidad de los tejidos de los mamíferos. Las prostaglandinas actúan como hormonas locales que realizan muchas acciones diferentes en los distintos tejidos; por ello hacer una descripción generalizada de sus efectos es



Estructura típica de una prostaglandina

bastante difícil. No obstante, muchos de sus efectos implican a la musculatura lisa. En algunos tejidos, las prostaglandinas regulan la vasodilatación o la vasoconstricción, mediante acciones antagónicas sobre los músculos lisos de las paredes de los vasos sanguíneos. Se sabe que también estimulan las contracciones de los músculos lisos del útero durante el parto. También hay algunas evidencias de que la producción elevada de prostaglandinas uterinas es la responsable de los síntomas de las menstruaciones dolorosas (dismenorrea) que padecen muchas mujeres. En la actualidad se están experimentando diversos inhibidores de las prostaglandinas para aliviar estos síntomas. Entre otras acciones de las prostaglandinas se pueden citar el incremento de la sensación de dolor en algunos tejidos dañados, respuestas inflamatorias frente a ciertos medicamentos e incrementos de la temperatura corporal (fiebre). En muchos casos, el significado fisiológico de los numerosos efectos que se han citado como debidos a las prostaglandinas, es totalmente desconocido.

Citoquinas

Durante varios años se ha sabido que las células del sistema inmunitario, de algún modo, se comunicaban unas con otras y que esta comunicación era fundamental para que se produjera una respuesta inmunitaria adecuada. En la actualidad se sabe que unas hormonas polipeptídicas, denominadas citoquinas (p. 683), son las responsables de la comunicación entre las células del sistema inmunitario. Estas citoquinas pueden afectar a las células que las producen, a las células cercanas y, como otras hormonas, a células alejadas. Sus células diana han de poseer receptores específicos para las citoquinas sobre la superficie de su membrana. Las citoquinas son las responsables de la coordinación de un entramado, en el que

algunas células diana se activan, son estimuladas para que se dividan y, frecuentemente, para que produzcan sus propias citoquinas. La misma citoquina que activa ciertas células, puede inhibir otras células diana.

HORMONAS DEL METABOLISMO

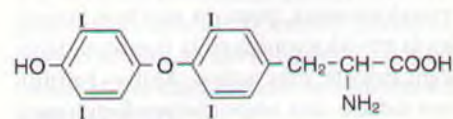
Otro grupo importante de hormonas controla el complicado equilibrio metabólico del cuerpo. El ritmo de las reacciones químicas intracelulares está regulado a menudo por largas secuencias de enzimas. Aunque tales secuencias son complejas, cada paso está autorregulado mientras que el equilibrio entre sustrato, enzima y producto permanezca estable. No obstante las hormonas pueden alterar la acción de las enzimas cruciales de un proceso metabólico, acelerando o inhibiendo de esta manera todo el proceso. Hay que dejar bien sentado que las hormonas nunca inician un proceso enzimático, simplemente alteran su ritmo, acelerándolo o frenándolo. Las hormonas del metabolismo más importantes son las que se producen en el tiroides, paratiroides, glándulas adrenales y en el páncreas.

Hormonas tiroideas

La glándula tiroides produce dos hormonas, la **tiroxina** y la **triyodotironina** (hormonas T_4 y T_3 respectivamente). Esta gran glándula endocrina se encuentra en el cuello de todos los vertebrados. El tiroides está constituido por miles de pequeñas unidades esféricas denominadas folículos, en los que las hormonas tiroideas se sintetizan, almacenan, y desde los cuales se liberan a la corriente sanguínea cuando son necesarias. El tamaño de los folículos, y la cantidad de tiroxina y triyodotironina que contienen, dependen de la actividad de la glándula (Figura 37-8).

Una de las características exclusivas del tiroides es su elevada concentración de **yodo**; en la mayoría de los animales

Tiroxina



**Figura 37-8**

Aspecto de los folículos de la glándula tiroides al microscopio (aproximadamente x 350). Cuando están inactivos los folículos están hinchados y llenos de un coloide, que es como se almacena la tiroxina, y las células epiteliales aparecen aplastadas. Cuando se activan, el coloide desaparece al secretarse la tiroxina en el torrente circulatorio y las células epiteliales aumentan mucho de tamaño.

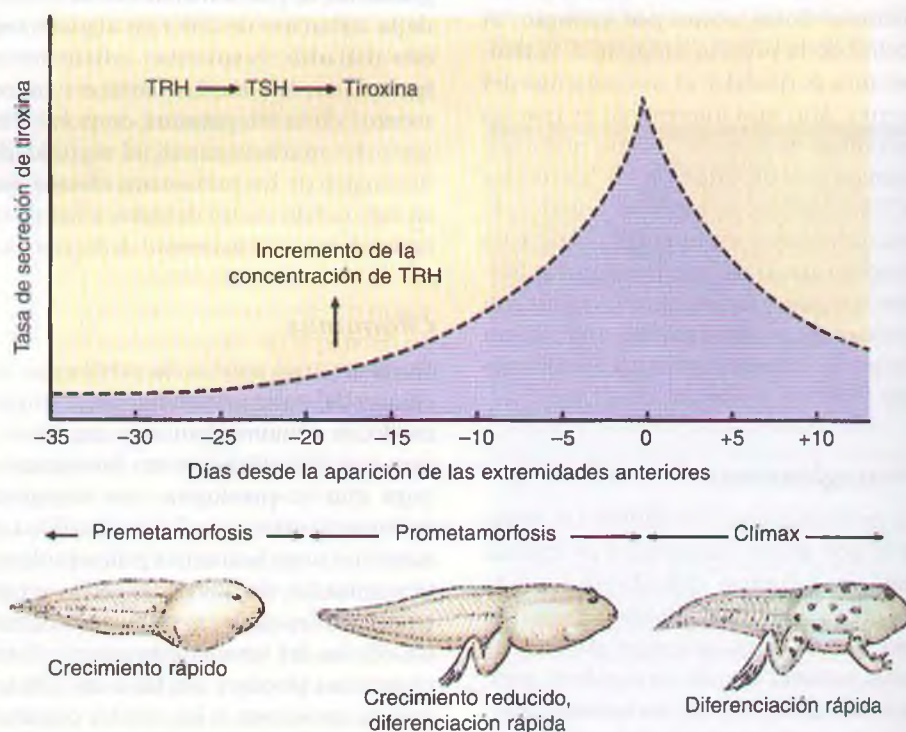
esta glándula contiene más de la mitad del total de yodo almacenado en el cuerpo. Las células epiteliales de los folículos tiroideos capturan activamente el yodo de la sangre y lo combinan con un aminoácido, la tiroxina, formando las dos hormonas tiroideas. Cada molécula de tiroxina contiene cuatro átomos de yodo. La triyodotironina tiene tres átomos de yodo en lugar de cuatro. La tiroxina se forma en mucha mayor cantidad que la triyodotironina, pero en muchos animales la triyodotironina es la hormona fisiológicamente más activa. Ambas hormonas tienen dos importantes funciones.

Una es la estimulación del crecimiento y desarrollo normal del sistema nervioso durante el crecimiento de los animales; la otra es la estimulación del ritmo metabólico.

Una hiposecreción de hormona tiroidea en los peces, aves y mamíferos disminuye ostensiblemente el crecimiento, en especial el del sistema nervioso. Los humanos que padecen de **cretinismo**, un tipo de enanismo con retraso mental, son un trágico producto del mal funcionamiento del tiroides desde una edad muy temprana. Por el contrario, la hipersecreción de hormonas tiroideas produce un desarrollo precoz en todos los vertebrados, en particular en los peces y anfibios. En las ranas y sapos, se produce una metamorfosis drástica, desde los renacuajos acuáticos y herbívoros, sin pulmones ni patas, hasta el adulto semiterrestre o terrestre y carnívoro, con pulmones y tetrápodo. Esta transformación se produce cuando la glándula tiroides se activa al final del período de vida larvaria. La metamorfosis se desencadena cuando el nivel de tiroxina en sangre se

eleva (Figura 37-9). En las ranas, el crecimiento posterior a la metamorfosis está controlado por la hormona del crecimiento.

El control del consumo de oxígeno y de la producción de calor en las aves y los mamíferos es la acción mejor conocida de las hormonas tiroideas. El tiroides mantiene la actividad metabólica de los homeotermos (aves y mamíferos) a nivel normal. La hipersecreción de hormonas tiroideas acelera los procesos metabólicos hasta en un 50 %, produciendo irritabilidad, nerviosismo, taquicardia, intolerancia a los ambientes cálidos y pérdida de peso, a pesar de que se incrementa el apetito. La hiposecreción de hormonas tiroideas ralentiza las actividades metabólicas, lo que puede producir una pérdida de las actividades mentales de alerta, disminución del ritmo cardíaco, debilidad muscular, aumento de la sensibilidad al frío y aumento de peso. Una de las funciones importantes del tiroides es ayudar a que los animales se adapten a los ambientes fríos, incrementando la producción de calor. Las hormonas tiro-

**Figura 37-9**

Efecto de la tiroxina sobre el crecimiento y la metamorfosis de la rana. La liberación de TRH desde el hipotálamo, al final de la etapa de premetamorfosis, pone en marcha unos cambios hormonales (aumento del nivel de TSH y de tiroxina) que conducen a la metamorfosis. El nivel de tiroxina es máximo en el momento en el que aparecen las extremidades anteriores.

deas estimulan a las células para que produzcan más calor y almacenen menos energía química (ATP); en otras palabras, la tiroxina *reduce* la eficacia de la fosforilación oxidativa celular (p. 71). Por ello, los mamíferos adaptados al frío tienen mayor apetito y comen más durante el invierno que en el verano, aunque su actividad es aproximadamente la misma en ambas estaciones. En invierno, una gran parte del alimento se convierte directamente en calor para el cuerpo.

La síntesis y liberación de las hormonas tiroideas están reguladas por la **hormona tirotrópica** (TSH) del lóbulo anterior de la hipófisis (Tabla 37-1). A su vez, la TSH está regulada por la hormona liberadora de tirotropina (TRH) del hipotálamo. Como anteriormente se ha señalado, la TRH forma parte de un grupo de sustancias reguladoras que controlan a las hormonas trópicas de la hipófisis anterior. El control que ejerce la TSH sobre la actividad del tiroides es un buen ejemplo de retroalimentación negativa. Si el nivel de hormona tiroidea en sangre disminuye, se libera una mayor cantidad de TSH, que hace que la tiroxina vuelva a alcanzar su nivel normal. Si el nivel de hormona tiroidea aumenta demasiado, actúa sobre la hipófisis anterior inhibiendo la liberación de TSH. Con el descenso en la producción de TSH, el tiroides es menos estimulado y el nivel de hormona tiroidea vuelve a los valores normales. Un sistema como éste, obviamente, es muy eficaz para amortiguar las grandes oscilaciones de la producción de hormona por parte de la glándula diana. No obstante, puede anularse totalmente por un estímulo nervioso; por ejemplo, por exposición al frío, se puede estimular directamente un incremento en la liberación de TRH y, en consecuencia, de TSH.

Hace algunos años, entre los habitantes de la región de los Grandes Lagos, en los Estados Unidos y en Canadá, así como en otros lugares de la Tierra, como por ejemplo en los Alpes suizos, era bastante frecuente una enfermedad denominada bocio. Esta enfermedad consiste en el aumento del tamaño de la glándula tiroidea debido a la deficiencia de yodo en la comida y en el agua. Cuando se esfuerza para producir la hormona tiroidea, sin la cantidad de yodo necesaria, la glándula se hipertrofia tanto, que en ocasiones, toda la región del cuello aparece abultada

(Figura 37-10). El bocio producido por la carencia de yodo raramente se da en Norteamérica, ya que está muy extendido el consumo de sal yodada. Sin embargo, se estima que aún hoy, hay 200 millones de personas que padecen esta enfermedad, la mayoría de ellas en zonas de alta montaña de Hispanoamérica, Europa y Asia.

Regulación hormonal del metabolismo del calcio

Estrechamente relacionadas con la glándula tiroides, y en algunos casos embutidas en su interior, se encuentran las **glándulas paratiroides**. En el hombre hay dos pares de estas pequeñas glándulas, pero su número y posición varían en otros vertebrados. Fueron descubiertas a finales del siglo XIX, cuando se comprobó que los efectos mortales de la «tiroidectomía» se debían a la extirpación de las glándulas paratiroides, que se desconocían, y no a la extirpación del tiroides. En las aves y los mamíferos, incluido el hombre, la extirpación de las glándulas paratiroides produce un rápido descenso de la cantidad de calcio en sangre, lo que tiene como consecuencia un grave aumento de la excitabilidad del sistema nervioso, fuertes espasmos musculares, tetanización y, finalmente, la muerte.

Antes de ver cómo las hormonas mantienen la homeostasis del calcio, es conveniente conocer algo del metabolismo de los minerales en el hueso, que es un gran depósito tanto de calcio como de fósforo. Los huesos contienen aproximadamente el 98 % del calcio y el 80 % del fósforo de todo el cuerpo. Sólo los dientes son más duraderos que los huesos, como se pone de manifiesto por la existencia de huesos fósiles de millones de años de antigüedad; no obstante, en vida están en estado de constante renovación. Las células «constructoras» del hueso, los **osteoblastos**, sintetizan las fibras orgánicas de la matriz del hueso, que posteriormente se mineralizan mediante el depósito de una forma de fosfato cálcico conocido como hidroxipatito. Las células de reabsorción del hueso, los **osteoclastos**, son células gigantes que disuelven la matriz ósea, liberando calcio y fósforo hacia la sangre. Estas actividades opuestas permiten que el hueso esté remodelándose constantemente, en especial durante el creci-



Figura 37-10

Un enorme bocio producido por la deficiencia de yodo. Aumentando enormemente su tamaño, la glándula tiroidea puede entonces extraer suficiente yodo de la sangre para sintetizar la cantidad de tiroxina requerida por el cuerpo.

miento de los animales, para que se puedan conseguir mejoras estructurales que contrarresten los nuevos esfuerzos mecánicos del cuerpo. Además, los huesos constituyen una reserva grande y accesible de minerales, que pueden emplearse cuando el cuerpo los necesite para sus requerimientos celulares generales.

El nivel de calcio en sangre se mantiene gracias a la acción de tres hormonas que coordinan la absorción, el almacenamiento y la excreción de iones de calcio. Si el nivel de calcio en la sangre desciende ligeramente, las glándulas paratiroides aumentan la producción de **hormona paratiroidea (PTH)**, que estimula a los osteoclastos para que disuelvan el hueso adyacente a dichas células, liberándose así el calcio y los fosfatos en la sangre, y normalizándose el nivel de calcio en la sangre. La hormona paratiroidea también hace que disminuya el ritmo de excreción de calcio en el riñón y que aumente la producción de la hormona 1,25-dihidroxitamina D (ver texto siguiente). El nivel de hormona paratiroidea en sangre es inversamente proporcional al del calcio, como se muestra en la Figura 37-11.

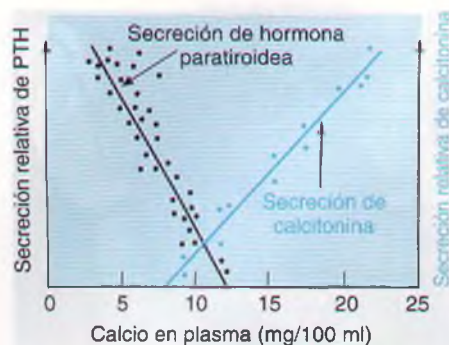


Figura 37-11

Forma en que las tasas de hormona paratiroidea (PTH) y de calcitonina responden a los cambios del nivel de calcio en sangre en los mamíferos.

La segunda hormona relacionada con el metabolismo del calcio en todos los tetrápodos es un derivado de la vitamina D. Esta vitamina D, como el resto de ellas, es una necesidad dietética, pero a diferencia de las demás vitaminas, la vitamina D también puede sintetizarse en la piel a partir de un precursor, mediante irradiación con luz ultravioleta del Sol. La vitamina D se convierte entonces en una forma hormonal, la **1,25-dihidroxitamina D**, oxidándose en dos pasos. Esta hormona esteroide es imprescindible para la absorción activa del calcio en el tubo digestivo (Figura 37-12). También facilita la síntesis de una proteína que transporta el calcio en la sangre. La producción de la 1,25-dihidroxitamina D se estimula por una baja concentración de fosfatos en el plasma y por el incremento de la secreción de PTH.

En el hombre, la deficiencia de vitamina D produce el raquitismo, una enfermedad que se caracteriza por un bajo nivel de calcio en sangre y por la posesión de unos huesos débiles y pobremente calcificados, que tienden a encorvarse bajo la presión del cuerpo y la acción de la gravedad. El raquitismo ha sido calificado como la enfermedad de los inviernos nortños, donde la insolación es mínima. Fue una vez común en las ciudades de Inglaterra y Europa, oscurecidas por la contaminación atmosférica.

La tercera hormona calcio-reguladora, la **calcitonina**, es secretada por unas células especiales del tiroides (células C) de los mamíferos y por la glándula ultimobranquial en los demás vertebrados. La calcitonina se libera como respuesta a

niveles elevados de calcio en sangre. Suspende, de forma rápida, la liberación de calcio desde los huesos, disminuye la absorción intestinal de calcio, e incrementa su excreción por el riñón. Así, protege al cuerpo contra un peligroso incremento del nivel de calcio en sangre, de forma opuesta a como la hormona paratiroidea lo protege frente a los peligrosos descensos del nivel de calcio en sangre (Figura 37-12). La calcitonina se ha encontrado en todos los grupos de vertebrados pero, excepto en

los mamíferos, su papel funcional aún es incierto.

Hormonas de la corteza adrenal

La glándula adrenal de los mamíferos es una glándula doble constituida por dos tipos de tejidos de naturaleza glandular, no relacionados entre sí: una región externa de células adrenocorticales, la **corteza**, y una región interna de células especializadas, la **médula** (Figura 37-13).

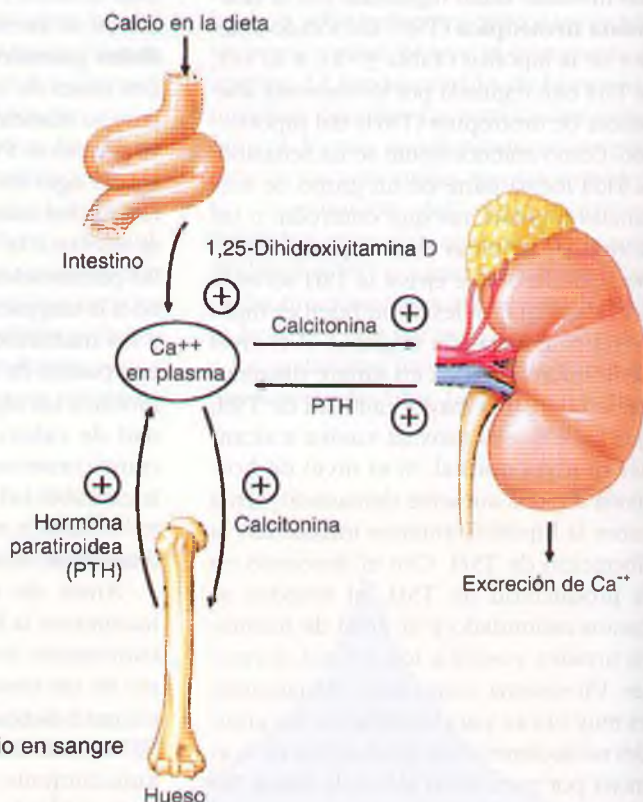


Figura 37-12

Regulación del nivel de calcio en sangre en las aves y mamíferos.

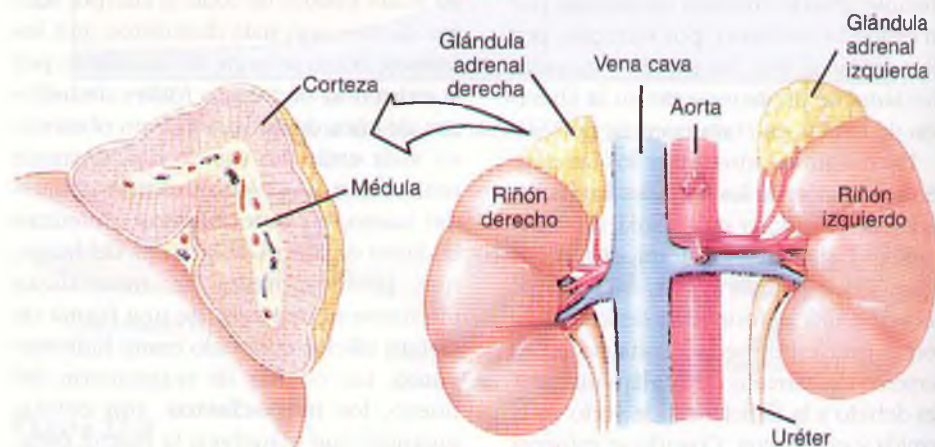


Figura 37-13

Glándulas adrenales del hombre, que muestran su estructura general y su posición sobre el polo superior de los riñones. Las hormonas esteroideas se producen en la corteza de la glándula y las hormonas simpáticas, epinefrina y norepinefrina, se producen en la médula.

En los vertebrados no mamíferos, las células homólogas a las adrenocorticales y medulares se disponen de forma bastante diferente; pueden estar entremezcladas, o estar bien diferenciadas, pero no se disponen como una médula y una corteza, como sucede en los mamíferos.

Se han aislado al menos 30 compuestos diferentes formados en el tejido adrenocortical, todos ellos muy relacionados con los compuestos lipídicos conocidos como esteroides. Sólo unos pocos de estos compuestos son auténticas hormonas esteroides; la mayoría de ellos son intermediarios en la síntesis de las hormonas esteroides a partir del **colesterol** (Figura 37-14). Las hormonas corticosteroides se clasifican normalmente en dos grupos, de acuerdo con su función: glucocorticoides y mineralocorticoides.

Los **glucocorticoides**, como el **cortisol** (Figura 37-14) y la **corticosterona**, están relacionados con el metabolismo de los alimentos, las inflamaciones y el estrés. Producen la síntesis de glucosa a partir de compuestos diferentes de los hidratos de carbono, en particular a partir de los aminoácidos y las grasas. Este proceso es a lo que se denomina **gluconeogénesis**. El efecto que se produce es el aumento del nivel de glucosa en sangre, lo que proporciona a los músculos y al tejido nervioso una fuente de energía rápidamente asequible. Los glucocorticoides también son importantes ya que disminuyen la respuesta inmunitaria en diferentes procesos inflamatorios. Dado que diferentes enfermedades del hombre son enfermedades inflamatorias (por ejemplo, las alergias, la hipersensibilidad y la artritis reumatoide), estos corticosteroides tienen unas importantes aplicaciones médicas.

Las hormonas esteroides adrenales, especialmente los glucocorticoides, tienen un extraordinario efecto para eliminar los *síntomas* de la artritis reumatoide, alergias y diferentes enfermedades del tejido conjuntivo, la piel y la sangre. En un estudio realizado en 1948 por P.S. Hench y sus colaboradores en la Clínica Mayo, se afirmó que la cortisona eliminaba drásticamente el dolor y la parálisis de la artritis avanzada; desde ese momento, las hormonas esteroides fueron aclamadas por los médicos como «medicamentos milagrosos». No obstante, el optimismo pronto fue disminuyendo, cuando se pusieron de manifiesto los fuertes efectos secundarios que siempre acompañan a la administración prolongada de los esteroides antiinflamatorios. La terapia con esteroides adormece la corteza adrenal, inactivándola, y puede llegar a deteriorar permanentemente la capacidad del cuerpo para producir sus propios esteroides. Actualmente la terapia a base de esteroides se aplica con precaución, desde que se ha comprendido que la respuesta inflamatoria es uno de los mecanismos de defensa necesarios.

La síntesis y secreción de los glucocorticoides está controlada principalmente por la ACTH de la hipófisis anterior (Figura 37-6). La ACTH también está bajo el control de una hormona liberadora de corticotropina (CRH) que se produce en el hipotálamo (Tabla 37-1). Como en el control hipofisario del tiroides, hay un mecanismo de retroalimentación negativa entre la CRH, la ACTH y la corteza adrenal: el incremento de la liberación de glucocorticoides suprime la liberación de CRH y ACTH; como consecuencia del

descenso de los niveles de CRH y ACTH en sangre, y por un mecanismo de retroalimentación negativa, la corteza adrenal inhibe una mayor liberación de glucocorticoides. Por el contrario, la disminución del nivel de glucocorticoides en sangre produce una sucesión opuesta: aumenta la liberación de ACTH, lo que a su vez estimula la secreción de glucocorticoides. Se sabe que también se produce CRH ante estímulos debidos a la tensión nerviosa.

Los **mineralocorticoides**, el otro grupo de corticosteroides, son aquellos que regulan el equilibrio salino. La **aldosterona** (Figura 37-14) es, con mucho, el esteroide más importante de este grupo. Favorece la reabsorción de sodio y cloro y la excreción de potasio, en los túbulos renales. Como en la dieta de la mayoría de los animales normalmente hay escasez de sodio y exceso de potasio, los mineralocorticoides tienen un papel primordial en el mantenimiento del equilibrio de los electrolitos en sangre. Esta regulación del equilibrio salino por parte de la aldosterona está controlada, fundamentalmente, por el complejo renina-angiotensina, descrito en la p. 665.

Los mineralocorticoides se oponen al efecto antiinflamatorio de los glucocorticoides. En otras palabras, favorecen la defensa *inflamatoria* del cuerpo ante diversos estímulos nocivos. Aunque estas acciones opuestas de los corticosteroides parecen contraproducentes, realmente no lo son. Son necesarias para mantener preparadas las defensas corporales contra cualquier amenaza o enfermedad, si bien estos mecanismos defensivos pueden llegar a ser tan poderosos que pueden volverse contra los propios tejidos del cuerpo.

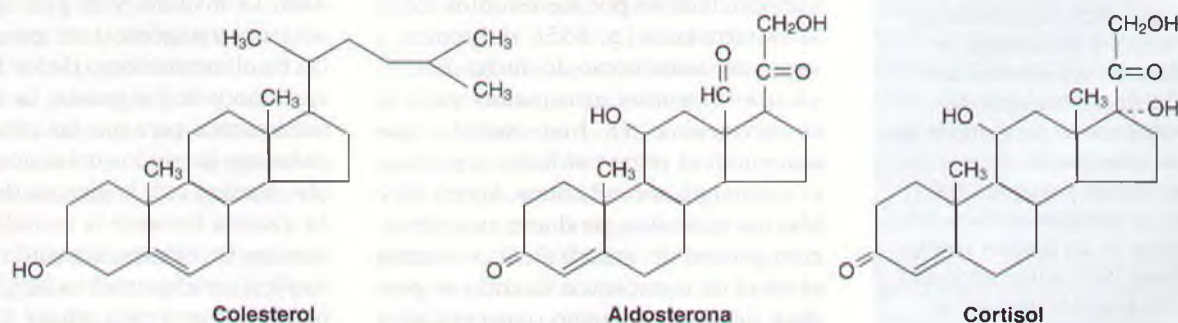


Figura 37-14

Hormonas de la corteza de la glándula adrenal. El cortisol (un glucocorticoide) y la aldosterona (un mineralocorticoide) son dos de las muchas hormonas esteroides que se sintetizan a partir del colesterol en la corteza de las glándulas adrenales.

El tejido adrenocortical también produce **andrógenos** (G. *andros*, hombre + *genesis*, origen), que, como su nombre indica, tienen un efecto similar a la testosterona, la hormona sexual masculina. Los andrógenos de la glándula adrenal favorecen algunos de los cambios que se producen durante la pubertad en los varones jóvenes. El desarrollo reciente de los denominados **esteroides anabolizantes**, hormonas sintéticas similares a la testosterona, ha conducido a la utilización abusiva de los esteroides por parte de muchos atletas. Estas sustancias sintéticas (y también la testosterona) producen la hipertrofia de los músculos esqueléticos y pueden hacer que se mejoren las marcas deportivas debidas al esfuerzo de esos músculos. Desgraciadamente tienen unos importantes efectos secundarios, entre los que se pueden destacar atrofia testicular, períodos de irritabilidad, funcionamiento hepático anormal y enfermedades cardiovasculares.

El uso de esteroides anabolizantes («constructores de tejidos») por parte de algunos atletas, se convirtió en noticia de primera plana cuando Ben Johnson fue descalificado, tras haber ganado la medalla de oro en la carrera de 100 m lisos en los Juegos Olímpicos de 1988. A pesar de la condena generalizada por parte del Comité Olímpico Internacional, los médicos y todas las autoridades deportivas, existe un programa clandestino de experimentación con esteroides anabolizantes en el que están implicados muchos deportistas, tanto aficionados como profesionales, de numerosos países. Sólo en los Estados Unidos, más de 3 millones de atletas utilizan regularmente los esteroides anabolizantes. La mayor parte de estas sustancias se adquieren ilegalmente en el «mercado negro» y anualmente se gastan alrededor de 400 millones de dólares en ello. El uso frecuente de esteroides anabolizantes por parte de los atletas olímpicos fue puesto de manifiesto por Robert Voy, que actuó como Jefe de los Servicios Médicos del Comité Olímpico de los Estados Unidos desde 1985 hasta 1989, quien sufrió una gran frustración al comprobar que se estaba destruyendo el «Espíritu Olímpico». (Voy, R., 1991, *Drugs, sport, and politics*, Leisure Press).

Hormonas de la médula adrenal

Las células de la médula de la glándula adrenal producen dos hormonas estructuralmente similares: la **epinefrina** (adrenalina) y la **norepinefrina** (noradrenalina). El tejido de la médula adrenal deriva embriológicamente del mismo tejido que da lugar a las neuronas postganglionares del sistema simpático del sistema nervioso autónomo (p. 732). La norepinefrina también actúa como neurotransmisor en las terminaciones de las fibras nerviosas simpáticas. De esta forma, funcional y embriológicamente, la médula adrenal puede considerarse como una terminación nerviosa simpática de enorme tamaño.



No es de extrañar que las hormonas de la médula adrenal y el sistema nervioso simpático produzcan, en general, los mismos efectos en el cuerpo. Estos efectos, básicamente, están relacionados con las respuestas ante las emergencias, como por ejemplo ante un susto o ante un estado emocional fuerte, la huida ante un peligro, en las luchas, cuando se produce dolor, falta de oxígeno o ante una pérdida sanguínea. Walter B. Cannon, famoso por sus estudios sobre la homeostasis (p. 655), denomina a estas respuestas como de «lucha o huye» ya que son muy apropiadas para la supervivencia. Es bien sabido que aumentan el ritmo cardíaco, «aprietan» el estómago, secan la boca, hacen temblar los músculos, producen una sensación general de ansiedad e incrementan el nivel de consciencia cuando se produce un susto repentino o una emoción fuerte. Estas reacciones son atribuibles al aumento de la actividad del sistema nervioso simpático y a la liberación rápi-

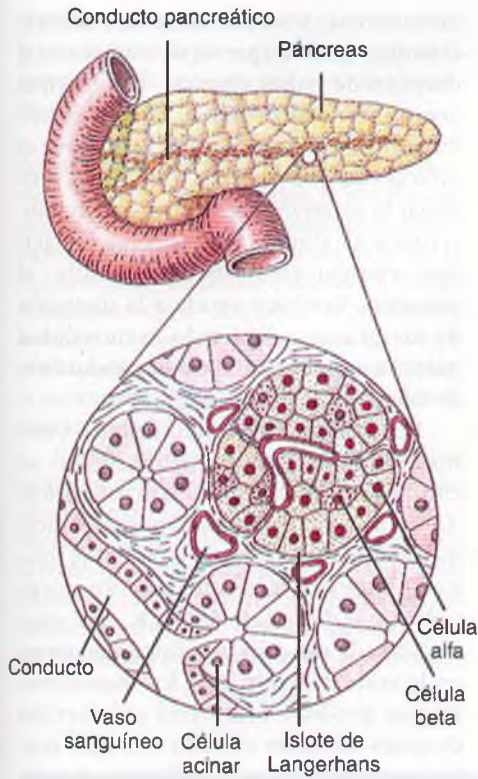
da hacia la sangre de epinefrina desde la médula adrenal.

La epinefrina y la norepinefrina tienen otros muchos efectos de los cuales no somos conscientes, incluyendo la constricción de las arteriolas (lo que unido al aumento del ritmo cardíaco hace que se incremente la presión sanguínea), movilización del glucógeno y de las grasas almacenadas en el hígado para liberar glucosa y ácidos grasos con el objeto de obtener energía, incremento del consumo de oxígeno y la producción de calor, aceleración de la coagulación sanguínea, e inhibición del tubo digestivo. Todos estos cambios preparan al cuerpo, en un sentido o en otro, para los estados de emergencia.

Producción de insulina por las células de los islotes del páncreas

El páncreas es un órgano tanto endocrino como exocrino (Figura 37-15). La parte *exocrina* produce el jugo pancreático, una mezcla de enzimas digestivas que se vierte a través de conductos en el tubo digestivo. Dispersos entre la extensa parte exocrina del páncreas hay gran cantidad de pequeños islotes de tejido, denominados **islotes de Langerhans** (Figura 37-15), que constituyen la porción *endocrina* de esta glándula, y que suponen sólo entre un 1 y un 2 % del peso total del páncreas. Estos islotes carecen de conductos y secretan sus hormonas directamente en los vasos sanguíneos que se extienden por todo el páncreas.

Hay dos hormonas de naturaleza polipeptídica que se producen por distintos tipos de células en estos islotes: la **insulina**, producida por las **células beta**, y el **glucagón**, producido por las **células alfa**. La insulina y el glucagón tienen acciones antagónicas de gran importancia en el metabolismo de los hidratos de carbono y de las grasas. La insulina es fundamental para que las células, principalmente las de los músculos esqueléticos, puedan usar la glucosa de la sangre. La insulina favorece la entrada de la glucosa en las células, actuando sobre una molécula transportadora de glucosa que hay en la membrana celular. Sin insulina, las células no pueden utilizar la glucosa. El nivel de glucosa en sangre puede subir hasta valores anormalmente elevados

**Figura 37-15**

El páncreas está formado por tejidos glandulares de dos tipos: las células exocrinas de los acinos, que secretan jugos digestivos en el intestino a través del conducto pancreático; y las células endocrinas de los islotes de Langerhans, que secretan insulina y glucagón directamente en el torrente circulatorio.

(hiperglucemia), que sobrepasen el nivel máximo de transporte del riñón (p. 664), y el azúcar (glucosa) aparecerá en la orina. La falta de insulina también inhibe la incorporación de aminoácidos por los músculos esqueléticos, y las grasas, y los mismos músculos, se degradan para proporcionar energía. Las células literalmente «mueren de hambre», mientras que en la orina abundan las sustancias que el cuerpo necesita. La enfermedad, denominada diabetes mellitus, afecta aproximadamente al 5 % de la población humana, con diferentes grados de gravedad. Si no se trata adecuadamente, puede dañar los riñones, los ojos y los vasos sanguíneos, y reduce enormemente la esperanza de vida.

En 1921, dos canadienses, Frederick Banting y Charles Best, aislaron por primera vez la insulina, lo que constituyó uno de los más importantes acontecimientos de la historia de la Medicina. Muchos años antes, dos científicos ale-

La insulina fue, en 1982, la primera hormona que se consiguió obtener mediante ingeniería genética (con técnicas de recombinación del DNA, p. 147) para su consumo humano. La nueva insulina recombinante es estructuralmente idéntica a la humana y además no produce las reacciones inmunológicas que a menudo representaban un serio problema para los diabéticos que tenían que inyectarse la insulina purificada obtenida a partir del páncreas de los cerdos o de las vacas.

manes, J. Von Mering y O. Minkowski, descubrieron que la extirpación quirúrgica del páncreas en los perros provocaba invariablemente graves síntomas de diabetes, que al cabo de unas pocas semanas terminaban produciendo la muerte del animal. Se hicieron varias tentativas para aislar el factor preventivo de la diabetes, pero todas fueron inútiles porque la enérgica acción digestiva de las proteínas, ejercida por las enzimas de la parte exocrina del páncreas, destruía la hormona durante los procesos de extracción. Siguiendo un presentimiento, Banting, en colaboración con Best y su profesor de fisiología J. J. R. Macleod, ligaron los conductos pancreáticos de varios perros. Esto hizo que la porción exocrina del páncreas, cuyas enzimas atacan a la hormona, degenerase, pero los tejidos de los islotes permanecieron intactos, ya que tienen su propio suministro de sangre independiente. Banting y Best extrajeron entonces con éxito la insulina a partir de esta glándula. Inyectándola en otro perro, la insulina rebajaba de forma inmediata el nivel de glucosa en sangre (Figura 37-16). Estos experimentos prepararon el camino para la extracción comercial de insulina en los mataderos, lo que significó que millones de personas con diabetes, anteriormente condenadas a padecer la enfermedad y a la muerte, podían llevar en adelante una vida completamente normal.

El glucagón, la segunda hormona del páncreas, tiene varios efectos sobre el metabolismo de los hidratos de carbono y de las grasas, opuestos a los de la insulina. Por ejemplo, el glucagón incrementa el nivel de glucosa en sangre (por conversión del glucógeno del hígado en

**Figura 37-16**

Charles H. Best y Sir Frederick Banting en 1921, con el primer perro que lograron mantener vivo gracias a la administración de insulina.

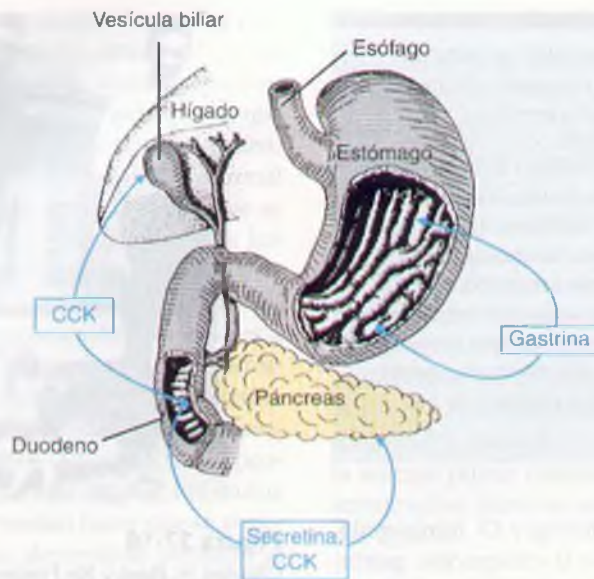
Tomado de J. F. Fulton & L. G. Wilson, *Selected Readings in the History of Physiology*, 1966. Por cortesía de Charles C. Thomas, Publisher, Springfield, Illinois.

glucosa), mientras que la insulina lo rebaja. El glucagón y la insulina no tienen los mismos efectos en todos los vertebrados, y algunos no producen glucagón. El glucagón es un ejemplo de hormona que actúa por medio del sistema segundo mensajero del AMP cíclico.

HORMONAS DE LA DIGESTIÓN

Los procesos digestivos están coordinados por un grupo de hormonas que se producen en el órgano endocrino más difuso del cuerpo, el tracto gastrointestinal. Estas hormonas son ejemplos de las muchas sustancias producidas por los vertebrados, que tienen una función hormonal y que no necesariamente se originan en glándulas endocrinas concretas y bien localizadas. Debido a este origen difuso de las hormonas gastrointestinales (GI), su aislamiento y estudio ha sido muy difícil, y sólo recientemente se están estudiando en profundidad.

Entre las principales hormonas GI se encuentran la gastrina, la colecistoquinina (CCK) y la secretina (Figura 37-17). La **gastrina** es una pequeña hormona polipeptídica, que se produce en las células endocrinas de la porción pilórica del estómago. Se secreta gastrina cuando los alimentos ricos en proteínas entran en el

**Figura 37-17**

Hormonas de la digestión. Las flechas muestran el origen y la diana final de las hormonas gastrointestinales. CCK = colecistoquinina.

estómago. Sus principales acciones son: estimular la secreción de ácido clorhídrico e incrementar la movilidad gástrica. La gastrina es una hormona que, insólitamente, ejerce su acción en el mismo órgano en que se produce. La **CCK** también es una hormona polipeptídica, y tiene una estructura sorprendentemente

similar a la gastrina, lo que sugiere que han surgido por duplicación de genes ancestrales. La CCK tiene al menos tres funciones diferentes: estimula la contracción de la vesícula biliar y, por tanto, incrementa el flujo de sales biliares hacia el interior del intestino; estimula la producción del jugo pancreático, muy rico

en enzimas; y actúa sobre el encéfalo contribuyendo a que se sienta bienestar después de haber comido. La principal acción de la **secretina**, que es la primera hormona que se descubrió (ver el prólogo de este capítulo, p. 746), es estimular la secreción de una secreción pancreática alcalina que neutraliza los ácidos estomacales en su entrada al intestino. También ayuda a la digestión de las grasas inhibiendo la movilidad gástrica e incrementando la producción de bilis.

Recientemente se han aislado otras hormonas GI y se ha determinado su estructura. Todas ellas son péptidos. Ahora se sabe que varios péptidos hormonales están presentes tanto en el tracto GI como en el sistema nervioso central. Una de ellas, la CCK, ha sido encontrada en grandes concentraciones en la corteza cerebral de los mamíferos. Ya que produce una cierta satisfacción después de haber comido (ver más arriba), parece que tiene algún papel en la regulación del apetito. Otros péptidos GI actúan aparentemente como neurotransmisores en el encéfalo. Esta inesperada versatilidad ha permitido ampliar el concepto de las hormonas como moléculas capaces de actuar de diferentes maneras.

Resumen

Las hormonas son mensajeros químicos sintetizados por células endocrinas especiales y transportados por el torrente sanguíneo hasta las células diana, donde influyen en la función de la célula por alteración de procesos bioquímicos concretos. La especificidad de la respuesta está asegurada por la presencia de unas proteínas receptoras, sobre o dentro de las células diana, a las que se unen sólo determinadas hormonas. Los efectos de las hormonas se multiplican enormemente en las células diana por medio de uno de los dos mecanismos básicos de actuación existentes. Muchas hormonas, entre las que se encuentran la epinefrina, el glucagón, la vasopresina y algunas de las hormonas del lóbulo anterior de la hipófisis, provocan la producción de un «segundo mensajero», el AMP cíclico, que retransmite el mensaje de la hormona desde el receptor de superficie hasta la maquinaria bioquímica de la célula diana. Las hormonas esteroideas y las del tiroides actúan por medio de receptores nucleares. Se forma un complejo hormona-receptor que induce la síntesis

de proteínas a través de un ajuste en la transcripción de los genes.

La mayoría de las hormonas de los invertebrados se producen en células neurosecretores. En los invertebrados, el sistema endocrino mejor conocido es el que controla la muda y la metamorfosis en los insectos. Un insecto en desarrollo crece mediante una serie de mudas bajo el control de dos hormonas: una, la hormona de la muda, favorece la muda hasta el adulto, y la otra, la hormona juvenil, favorece la persistencia de las características juveniles. La hormona de la muda está bajo el control de una neurosecreción hormonal del cerebro que se denomina ecdisiotropina.

El sistema endocrino de los vertebrados está coordinado por la hipófisis, cuyo lóbulo anterior produce al menos siete hormonas. Cuatro de ellas son hormonas trópicas que regulan a otras glándulas endocrinas subordinadas: la tirotropina (TSH) que controla la secreción de las hormonas del tiroides; la adrenocorticotropina (ACTH), que estimula la liberación de hormonas esteroideas por parte

de la corteza de la glándula adrenal; y las hormonas foliculo-estimulante (FSH) y luteinizante (LH), que actúan sobre los ovarios y los testículos. Las otras tres, son hormonas de acción directa y son: (1) la prolactina, que tiene diversos papeles, incluida la estimulación de la producción de la leche; (2) la hormona del crecimiento, que controla el desarrollo del cuerpo; y (3) la hormona estimulante de los melanóforos (MSH), que controla la dispersión de los melanóforos en los vertebrados ectotermos. La liberación de todas las hormonas del lóbulo anterior de la hipófisis está regulada, parcialmente, por unos productos de neurosecreción del hipotálamo denominados hormonas liberadoras (o también, hormonas inhibidoras de la liberación). El hipotálamo también produce otras dos neurosecreciones que actúan como hormonas, que son almacenadas y liberadas por el lóbulo posterior de la hipófisis. En los mamíferos, estas dos hormonas son: la oxitocina, que estimula la producción de leche, y la vasopresina (hormona antidiurética), que actúa sobre

el riñón reduciendo la producción de orina. En los anfibios, reptiles y aves, en lugar de la vasopresina, la hormona que controla el equilibrio hídrico es la vasotocina.

La epífisis, que deriva del complejo pineal del diencefalo, produce la hormona melatonina. En muchos vertebrados, la melatonina, cuya producción está muy relacionada con los ciclos de luz y oscuridad, interviene en la regulación de los ritmos circadianos. En los mamíferos cuya actividad reproductora aumenta al hacerlo la duración de los días, y posiblemente también en otros vertebrados, la melatonina regula los ciclos reproductivos estacionales.

Con la reciente aplicación de técnicas radioinmunoquímicas ultrasensibles, se han descubierto muchos neuropéptidos en el encéfalo, algunos de los cuales funcionan en él como neurotransmisores, pero que en otras partes del cuerpo actúan como hormonas. La definición clásica de hormona, ha tenido que ser modificada para poder incluir a otros men-

sajeros químicos, como las prostaglandinas y las citoquinas, que se originan en tejidos que no pueden definirse claramente como glándulas endocrinas.

Varias hormonas tienen importantes papeles en la regulación de las actividades metabólicas celulares. Las dos hormonas tiroideas, tiroxina y triyodotironina, favorecen el crecimiento normal, el desarrollo del sistema nervioso y controlan el ritmo del metabolismo celular. El metabolismo del calcio está regulado principalmente por tres hormonas: la hormona paratiroidea, producida por las glándulas paratiroides, una hormona derivada de la vitamina D, la 1,25-dihidroxitamina D, y la calcitonina, que se produce en el tiroides. La hormona paratiroidea y la 1,25-dihidroxitamina D hacen que aumente el nivel de calcio en el plasma, y la calcitonina hace que dicho nivel disminuya.

Las principales hormonas esteroideas de la corteza de la glándula adrenal son los glucocorticoides, que estimulan la producción de

glucosa a partir de diferentes sustancias, y los mineralocorticoides, que regulan el equilibrio de los electrolitos en la sangre. La médula de la glándula adrenal es donde se sintetizan la epinefrina (adrenalina) y la norepinefrina (noradrenalina), que tienen muchos efectos, entre ellos ayudar al sistema nervioso simpático en las respuestas de emergencia.

El metabolismo de los glúcidos está regulado por la acción de dos hormonas antagónicas del páncreas. La insulina es necesaria para que las células puedan utilizar la glucosa de la sangre y para la asimilación de aminoácidos por parte de los músculos. El glucagón tiene una acción totalmente opuesta a la de la insulina.

Varias hormonas gastrointestinales coordinan las funciones digestivas. Entre ellas se encuentran: la gastrina, que estimula la secreción de ácido por el estómago; la CCK, que estimula la secreción de bilis y de los jugos pancreáticos; y la secretina, que estimula la secreción de bicarbonato por el páncreas e inhibe los movimientos gástricos.

Cuestionario

1. Describa el famoso experimento de Bayliss y Starling que marca el nacimiento de la endocrinología. ¿Cuál fue su hipótesis de trabajo?
2. Defina los siguientes términos: hormona, glándula endocrina, glándula exocrina, molécula receptora de una hormona.
3. Las moléculas receptoras de hormonas son la clave para comprender la especificidad de acción de una hormona sobre la célula diana adecuada. Describa y cite las principales diferencias entre los receptores localizados en la superficie celular y los situados en el núcleo de las células diana. Nombre dos hormonas cuya acción se produzca gracias a cada uno de estos tipos de receptores.
4. ¿Por qué son importantes los mecanismos de retroalimentación en el control de la producción de hormonas? Cite algún ejemplo de hormona que tenga un mecanismo de retroalimentación asociado.
5. Explique cómo interactúan las tres hormonas relacionadas con el crecimiento de los insectos (hormona de la muda, hormona juvenil y hormona cerebral) durante la muda y la metamorfosis.
6. Cite las siete hormonas que se producen en el lóbulo anterior de la hipófisis. ¿Por qué se dice que cuatro de estas hormonas son «hormonas trópicas»? Explique la manera en que las células neurosecretoras del hipotálamo controlan la secreción de las hormonas del lóbulo anterior de la hipófisis.
7. Describa la naturaleza química y la función de las dos hormonas del lóbulo posterior de la hipófisis, la oxitocina y la vasopresina. ¿En qué se diferencia la forma de secreción de estas hormonas de neurosecreción, con respecto a las neurosecreciones del tipo de las hormonas liberadoras que controlan la producción de otras hormonas en el lóbulo anterior de la hipófisis?
8. ¿Cuál es el origen de la epífisis de las aves y mamíferos? Explique el papel de la hormona de la epífisis, la melatonina, en relación con los ritmos reproductivos estacionales de algunos mamíferos. ¿Qué función tiene la melatonina en la especie humana?
9. ¿Qué son las endorfinas y las encefalinas? ¿Qué son las prostaglandinas?
10. ¿Qué funciones tienen las hormonas recientemente descritas que se denominan citoquinas?
11. ¿Cuáles son las dos funciones principales de las hormonas tiroideas?
12. Interprete la gráfica de la Figura 37-11 en la que se representa cómo la PTH y la calcitonina actúan de forma complementaria en el control del nivel de calcio en sangre.
13. Describa las principales funciones de los dos grandes grupos de corticosteroides, los glucocorticoides y mineralocorticoides. ¿Por qué estos nombres llevan implícitas sus respectivas funciones?
14. ¿Dónde se producen las hormonas epinefrina y norepinefrina, y qué relación tienen con el sistema nervioso simpático y con los mecanismos de respuesta ante una emergencia?
15. Explique el papel de las hormonas producidas en los islotes de Langerhans en relación con el nivel de glucosa en sangre. ¿Qué consecuencias tiene la deficiencia de insulina en la enfermedad conocida como diabetes mellitus?
16. Nombre tres hormonas gastrointestinales y explique la manera en que actúan en la coordinación de las funciones digestivas.

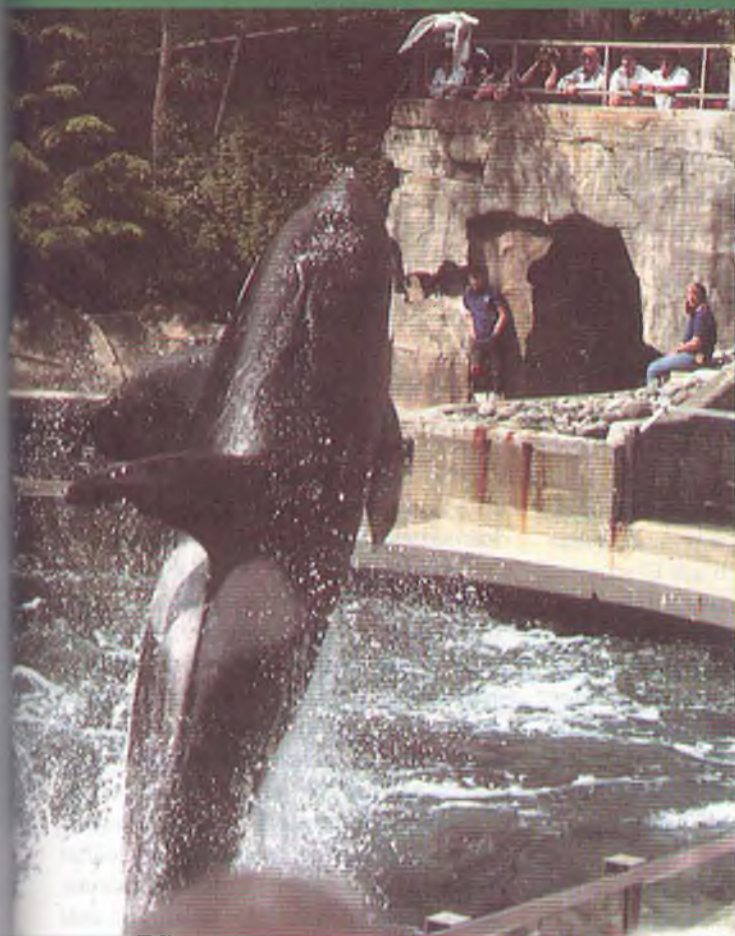
Bibliografía

Ver también la Bibliografía general de la Parte IV, p. 783.

- Bentley, P. J. 1982. Comparative vertebrate endocrinology, ed. 2. Cambridge, Cambridge University Press. *Libro de texto con una buena perspectiva evolutiva.*
- Bohlander, F. F. 1989. Molecular endocrinology, New York, Academic Press. *Excelente síntesis sobre un campo en el que se están produciendo muchos y rápidos cambios.*
- Chester-Jones, I., P. M. Ingleton, and J. G. Phillips (eds.). 1987. Fundamentals of comparative vertebrate endocrinology. New York, Plenum Press. *Con capítulos de diversos colaboradores.*
- Gorbman, A., W. W. Dickhoff, S. R. Vigna, N. B. Clark, and C. Ralph. 1983. Comparative endocrinology. New York, John Wiley & Sons. *Excelente tratado, aunque el estudio comparado se limita a los vertebrados.*
- Hadley, M. E. 1992. Endocrinology, ed. 3. Englewood Cliffs, New Jersey, Prentice-Hall, Inc. *Libro de texto para estudiantes, sobre la endocrinología de los vertebrados.*
- Laufer, H., and G. H. Downer (eds.). 1988. Endocrinology of selected invertebrate types. New York, Alan R. Liss. *Incluye 18 capítulos elaborados por diferentes autores y un capítulo de introducción sobre endocrinología comparada de los invertebrados, desde los radiados hasta los equinodermos.*
- Lienhard, G. E., J. W. Slot, D. E. James, and M. M. Mueckler. 1992. How cells absorb glucose. *Sci. Am.* **266**:89-91 (Jan.). *Sobre la manera en que la insulina regula la función de una molécula transportadora especial que mueve la glucosa a través de las membranas celulares.*
- Snyder, S. H. 1985. The molecular basis of communication between cells. *Sci. Am.* **253**:132-141 (Oct.). *Revisión de la comunicación a base de hormonas en los vertebrados.*

38

Comportamiento animal



La alargada sombra de un hombre

Desde que los hombres pisan la Tierra, sus vidas se han visto afectadas, y por supuesto en estrecha relación, con las de otros animales. Estos han sido cazados, pescados y domesticados, los hemos comido y hemos sido devorados por ellos, se han convertido en animales de compañía, han sido venerados, odiados y temidos, se han immortalizado en el arte, la música y la poesía, han sido combatidos y amados. La mayor o menor supervivencia de los pueblos primitivos dependía en gran parte de lo que sabían de la vida de los animales. Para cazarlos, tenían que conocer las costumbres y la conducta de sus presas. Cuando las sociedades cazadoras primitivas se hicieron agrícolas, mantuvieron sus conocimientos sobre las interrelaciones con otros animales y las necesidades de conocer sus costumbres aumentaron.

Esto aún es evidente hoy día. Los parques zoológicos atraen más visitantes que nunca; los programas de televisión sobre los animales son cada vez más populares; los safaris fotográficos en África son un próspero negocio y hay millones de animales domésticos compartiendo con nosotros las ciudades (en Nueva York viven más de medio millón de perros). Aunque la humanidad siempre se ha interesado por el comportamiento de los animales, la ciencia dedicada a su estudio es una recién llegada a la Biología. Charles Darwin,

con su extraordinaria intuición, abrió el camino para comprender el comportamiento de los animales y mostrar cómo la selección natural puede favorecer determinados patrones de comportamiento para aumentar la supervivencia. La pionera obra de Darwin, *The Expression of the Emotions of Man and Animals*, publicada en 1872, sentó unas bases para el estudio del comportamiento que hoy día aún son utilizadas. Pero el mundo científico no estaba preparado en 1872 para aceptar las intuiciones de Darwin sobre los patrones del comportamiento, y aún menos sobre el hecho de que las estructuras corporales podían ser seleccionadas por ellos y tener su propia historia evolutiva. Tuvieron que pasar 60 años antes de que estos conceptos empezasen a ser aceptados por los científicos dedicados al estudio del comportamiento de los animales.

Fue Ralph Waldo Emerson quien dijo que una disciplina es la alargada sombra de un hombre. La sombra de Charles Darwin es verdaderamente alargada; a partir de él han nacido campos enteros del conocimiento de la Humanidad, como la evolución, la ecología y finalmente, después de una larga gestación, la etología. Él alteró, sobre todo, nuestra manera de pensar sobre nosotros mismos, acerca de la Tierra en que habitamos, y sobre los animales con los que la compartimos. ■

En 1973 se concedió el Premio Nobel de Fisiología y Medicina a tres zoólogos pioneros: Karl von Frisch, Konrad Lorenz y Niko Tinbergen (Figura 38-1). La mención afirma que los tres fueron los principales arquitectos de una nueva ciencia: la **etología**, el estudio científico del com-

portamiento de los animales, en particular bajo condiciones naturales. Esta fue la primera vez que un investigador dedicado a las ciencias de la conducta recibió un galardón, lo que significó el establecimiento de la disciplina dedicada al estudio del comportamiento de los animales, que en realidad tiene sus raíces en los trabajos de Charles Darwin.

LA CIENCIA QUE ESTUDIA EL COMPORTAMIENTO DE LOS ANIMALES

Los biólogos dedicados al estudio del comportamiento se han hecho dos tipos de preguntas: *¿cómo se comportan los animales?* y *¿por qué lo hacen así?* El «cómo», está relacionado con la **causa próxima**, o inmediata. Por ejemplo, un biólogo podría explicar los trinos primaverales de un macho de gorrión, en términos de los mecanismos hormonales o nerviosos implicados. Estas causas fisiológicas del comportamiento, es decir, los mecanismos que el animal emplea para llevar a cabo una conducta, son sus factores próximos. Por contra, puede querer saber para qué le sirven sus trinos al gorrión, y puede intentar conocer los cambios sufridos por los antecesores de estos pájaros para que canten en primavera. Las preguntas sobre el «porqué» tratan de encontrar la **causa última**, es decir, el origen evolutivo y la finalidad de un comportamiento. En realidad son dos aproximaciones diferentes a la comprensión del comportamiento, ya que saber el *cómo* de los trinos del gorrión no está relacionado con la función que desempeñan sus cantos, y viceversa. Los estudiosos del comportamiento animal consideran esta distinción como muy importante. Los estudios de las causas próximas y últimas son tan importantes unos como otros, pero cada uno puede tener un valor limitado para comprender el otro.

El estudio del comportamiento de los animales tiene su origen en diferentes acontecimientos históricos y la forma en que debe realizarse no está universalmente aceptada. Hoy en día pueden reconocerse tres formas diferentes de experimentación para el estudio del comportamiento: la psicología comparada, la etología y la sociobiología. La **psicología comparada** tiene su origen en la búsqueda de leyes generales de comporta-

miento que puedan aplicarse a muchas especies y, a ser posible, también al hombre. Los primeros métodos de investigación, que dependían muchísimo de la deducción, fueron más tarde remplazados por otros procedimientos experimentales repetibles, que se realizan normalmente con representantes de ciertas especies, principalmente ratas blancas, palomas, perros y, en algunos casos, primates. Estos métodos pueden criticarse porque carecen de una perspectiva evolutiva y se centran demasiado en las ratas blancas como modelo para otros organismos, por lo que muchos investigadores llevan a cabo estudios comparados más fieles, algunos de los cuales se realizan en la naturaleza y no en el laboratorio.

El objeto del segundo procedimiento, la **etología**, es describir el comportamiento de un animal en su *hábitat natural*. La mayoría de los etólogos también son zoólogos. Su laboratorio no tiene puertas, y los primeros etólogos obtuvieron los datos de sus estudios de observaciones de campo. Éstos también realizaron algunos experimentos, muchas veces con las variables que proporcionaba la naturaleza, pero cada día más etólogos manipulan dichas variables para sus propósitos, usando modelos de animales, empleando grabaciones de los sonidos de los animales, alterando el hábitat, etc. Los etólogos modernos también realizan muchos de sus experimentos en el laboratorio, donde pueden evaluar sus predicciones bajo condiciones muy controladas. No obstante, por regla general los etólogos ponen un cuidado especial para comparar las observaciones realizadas en el laboratorio con las obtenidas para los animales salvajes en ambientes naturales no alterados.

La etología da una mayor importancia a los factores últimos que afectan al comportamiento. Una de las grandes contribuciones de von Frisch, Lorenz y Tinbergen fue demostrar que los rasgos del comportamiento eran entidades que se podían medir, igual que los rasgos anatómicos o fisiológicos. Esto ha llegado a ser el principio fundamental de la etología: los rasgos del comportamiento pueden aislarse y medirse, y tiene su propia historia evolutiva.

La **sociobiología**, el estudio etológico del comportamiento social, tiene su origen en la obra de E. O. Wilson publicada



A



B



C

Figura 38-1

Los pioneros de la ciencia de la etología. **A**, Konrad Lorenz (1903-1989). **B**, Karl von Frisch (1886-1982). **C**, Niko Tinbergen (1907-1988).

en 1975: *Sociobiology: The New Synthesis*. Wilson describe la conducta social como la comunicación recíproca de naturaleza cooperativa (más allá de la actividad meramente sexual) que permite a un grupo de organismos de la misma especie organizarse de manera que todos salgan beneficiados. En un sistema de interacciones sociales complejas, los individuos tienen una gran dependencia de los demás en su vida diaria. Aunque el comportamiento social está presente en muchos grupos de animales, Wilson considera cuatro «pináculos» de complejidad del comportamiento social: (1) Las colonias de invertebrados como las de la fragata portuguesa (*Phaethon rubricauda*, p. 265), que están formadas por organismos individuales estrechamente unidos unos con otros; (2) los insectos sociales como las hormigas, abejas y termitas, que han desarrollado unos complejos sistemas de comunicación; (3) los mamíferos no humanos, como los delfines, elefantes y algunos primates, que poseen unos sistemas sociales muy desarrollados; y (4) las sociedades humanas.

La inclusión por parte de Wilson del comportamiento humano en la sociobiología, haciendo referencia a la base genética de muchas facetas del comportamiento social en el hombre, ha sido muy criticada. El complejo sistema de interacciones sociales humanas, incluidas las religiosas, económicas, y algunas características indeseables, como el racismo, la discriminación sexual o la guerra, son propiedades que tienen su origen en la cultura del hombre y en su historia (p. 6). ¿Qué sentido tiene buscar una base genética o una justificación a estas facetas? Muchos contestarían: «ninguno», y recurrirían a la sociología, antes que a la sociobiología, para comprender parte de las complejas facetas desarrolladas a partir de las sociedades humanas.

DESCRIPCIÓN DEL COMPORTAMIENTO: PRINCIPIOS DE LA ETOLOGÍA CLÁSICA

Los etólogos, mediante el análisis paso a paso de la conducta de los animales, tratan de averiguar los componentes relativamente invariables del comportamiento. A partir de tales estudios surgieron diversos conceptos que se popularizaron por vez primera con el

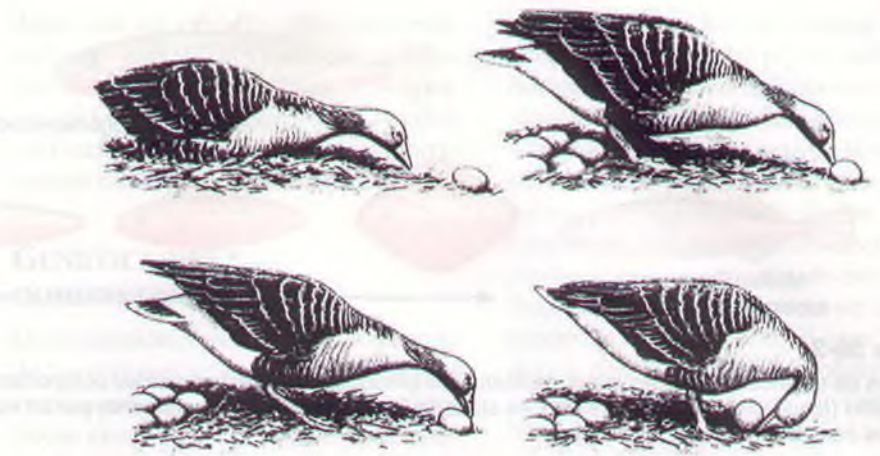


Figura 38-2
Movimiento de rodar el huevo del ganso (*Anser anser*).

importante libro de Tinbergen *The Study of Instinct* (1951).

Se puede hacer una primera aproximación a dichos conceptos básicos de la etología tomando como ejemplo la respuesta de «rodar el huevo» del ganso común, descrita por Lorenz y Tinbergen en un conocido trabajo que publicaron en 1938 (Figura 38-2). Cuando Lorenz y Tinbergen colocaban un huevo a poca distancia de una hembra de ganso en su nido, ésta alargaba el cuello hasta tocar el huevo con el pico, entonces contraía el cuello empujando cuidadosamente el huevo hasta depositarlo en su nido.

Aunque esta conducta parece inteligente, Tinbergen y Lorenz comprobaron que si se quitaba el huevo al ganso después de haberse iniciado su recuperación, o si un huevo que estaba siendo recuperado resbalaba y caía rodando por el plano inclinado del nido, la hembra continuaba el movimiento de recuperación, sin el huevo, hasta instalarse confortablemente en su nido. Entonces, en vista de que no lo había conseguido, iniciaba de nuevo toda la pauta de recuperación.

De esta forma el ave seguía una pauta de comportamiento de rodar el huevo como si fuese un programa que debe completarse una vez iniciado. Lorenz y Tinbergen denominaron a este tipo de conducta, patrón de acción «fija»: un movimiento casi siempre invariable en su ejecución. Una conducta de este tipo, llevada a cabo de manera muy ordenada y con una secuencia predecible, se denomina **conducta estereotipada**. Por supuesto, una conducta estereotipada

puede no ser realizada de forma idéntica en todas las ocasiones, pero puede reconocerse aunque se lleve a cabo de forma inadecuada. Posteriores experimentos de Tinbergen demostraron que la hembra de ganso no distingue lo que está recuperando. Casi cualquier objeto redondo y liso colocado cerca de su nido inducía la conducta de recuperación del «huevo»; incluso un pequeño juguete para perros y un gran balón amarillo fueron sumisamente recuperados. Pero una vez que se posó sobre tales objetos, obviamente no tenían la forma adecuada y terminó por deshacerse de ellos.

Lorenz y Tinbergen comprendieron que la presencia del huevo fuera del nido podía actuar como un estímulo, o disparador, que provoca la conducta de rodar el huevo. Lorenz denominó **liberador** a tal estímulo, un hecho simple en el entorno que puede inducir la realización de un determinado comportamiento innato. Ya que el animal responde habitualmente a algún aspecto concreto del liberador (por ejemplo, un sonido, una forma o un color), este estímulo eficaz fue denominado **estímulo señal**. Los etólogos han descrito cientos de ejemplos de estímulos señal. En muchos casos, la respuesta puede predecirse con bastante exactitud. Por ejemplo, el grito de alarma de los adultos de la gaviota argentea hace que los pollos se agachen y permanezcan totalmente inmóviles en sus nidos. Por citar un ejemplo visto en el capítulo anterior (p. 737), ciertas mariposas nocturnas realizan maniobras evasivas o se posan en el suelo cuando detectan los gritos

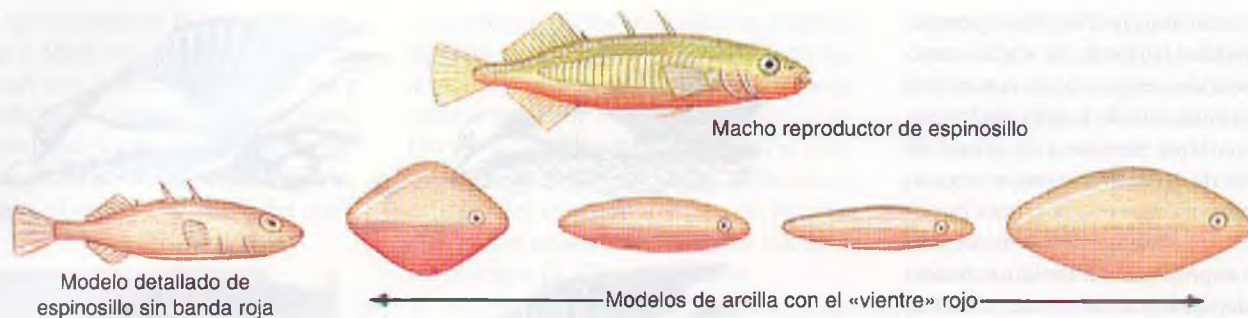


Figura 38-3

Modelos de espinosillo (*Gasterosteus aculeatus*) empleados para el estudio de su comportamiento territorial. El modelo detallado de espinosillo (izquierda), sin el vientre rojo, es atacado mucho menos frecuentemente por un macho territorial que los otros cuatro modelos sencillos con el vientre rojo.

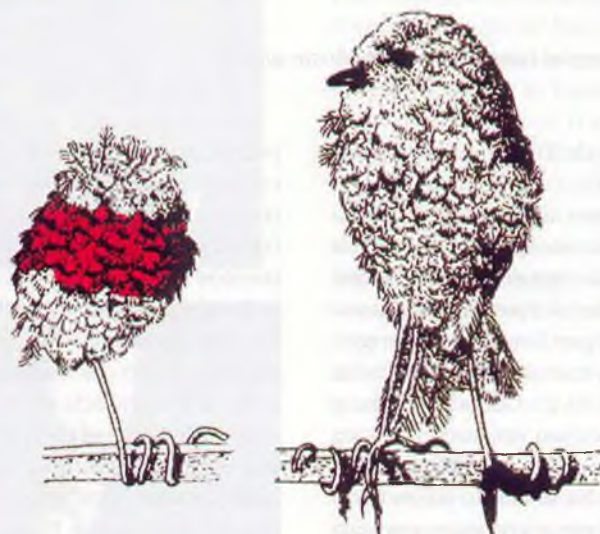


Figura 38-4

Dos modelos de petirrojo inglés. El montón de plumas rojas es atacado por los petirrojos machos, mientras que el joven disecado (a la derecha), sin la pechuga roja, es ignorado.

ultrasónicos de los murciélagos que se alimentan de ellas; el resto de los sonidos no producen dicha respuesta.

Estos ejemplos son indicativos de la naturaleza predecible y programada de muchos de los comportamientos de los animales. Esto es aún más evidente, incluso, cuando el comportamiento estereotipado no es el apropiado. Durante la primavera, el espinosillo macho selecciona un territorio que defiende vigorosamente contra otros machos. El vientre de los machos se colorea entonces muy vivamente de rojo, y al aproximarse un macho a otro, el colorido de los vientres provoca la adopción de una serie de posturas intimidatorias, o incluso la agresión. Tinbergen sospechó que el colorido del vientre del macho actuaba como liberador para la agresión, lo que comprobó pasando una postal con un camión rojo por la superficie de los cristales del acua-

rio, que indujo los ataques de los machos. Tinbergen continuó sus experimentos utilizando una serie de modelos que enseñaba a los machos. Encontró que éstos atacaban a todos los modelos con una banda «ventral» roja, e incluso una masa informe de cera con la parte inferior roja fue atacada. A pesar de todo, un modelo muy detallado, que se parecía mucho al propio espinosillo, pero cuyo vientre no era rojo, fue ignorado (Figura 38-3). Tinbergen descubrió otros ejemplos de conductas estereotipadas provocadas por estímulos señal simples. Por ejemplo, un macho de petirrojo ataca furiosamente a un montón de plumas rojas colocadas en su territorio, pero ignora a un joven disecado sin plumas rojas (Figura 38-4).

Hemos visto en los ejemplos anteriores el coste de las conductas programadas, ya que pueden producirse respuestas inapropiadas. Afortunadamente para

el espinosillo de vientre rojo y para el petirrojo, sus respuestas agresivas hacia los «objetos» rojos son en la mayor parte de las ocasiones las apropiadas, ya que en sus respectivos hábitat los «objetos» rojos son muy infrecuentes. Pero ¿por qué éstos y otros animales no *razonan* sobre la respuesta correcta, en lugar de confiar en tales respuestas automáticas? Bajo condiciones relativamente estables y predecibles, las respuestas automáticas preestablecidas pueden ser las más adecuadas. Pensar o aprender la respuesta correcta llevaría demasiado tiempo. Los liberadores tienen la ventaja de que la atención del animal puede centrarse sobre señales concretas, y los estímulos señal para los comportamientos automáticos estereotipados permiten a un animal responder rápidamente, cuando la velocidad puede ser esencial para la supervivencia.

CONTROL DEL COMPORTAMIENTO

Desde el principio, la naturaleza casi siempre invariable y predecible de las conductas estereotipadas, sugirió a los etólogos que se trataba de comportamientos heredados o **innatos**. Muchos tipos de comportamientos estereotipados aparecen inesperadamente en los animales inexpertos y son indistinguibles de las mismas conductas ejecutadas por individuos más viejos y experimentados. Las arañas «saben» cómo tejer sus telas sin adiestramiento, y los grillos machos «saben» cómo cortejar a las hembras sin haber recibido lecciones de otros grillos más experimentados y sin haberlo intentado antes. Para tales conductas se aplica el término innato, o instintivo. Estos términos sugieren que estos tipos de patro-

nes de conducta están absolutamente pre-fijados y se desarrollan siempre de la misma manera, independientemente del ambiente. Esta idea, conocida como teoría del instinto, no goza del favor de los estudiosos del comportamiento, ya que no se puede demostrar que una conducta se desarrolle independientemente de la experiencia. Los críticos de esta teoría del instinto argumentan que todas las formas de comportamiento dependen de una interacción entre el organismo y su entorno, empezando por el huevo fecundado. Los genes codifican la síntesis de las proteínas y no directamente un comportamiento. Incluso en las arañas que tejen su tela o en los grillos que cortejan a las hembras, el ambiente tiene que tener alguna influencia. En función del diferente entorno en que se desarrolla, un comportamiento puede ser diferente.

No obstante, parece fuera de toda duda que muchas secuencias complejas del comportamiento de algunos invertebrados son, en su ejecución, prácticamente invariables, no son fruto de un aprendizaje, y parece que se desarrollan como si estuviesen programadas siguiendo una serie de reglas. Es fácil comprender por qué una conducta instintiva es importante para la supervivencia, especialmente en los animales que nunca conocen a sus progenitores. Éstos deben estar preparados para responder inmediata y correctamente en su mundo, tan pronto como nacen. También parece evi-

dente que los animales más complejos, con vidas más largas y que son cuidados por sus padres, o que tienen otras oportunidades de interacción social, pueden perfeccionar o cambiar su comportamiento mediante el aprendizaje.

GENÉTICA DEL COMPORTAMIENTO

La transmisión hereditaria de la mayoría de los comportamientos innatos es bastante compleja; no obstante, hay unos pocos ejemplos de diferentes conductas de algunas especies que siguen una herencia mendeliana simple desde los padres hasta sus descendientes. Quizás el ejemplo más convincente es la heredabilidad de la conducta higiénica de las abejas. Las abejas pueden padecer una enfermedad producida por una bacteria (*Bacillus larvae*), las «larvas sucias». La larva de abeja que contrae esta enfermedad muere. Si las abejas eliminan de la colmena las larvas muertas reducen la probabilidad de que la infección se extienda.

Algunos tipos de abejas, denominadas «limpiadoras» o «higiénicas», destapan las celdillas en las que hay larvas podridas y las sacan fuera de la colmena. W. C. Rothenbuhler encontró que hay dos componentes en este comportamiento: en primer lugar la apertura de la tapa de las celdillas, y en segundo lugar la eliminación de las larvas muertas. Las abejas limpiadoras son homocigóticas recesivas para dos genes

diferentes. La conducta de destapar las celdillas es llevada a cabo por los individuos homocigóticos para el alelo recesivo, *u*, del primero de los genes, y la conducta de eliminación de las larvas muertas la realizan los individuos homocigóticos para el alelo recesivo, *r*, del segundo de los genes. Cuando Rothenbuhler cruzó abejas limpiadoras (*u/u r/r*) con otras de estirpes no limpiadoras (*U/U R/R*), pudo ver que los heterocigóticos (*U/u R/r*) no eran limpiadores. Así, sólo las abejas obreras que poseen ambos genes en su condición homocigótica recesiva realizan el comportamiento completo. Inmediatamente después, Rothenbuhler realizó un «retrocruzamiento» entre los heterocigóticos y sus padres de estirpes limpiadoras. Como era de esperar si la conducta higiénica se transmitía por la variación alélica de dos genes, obtuvo cuatro tipos diferentes de abejas. Aproximadamente la cuarta parte resultaron ser homocigóticas recesivas para *u* y para *r* y realizaban la conducta de limpieza completa: destapaban las celdillas y eliminaban las larvas muertas. Otra cuarta parte de los descendientes (*u/u R/r* o *U/u R/R*) destapaban las celdillas pero no eliminaban las larvas muertas. Otra cuarta parte (*U/u r/r* o *U/U r/r*) no destapaban las celdillas, pero eliminaban las larvas muertas si otras obreras las destapaban. Las obreras homocigóticas o heterocigóticas para los alelos dominantes de ambos genes (*U/u R/R*) no realizaban ninguna de las partes del comportamiento de limpieza (Figura 38-5).

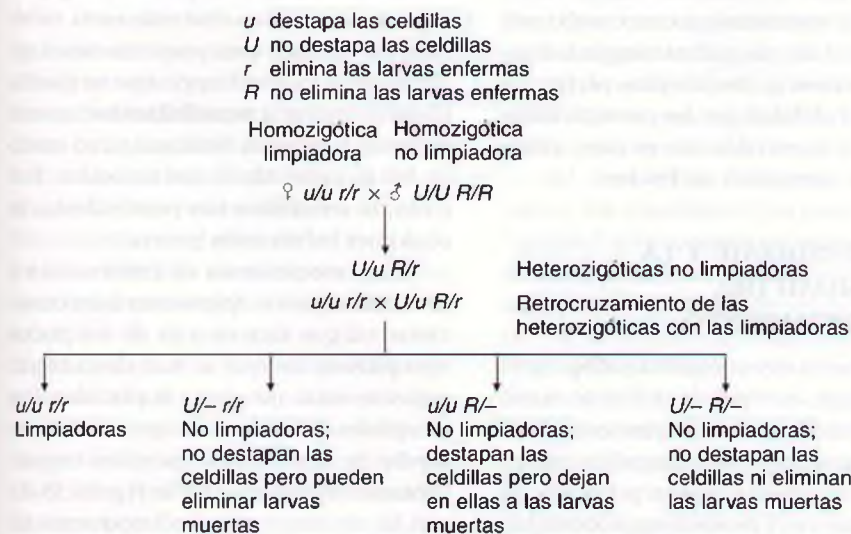


Figura 38-5

La genética de la conducta higiénica de las abejas, tal como fue demostrada por W. C. Rothenbuhler. Los resultados que se exponen se basan en que este comportamiento depende de dos genes independientes, uno relacionado con la conducta de destapar las celdillas en las que hay larvas muertas, y otro relacionado con la eliminación de dichas larvas. Ver en el texto una explicación más detallada.

**Figura 38-6**

Comportamiento confuso en los híbridos de los periquitos inseparables (*Agapornis* sp.). El periquito de cara de melocotón transporta los materiales para construir el nido entre sus plumas; el periquito de Fischer los transporta con el pico. Los híbridos intentan el transporte por ambos métodos, pero no logran realizar ninguno satisfactoriamente.

Estos resultados muestran claramente que cada componente de la conducta de limpieza está asociado con la segregación independiente de un gen.

La mayoría de los patrones de comportamiento heredados no se deben a segregaciones simples e independientes; no obstante, los híbridos, por regla general tienen unos comportamientos intermedios o confusos. W. C. Dilger realizó un estudio ya clásico sobre el efecto del cruzamiento en la conducta de construcción del nido por parte de diferentes especies de periquitos inseparables. Se trata de unos pequeños psitaciformes del género *Agapornis* (Figura 38-6), en los que cada especie realiza un cortejo diferente y utiliza una técnica distinta para transportar los materiales con los que construye su nido. El periquito de Fischer (*A. personata fisheri*) corta largas tiras de vegetación y las transporta una a una hasta el nido en construcción. El periquito de cara de melocotón (*A. roseicollis*) transporta cada vez varias tiras de materiales para el nido, sujetándolas entre las plumas de la rabadilla y la espalda. Dilger pudo conseguir el cruzamiento entre ejemplares de estas dos especies, y encontró que los híbridos tenían una gran confusión a la hora de transportar los

materiales para construir sus nidos, ya que tenían tendencia a llevarlos entre las plumas (herencia de los periquitos de cara de melocotón), pero también a transportarlos con el pico (herencia del periquito de Fischer) (Figura 38-6). Intentaban tanto esconderlos entre las plumas como cogerlos con el pico, pero no conseguían hacer correctamente ninguna de las dos cosas. Los híbridos habían heredado un comportamiento intermedio con respecto al de sus padres. Según adquirían experiencia, los híbridos perfeccionaban la habilidad que les permitía transportar los materiales con el pico, como hacen los periquitos de Fischer.

EL APRENDIZAJE Y LA DIVERSIDAD DEL COMPORTAMIENTO

Otro aspecto del comportamiento es el aprendizaje, que puede definirse como la modificación del comportamiento debida a la experiencia. Un magnífico modelo para el estudio de los procesos de aprendizaje es el molusco opistobranquio marino *Aplysia* (Figura 38-7), animal con el que E. R. Kandel y sus colaboradores han realizado numerosos experimentos. La branquia de *Aplysia* está parcialmen-

**Figura 38-7**

La liebre de mar *Aplysia* sp., un molusco gasterópodo opistobranquio con el que se han realizado numerosos estudios de neurofisiología y sobre el comportamiento.

te recubierta por un pliegue del manto y comunica con el exterior a través de un sifón (Figura 38-8). Si se le pincha en el sifón, *Aplysia* retrae dicho sifón y la branquia, y los recoge en la cavidad del manto. Esta respuesta de protección simple, conocida como reflejo de retracción de la branquia, puede repetirse cuando *Aplysia* vuelve a extender su sifón. Pero si se pincha el sifón repetidamente, *Aplysia* disminuye su respuesta de retracción de la branquia y finalmente llega a ignorar tal estímulo. Este tipo de comportamiento aprendido se denomina **habituación**. Si ahora se aplica a la *Aplysia* un estímulo nocivo diferente en la cabeza (por ejemplo una pequeña descarga eléctrica) al mismo tiempo que se pincha el sifón, vuelve a **sensibilizarse** ante el estímulo y retrae la branquia tanto como lo hacía antes de la habituación. Por tanto, la sensibilización puede deshacer cualquier habituación previa.

Estos mecanismos de habituación y sensibilización en *Aplysia* son bien conocidos, ya que éste es uno de los pocos ejemplos en los que se han descubierto todas las rutas nerviosas implicadas. Los receptores del sifón están conectados por medio de neuronas sensoriales (representadas en amarillo en la Figura 38-8), con las neuronas motoras (representadas en azul en la Figura 38-8), que inervan los músculos retractores de la branquia y los músculos del manto. Kandel encontró que la estimulación repetida en el

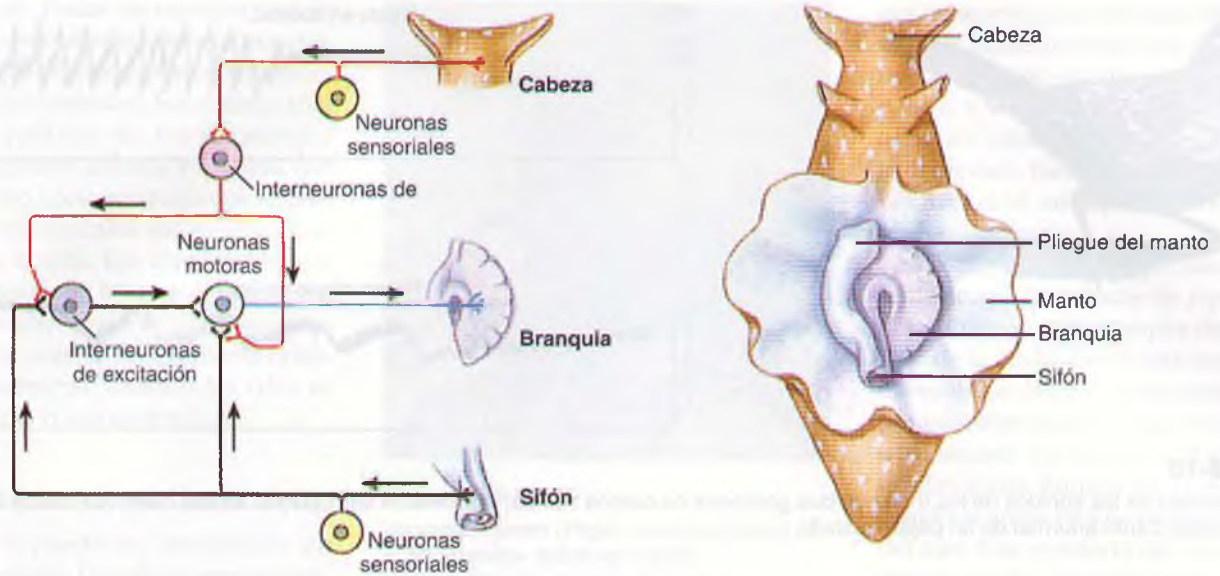


Figura 38-8

Circuito nervioso implicado en la habituación y sensibilización en el reflejo de retracción de la branquia en el molusco marino *Aplysia*. Ver explicación en el texto.

sifón hacía que disminuyese la liberación de transmisores sinápticos por parte de las neuronas sensoriales. Estas continúan excitándose cuando se estimula el sifón, pero dejan de liberar los neurotransmisores en las sinapsis, por lo que el sistema deja de responder.

La sensibilización necesita de la actuación de otro tipo de neuronas denominadas interneuronas de facilitación. Estas conectan las neuronas sensoriales de la cabeza con las neuronas motoras que inervan los músculos retractores de la branquia y del manto (Figura 38-8). Cuando se estimulan las neuronas sensoriales de la cabeza con una descarga eléctrica, el impulso que llega hasta las interneuronas de facilitación (representadas en morado en la Figura 38-8), hace que *auge* la cantidad de neurotransmisores liberados por las neuronas sensoriales del sifón. Esto incrementa el nivel de excitación de las interneuronas de excitación y de las neuronas motoras que se dirigen hacia los músculos de la branquia y del manto. Ahora las neuronas motoras pueden estimularse mucho más rápidamente que antes. El sistema está ahora sensibilizado, ya que cualquier estímulo que se aplique en el sifón produce una fuerte respuesta de retracción de la branquia.

Los estudios de Kandel y colaboradores sobre la habituación y sensibilización en *Aplysia* representan unos de los trabajos mejor realizados sobre los mecanismos

nerviosos y moleculares relacionados con el aprendizaje. Los estudios de Kandel indican que la mayor o menor fuerza del reflejo de retracción de la branquia implica cambios en los niveles de transmisores existentes en las sinapsis. No obstante, se sabe que algunos tipos de aprendizaje más complejos necesitan de la formación de nuevos componentes nerviosos y nuevas conexiones, así como una serie de cambios en los circuitos ya existentes.

Impronta

Otro tipo de comportamiento aprendido es la **impronta**, la adquisición de un patrón de comportamiento estable en un animal joven por exposición a un estímulo concreto durante un período crítico del desarrollo. Nada más salir del huevo, los ansarinos o los patitos son lo bastante fuertes como para andar, siguiendo a su madre fuera del nido. Después de seguir a su madre durante un cierto tiempo, ya no seguirán a ningún otro animal (Figura 38-9). Pero si eclosionan en una incubadora o si la madre es separada de sus huevos en el momento de la eclosión, los ansarinos siguen al primer objeto grande y móvil que ven. Cuando han crecido, los jóvenes gansos prefieren a su «madre» artificial antes que a cualquier otra cosa, incluyendo a su auténtica madre. Se dice que los ansarinos quedan «troquelados» o «improntados» por la madre artificial.



Figura 38-9

Ganso del Canadá, *Branta canadensis*, con sus jóvenes improntados.

La impronta ya fue observada, en época tan temprana como en el siglo I después de Jesucristo, cuando el naturalista romano Plinio el Viejo escribió sobre «un ganso que seguía a Lacides, tan fielmente como si fuese un perro». Konrad Lorenz fue el primero en estudiar, objetivamente y sistemáticamente, el fenómeno de la impronta. Cuando Lorenz criaba a mano a los pequeños ansarinos, éstos formaban un vínculo inmediato y permanente con él, y le seguían a donde quiera que fuese (Figura 38-1A). Ya no podían ser inducidos a seguir a su propia madre o a otra persona. Lorenz descubrió que el período de impronta se reduce a un breve momento sensitivo en la primera etapa de la vida del individuo, y que una vez que se establece se mantiene de por vida.

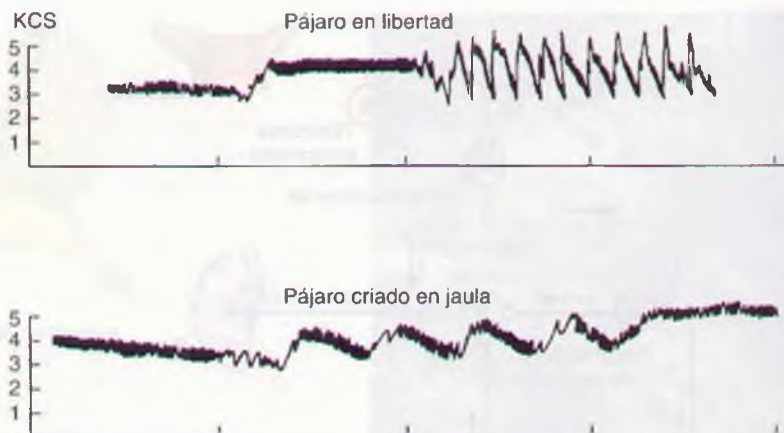


Figura 38-10

Espectrogramas de los sonidos de los trinos de dos gorriónes de corona blanca, *Zonotrichia leucophrys*. Arriba, canto normal de un pájaro silvestre; abajo, canto anormal de un pájaro aislado.

Lo que demuestra la impronta es que el encéfalo del ganso o del pato (como el de otras muchas aves y mamíferos en los que se producen conductas similares) está desarrollado para posibilitar la impronta. La selección natural favorece la evolución de animales que tienen una estructura encefálica que puede troquelarse en este sentido, ya que seguir a la madre y obedecer sus órdenes es importante para la supervivencia. El hecho de que un ansarino pueda quedar improntado, en condiciones artificiales, por un juguete mecánico con forma de pato o por una persona, es el precio de este sistema, pero es un precio tolerable, ya que los ansarinos raramente se van a encontrar ante tales estímulos en su ambiente natural. Las ventajas de la seguridad de este sistema, tienen un mayor peso que las desventajas derivadas de su simplicidad.

Citemos un último ejemplo para completar nuestras consideraciones sobre el aprendizaje. Los machos de muchas especies de pájaros tienen unos cantos territoriales característicos, que distinguen a los cantores de los de otras especies y que pregonan sus derechos territoriales ante los machos de su misma especie. Como otros muchos pájaros cantores, los machos de gorrión de corona blanca pueden aprender el canto propio de su especie oyendo trinar a su padre. Si el gorrión es criado en una jaula y se le aísla acústicamente en el laboratorio, desarrolla un trino anormal (Figura 38-10); pero si al pájaro aislado se le permite escuchar grabaciones con el canto normal de su especie durante un período crítico que va

desde los 10 a los 50 días después del nacimiento, aprende a cantar normalmente. Pueden incluso llegar a imitar los «dialectos» locales que escuchan.

Según esto, puede parecer que el canto característico está determinado sólo por el aprendizaje. No obstante, si durante el período crítico del aprendizaje se reproducen junto al macho de gorrión aislado grabaciones con los cantos de otras especies, incluso muy próximas a la suya, no aprende ningún trino. Solamente puede aprender el de su propia especie. Aprendiendo un canto incorrecto se podría producir un caos de conductas, y la selección natural eliminaría rápidamente esos genotipos que permiten que se produzcan tales errores.

COMPORTAMIENTO SOCIAL

Cuando pensamos en los animales «sociales», probablemente los primeros de los que nos acordamos son las abejas y sus colonias tan estructuradas, los rebaños de antílopes pastando en las praderas de África (Figura 38-11), los bancos de arengues o las grandes bandadas de estorninos. Pero el comportamiento social no se limita a estos ejemplos de animales *de la misma especie*, que viven juntos y en los que cada individuo influye en los demás.

En un sentido amplio, cualquier tipo de interacción que resulte de la respuesta de un animal ante otro de la misma especie, representa un comportamiento social. Incluso la lucha entre un par de machos rivales por la conquista de una



Figura 38-11

Manada mixta de topis y cebras comunes, pastando en una sabana del África tropical.

hembra es un comportamiento social, aunque nuestra predisposición a compararlo con el comportamiento humano pueda llevarnos a considerar tal conducta como antisocial. Las agregaciones sociales sólo son una de las formas de conducta social, y no todas las agregaciones de animales son sociales.

Las nubes de polillas alrededor de una luz por la noche, los percebes adheridos a un flotador común, o las truchas que eclosionan en el pozo más fresco de un río, son agrupaciones de animales que se deben a estímulos ambientales. Por otra parte, las agregaciones sociales dependen de estímulos que proceden de los mismos animales. Estos permanecen y actúan juntos, influyéndose unos a otros.

No todos los animales que presentan una cierta sociabilidad tienen el mismo

grado social. Todas las especies que se reproducen sexualmente deben cooperar, al menos, para conseguir la fecundación, y en muchos animales, los adultos sólo se asocian para este fin. Por el contrario, los cisnes, gansos, albatros y castores, por nombrar sólo unos pocos ejemplos, establecen fuertes vínculos monógamos que duran toda la vida. Los vínculos sociales más duraderos son los que se establecen entre las madres y sus crías, y estos vínculos en las aves y los mamíferos finalizan, normalmente, cuando las crías se independizan o son destetadas.

VENTAJAS DE LA SOCIABILIDAD

Vivir juntos puede ser beneficioso en muchos sentidos. Una de las ventajas evidentes de la agregación social es la defensa, tanto activa como pasiva, ante los depredadores. Los bueyes almizcleros, que forman un círculo de defensa pasiva cuando se ven amenazados por una manada de lobos, son mucho menos vulnerables que un individuo que se enfrenta aisladamente a sus enemigos.

Como ejemplo de defensa activa, una colonia de cría de gaviotas, alertada por los gritos de alarma de algunos individuos, ataca *en masa* a los depredadores; esto seguramente desanimará al posible depredador más eficazmente que el ataque de un único individuo. Los miembros de una colonia de perrillos de las praderas, aunque divididos en unidades familiares denominadas camarillas, cuando se ven amenazados por algún peligro cooperan avisándose unos a otros con un ladrido especial. De esta forma, cada individuo de la sociedad se aprovecha de los ojos, los oídos y el olfato de todos los demás miembros del grupo.

Vivir en sociedad ofrece diversas ventajas a los animales para la reproducción. Facilita los encuentros entre machos y hembras, lo que en los animales solitarios puede suponer un gran gasto de tiempo y energía. La agrupación social ayuda a sincronizar el comportamiento reproductor, mediante la estimulación mutua entre los diferentes individuos. En las aves coloniales, los cantos y pavoneos de los individuos durante el cortejo ponen en marcha unos cambios endocrinos prerreproductores en otros individuos de la colonia. Puesto que hay una mayor estimulación social, las grandes colonias



Figura 38-12

Un papión joven (*Papio cynocephalus*) «cabalgando» sobre su madre. Posteriormente, cuando el joven sea destetado, el vínculo madre-hijo se debilita y será rechazado cuando intente «cabalgar» sobre su madre.

de gaviotas tienen más polluelos por nido que las colonias pequeñas. Además, el cuidado de las crías por parte de los padres en los animales sociales incrementa la supervivencia de la prole (Figura 38-12). La vida en sociedad permite que los individuos se ayuden unos a otros y compartan la comida con los más jóvenes, aunque no sean los propios. Tales interacciones en una sociedad tienen como consecuencia algunas conductas cooperativas complejas entre los padres, sus crías y sus parientes.

De las muchas ventajas de la organización social que los etólogos han encontrado, sólo podemos mencionar unas pocas en este breve capítulo: cooperación en la captura de las presas; agruparse para soportar mejor las condicio-

En las Islas Galápagos, durante el último siglo, la caza de las tortugas gigantes por parte del hombre ha reducido tanto la población en una de las islas, que los pocos machos y hembras supervivientes rara vez se encuentran, si es que alguna vez logran hacerlo, para aparearse. ¡Los líquenes crecen sobre el espaldar de las hembras, ya que no hay machos que los raspen durante el apareamiento! Algunos investigadores altruistas, para salvarlas de su segura extinción, reúnen a las tortugas en corrales cerrados, donde han empezado a reproducirse.

nes meteorológicas adversas; división del trabajo, especialmente bien desarrollada en los insectos sociales con sistemas de castas; y la posibilidad de aprender y transmitir informaciones útiles a través de la sociedad. Esta última ventaja de la organización social se discute en el siguiente ejemplo.

Los observadores de una colonia seminatural de macacos de Japón cuentan un interesante ejemplo de transmisión de la tradición en una sociedad: A los macacos de una colonia insular se les suministraban patatas y trigo en un comedero situado en una playa. Un día, una hembra joven, llamada Imo, fue vista limpiando la arena de una patata en el agua del mar. Esta conducta fue rápidamente imitada por los compañeros de juegos de Imo, y más tarde también fue imitada por su propia madre. Posteriormente, cuando los jóvenes miembros de la tropa fueron madres, se metían en el agua para lavar sus patatas; sus descendientes les imitaron sin vacilación. Esta tradición quedó firmemente establecida en la tropa (Figura 38-13).

Algunos años después, Imo, ya adulta, descubrió que podía separar el trigo de la arena sacudiendo un puñado de trigo arenoso en el agua; como la arena se hundía en el agua, podía recoger rápidamente el trigo flotante para comerse-



Figura 38-13

Macaco japonés lavando patatas. Esta tradición fue iniciada por una hembra joven llamada Imo, que empezó a limpiar la arena de las patatas, lavándolas antes de comerlas. Los miembros más jóvenes de la tropa, rápidamente imitaron este comportamiento.

lo. De nuevo, a los pocos años, el limpiar el trigo se había convertido en una tradición para la tropa.

Los individuos que estaban al mismo nivel o por debajo del de Imo en la jerarquía social, copiaron sus innovaciones muy fácilmente. Los machos adultos, superiores en la jerarquía social, no quisieron adoptar estas prácticas, sino que continuaron separando trabajosamente los húmedos granos de arena pegados a las patatas y recorriendo la playa para encontrar algunos granos de trigo aislados.

La vida en sociedad también tiene algunas desventajas con respecto a la vida en solitario que llevan algunos animales. Para las especies que se libran de sus depredadores gracias al camuflaje, resulta ventajoso que sus individuos vivan distanciados unos de otros. Para los grandes depredadores, vivir en solitario también representa una ventaja, aunque por una razón bien diferente: la necesidad de un gran abastecimiento de presas. De esta forma no hay una ventaja adaptativa decisiva para la vida en sociedad, de manera que exista una selección inevitable contra la vida solitaria. Depende de la situación ecológica.

AGRESIÓN Y DOMINANCIA

Muchas especies de animales son sociales a causa de las numerosas ventajas que proporciona la sociabilidad; para ello es necesaria la cooperación. Al mismo tiempo, los animales, igual que los gobiernos, tienden a defender sus propios intereses. En concreto, compiten unos con otros por los limitados recursos comunes, que todos necesitan para vivir. Los animales pueden competir por la comida, el agua, la pareja sexual o el refugio, cuando tales recursos existen en cantidades limitadas y por tanto, son cosas por las que merece la pena luchar.

La mayor parte de los animales lo que hacen para resolver las rivalidades es lo que se denomina **agresión**, que puede definirse como una acción física ofensiva o de amenaza, que obliga a otros a abandonar algo que es de su propiedad. Muchos etólogos consideran que la agresión es una parte de otra interacción más compleja denominada **conducta agonística** (G. combatiente), con lo que se refieren a cualquier actividad relacionada con la lucha, entre las que se incluyen

la agresión, la defensa, la sumisión o la huida.

Contrariamente a la idea generalizada de que la conducta agresiva tiene como finalidad la destrucción o, por lo menos la derrota del contrario, la mayoría de las agresiones son duelos ritualizados, en los que falta la atmósfera de violencia que por regla general asociamos con los combates. Muchas especies poseen armas peligrosas, como dientes, picos, garras o cuernos, que utilizan para defenderse de los individuos de otras especies diferentes o para cazarlas. Ya que tales armas son potencialmente peligrosas, rara vez se usan contra miembros de la *misma especie*.

La agresión entre los animales de la misma especie raramente produce heridas o la muerte, ya que los contendientes han desarrollado pautas simbólicas de comportamiento agresivo, que llevan implícita la comprensión mutua de su significado. Las luchas por la pareja, la comida o el territorio son combates más rituales que sangrientos. Cuando los cangrejos violinistas luchan por el territorio, sus grandes pinzas normalmente están abiertas sólo un poco. Incluso en los combates más violentos, cuando se utilizan las poderosas pinzas, los cangrejos se agarran el uno al otro de manera que evitan herirse mutuamente. Los machos rivales de las serpientes venenosas, llevan a cabo unos combates muy estilizados, enroscándose entre sí e intentando darse topetazos con la cabeza, hasta que uno de ellos se fatiga tanto que se retira. Los rivales nunca se muerden el uno al otro. Muchas especies de peces defienden sus límites territoriales con unas exhibiciones laterales amenazadoras; los machos se hinchan para parecer todo lo amenazadores que puedan. El encuentro se salda cuando cualquiera de los rivales se siente inferior al otro, pliega sus aletas y se aleja nadando. Las jirafas rivales se enzarzan en unos «combates de cuello», muy ritualizados, en los que los dos machos, situados uno al lado del otro, van enroscando y desenroscando sus cuellos (Figura 38-14). Nunca utilizan sus pezuñas, potencialmente letales, entre ellos, por lo que ninguno resulta herido.

De esta forma, los animales luchan como si estuviesen limitados por unas reglas que les impiden herirse gravemente. Los combates entre carneros riva-



Figura 38-14

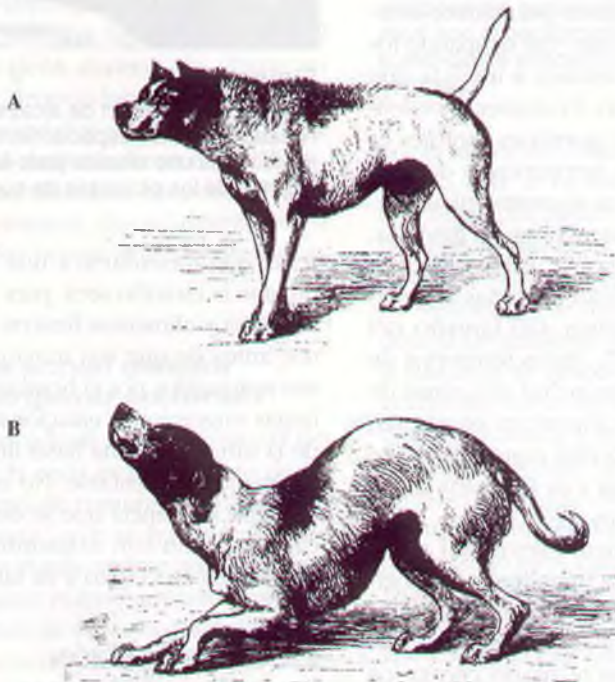
Machos de jirafa, *Giraffa camelopardalis*, durante un combate para establecer su dominancia social. Estos combates son muy simbólicos y raramente se producen heridas.

les son espectaculares de ver, y el sonido del choque de los cuernos se puede escuchar desde centenares de metros (Figura 38-15). Pero el cráneo está tan bien protegido por la masa de los cuernos, que las heridas sólo se producen por accidente. A pesar de todo, en algunos casos los encuentros agresivos pueden ser auténticas luchas a muerte. Si los machos de elefante africano no llegan a resolver sus conflictos de dominancia social mediante el empleo de posturas ritualizadas, terminan por zanjarlas con combates violentos, en los que cada luchador trata de clavar sus defensas en las zonas más vulnerables del cuerpo del oponente.

Lo más frecuente, no obstante, es que el perdedor de los combates ritualizados se aleje corriendo o indique su derrota por medio de un ritual de subordinación especializado. Si para uno de ellos se hace evidente que al fin va a ser derrotado, es mejor que comunique su sumisión tan rápidamente como sea posible

**Figura 38-15**

Machos de muflón, *Ovis canadensis*, luchando por su dominancia social durante la época de cría.

**Figura 38-16**

Posturas de un perro como ejemplo del principio de la antítesis de Darwin. **A**, Un perro aproximándose a otro con intenciones agresivas hostiles. **B**, El mismo perro en una actitud humilde y conciliadora. Las señales de la exhibición agresiva se han invertido.

y eludir el coste de una paliza real. Esta pauta de comportamiento de sumisión, que señala el final de una lucha, puede ser casi la opuesta a las exhibiciones de amenaza (Figura 38-16). Charles Darwin, en su obra *Expression of the Emotions in Man and Animals* (1872) describió la naturaleza, aparentemente opuesta, de los gestos de amenaza y sumisión como el «principio de la antítesis». Este principio

sigue siendo aceptado hoy día por los etólogos.

El vencedor de una competición agresiva es dominante con respecto al perdedor, que es el subordinado. Para el ganador, la dominancia es una manera de aumentar su acceso a todos los recursos por los que lucha y que contribuyen a su éxito reproductor: alimento, pareja, territorio, etc. En las especies sociales, las

interacciones de dominancia a menudo toman la forma de una organización jerárquica. Un individuo dominante gana los combates contra todos los demás miembros del grupo; el segundo en el escalafón de dominancia los gana todos excepto contra el individuo dominante.

Tal jerarquía lineal simple fue observada por primera vez en las sociedades de pollos por Schjelderup-Ebbe, quien denominó a tal jerarquía «orden de picoteo». Una vez que se establece el orden jerárquico, el picoteo real disminuye y es reemplazado por una amenaza, intimidación o reverencia. Las gallinas y gallos dominantes adquieren un derecho incuestionable por el alimento y el agua, por las áreas de lucha y por un lugar en el gallinero. El sistema es eficaz, ya que reduce las tensiones sociales que se producirían constantemente si los animales estuvieran siempre luchando por mantener su posición social.

Los subordinados de cualquier sociedad son los individuos de los que puede prescindir el grupo. Casi nunca tienen oportunidad para reproducirse, y en épocas de escasez son los primeros en morir. Durante las épocas en que escasean los alimentos, la muerte de los individuos débiles ayuda a mantener los recursos para los miembros más fuertes. Antes de repartir los alimentos, el exceso de población es sacrificado. Los etólogos actuales no opinan que esto sea el resultado directo de lo que antiguamente se consideraba como «bueno para la especie», sino más bien una *consecuencia* de las ventajas que algunos individuos, fuertes y dominantes, tienen ante tales circunstancias.

TERRITORIALIDAD

La posesión de un territorio es otra faceta de la sociabilidad de las poblaciones animales. Un territorio es un área concreta de la cual son expulsados los demás individuos invasores *de la misma especie*. Esto implica la defensa del área contra los intrusos y pasar mucho tiempo sobre un sitio haciéndose notar. La defensa del territorio se ha observado en numerosos animales: insectos, crustáceos, otros invertebrados, peces, anfibios, reptiles, aves y mamíferos, incluido el hombre.

Normalmente, la territorialidad es una alternativa al comportamiento dominan-

Algunas veces el espacio que se defiende se mueve con el individuo. Esta distancia individual, como se denomina, puede observarse como un pequeño espacio que queda entre las golondrinas o entre las palomas posadas sobre un alambre, en las gaviotas alineadas en una playa o entre las personas que esperan un autobús.

te, aunque ambos mecanismos pueden darse en una misma especie. El sistema territorial puede ser muy eficaz cuando la población no es muy numerosa, pero deja de serlo cuando la densidad de la población aumenta, siendo sustituida por la jerarquización cuando todos los individuos ocupan una misma área.

Como otros esfuerzos competitivos, la territorialidad lleva implícitas tanto ventajas como inconvenientes. La posesión de un territorio es beneficiosa cuando asegura el acceso a unos recursos limitados, *a menos* que las fronteras del territorio no puedan mantenerse con un esfuerzo mínimo. Los supuestos beneficios de la posesión de un territorio, de hecho, son numerosos: conseguir sin oposición el acceso a un área de abastecimiento; aumentar el atractivo para las hembras, reduciendo así los problemas para encontrar pareja, aparearse y criar a los jóvenes; reducir las posibilidades de transmisión de las enfermedades; y disminuir la vulnerabilidad con respecto a los predadores. Pero las ventajas de poseer un territorio decrecen si el individuo tiene que pasar la mayor parte de su tiempo luchando con sus vecinos, para mantener unas fronteras estables.

La mayor parte del tiempo y energía necesarios para tener un territorio se gastan la primera vez que se establece éste. Una vez que se han delimitado las fronteras, tienden a ser respetadas y las conductas agresivas disminuyen cuando los vecinos dueños de un territorio reconocen el de los otros. Ya que los vecinos pueden parecer muy pacíficos, el observador que no haya estado presente en el momento en que se establecieron los territorios podría llegar a la conclusión (erróneamente) de que estos animales no son territoriales. Un león marino «dueño de playa», es decir, un macho dominante que posee un harén, raramente pelea con sus vecinos, los cuales tienen sus

propios territorios que defender. No obstante, debe estar en constante vigilancia contra los machos sin compañera, que desafían a los dueños de playa por la posesión de sus harenes.

De todas las clases de vertebrados, las aves son las que presentan una territorialidad más llamativa. La mayoría de las aves canoras establecen sus territorios a principios de la primavera y los defienden, tan vigorosamente como pueden, contra otros machos de la misma especie durante toda la primavera y el verano, cuando el apareamiento y la anidación están en su punto culminante. Por ejemplo, un macho de gorrión cantor tiene un territorio de aproximadamente tres mil metros cuadrados. En un área determinada, el número de gorriónes cantores permanece aproximadamente igual año tras año. La población permanece estable, ya que los jóvenes van ocupando los territorios de los adultos a medida que éstos van muriendo. Cualquier excedente de población de gorriónes cantores es eliminado de los territorios y de esta forma no podrán ni aparearse ni anidar.

Las aves marinas, como las gaviotas, alcatraces, pájaros bobos y albatros, viven en colonias que están divididas en territorios muy pequeños, del tamaño del nido (Figura 38-17). Estos territorios de las aves no pueden incluir sus zonas de pesca, ya que se abastecen en el mar, donde el alimento está constantemente cambiando de lugar y es compartido por todos los individuos.

El comportamiento territorial no es tan evidente en los mamíferos como en las aves. Los mamíferos son menos móviles que las aves y esto hace más trabajoso el patrullar un territorio contra los posibles intrusos. En cambio, muchos mamíferos tienen **áreas de influencia** (p. 619); éstas consisten en el área total que un individuo recorre para sus actividades. No son cotos exclusivos que defender, sino que se solapan con las áreas de influencia de los otros individuos de la misma especie.

Por ejemplo, las áreas de influencia de las tropas de papiones se solapan unas con otras, aunque una pequeña porción de cada área es reconocida como el territorio de cada tropa para su uso exclusivo. Las áreas de influencia pueden variar considerablemente en las diferentes estaciones. Una tropa de papiones puede



Figura 38-17

Colonia de anidación de alcatraces. Nótese el preciso espaciado de los nidos, cada uno situado justo fuera del alcance de los picotazos de sus vecinos.

tener que trasladarse a una nueva área durante la estación seca, para poder obtener agua y alimentos frescos. Los elefantes, antes de que sus movimientos fuesen restringidos por el hombre, realizaban largas migraciones estacionales a través de la sabana africana hasta llegar a zonas en las que alimentarse. No obstante, las áreas de influencia que se establecen en cada estación son extraordinariamente constantes en cuanto a su tamaño.

LA COMUNICACIÓN EN EL REINO ANIMAL

Sólo a través de la comunicación un animal puede influir en el comportamiento de otro. En comparación con el inmenso potencial comunicativo del habla humana, la comunicación en los demás animales está muy restringida. Los animales pueden comunicarse por medio de sonidos, olores, contactos y movimientos. Se puede utilizar cualquier canal sensorial, y en este sentido la comunicación animal tiene una gran riqueza y variabilidad.

A diferencia de nuestro lenguaje, compuesto por palabras que tienen unos significados que pueden reordenarse para producir una serie casi infinita de nuevos

significados e imágenes, la comunicación entre los demás animales consiste en un repertorio limitado de señales. Típicamente, cada señal comunica un único mensaje. Estos mensajes no pueden dividirse ni reordenarse para formar *nuevos tipos* de información. No obstante, un único mensaje por parte de un transmisor puede proporcionar varias informaciones importantes para el receptor.

El canto de un grillo anuncia a una hembra sin fecundar la especie a la que pertenece el transmisor (los machos de las distintas especies tienen diferentes tipos de cantos), su sexo (sólo los machos cantan), su situación (fuente del sonido) y su posición social (sólo un macho que dispone de un territorio alrededor de su madriguera canta desde ese punto concreto). Todas éstas son informaciones muy importantes para la hembra y cumplen una función biológica. Pero el macho no tiene manera de alterar su canto para proporcionar otras informaciones adicionales concernientes a la comida, los depredadores o el hábitat, que podrían aumentar las posibilidades de supervivencia de su pareja, y así aumentar su propia eficacia reproductora.

Atracción sexual química en las mariposas nocturnas

La atracción sexual en las mariposas del gusano de la seda es un ejemplo de un caso extremo de comunicación simple y estereotipada, que se ha desarrollado para que se pueda realizar una única función biológica: el apareamiento. Las hembras vírgenes de la mariposa del gusano de la seda tienen unas glándulas especiales que producen una sustancia química de atracción sexual, a la que son sensibles los machos. Los machos adultos «huelan» esta sustancia con sus grandes antenas, que están muy ramificadas y cubiertas por miles de células ciliadas que actúan como receptores (Figura 38-18). La mayoría de estos receptores son sensibles a esta sustancia de atracción, el **bombicol** (un alcohol complejo que debe su nombre al de esta mariposa, *Bombyx mori*) y a nada más.

Para atraer al macho, la hembra simplemente permanece quieta y emite una pequeñísima cantidad de bombicol, que es transportado por el aire. Cuando unas

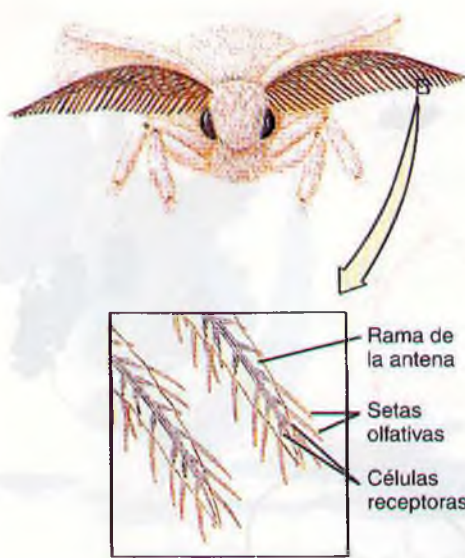


Figura 38-18

Las grandes antenas de los machos de la mariposa del gusano de la seda *Bombyx mori*, son especialmente sensibles a la sustancia de atracción producida por las hembras.

pocas moléculas llegan a las antenas del macho, éste se ve estimulado para volar en contra del viento, en dirección a la hembra. Al principio busca al azar, pero cuando por casualidad se acerca a unos pocos cientos de metros de la hembra, detecta un gradiente de concentración de la sustancia de atracción. Guiado por este gradiente, vuela hacia la hembra, hasta que la encuentra y copula con ella.

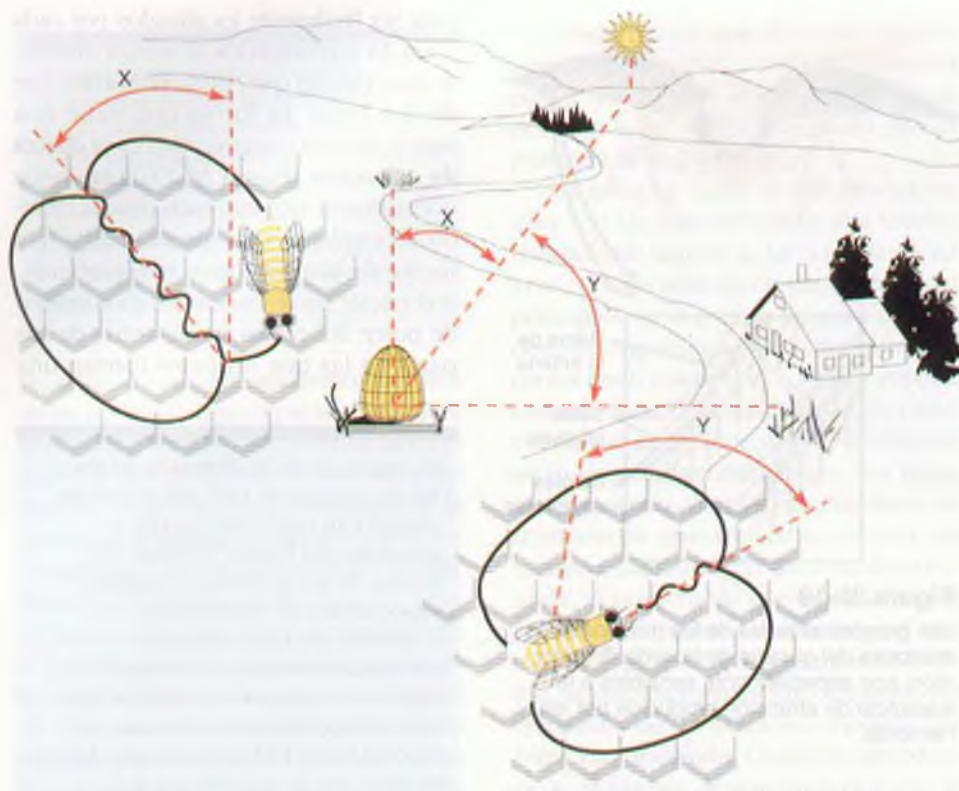
En este ejemplo de comunicación química, el atrayente bombicol, que realmente es una feromona (p. 734), sirve como señal para que se reúnan los individuos de distinto sexo. La eficacia está asegurada, ya que la selección natural favorece la evolución de los machos con receptores antenales lo bastante sensibles como para detectar la sustancia de atracción a grandes distancias (varios kilómetros). Los machos con un genotipo que origine insensibilidad del sistema sensorial no localizan a las hembras y son eliminados de la población.

El lenguaje de las abejas

Uno de los sistemas de comunicación no humana más sofisticado y complejo es el lenguaje simbólico de las abejas. Las abejas obreras son capaces de comunicar la localización de los alimentos, cuando éstos están demasiado distantes como

para ser fácilmente localizados por cada abeja. La comunicación se realiza mediante unas danzas que, principalmente, son de dos tipos. La forma que tiene una mayor riqueza comunicativa es la **danza de agitación** (Figura 38-19). Las abejas normalmente ejecutan estas danzas cuando las exploradoras regresan desde una fuente de alimentos rica, transportando o el néctar en su estómago, o los granos de polen adheridos a unas zonas de sus patas en las que los pelos forman una

El significado de las danzas de las abejas fue descubierto en 1943 por el zoólogo alemán Karl von Frisch, uno de los ganadores del Premio Nobel en 1973. A pesar de los detallados y extensos experimentos de von Frisch y colaboradores, que apoyan sus interpretaciones originales sobre el significado de las danzas de las abejas, estos trabajos han sido criticados, en especial por el biólogo americano Adrian Wenner, que ha sugerido que la correlación entre el simbolismo de las danzas y la localización del alimento es accidental. Este último sostiene que las exploradoras, al regresar a la colmena, traen los olores característicos de la fuente del alimento, y que las obreras son estimuladas mediante las danzas para que salgan a buscar las flores que tienen dichos olores. Wenner, junto con P. H. Wells, ha revisado sus investigaciones y las ha publicado como una autobiografía polémica (*Anatomy of a controversy: the question of a language among bees*, 1990, Columbia University Press). Las afirmaciones de Wenner y Wells han ocasionado una fuerte controversia y han estimulado la realización de investigaciones más rigurosamente controladas sobre las danzas de las abejas. Recientemente, algunos investigadores han construido una abeja robot, que puede realizar la danza y los sonidos que la acompañan, haciendo vibrar sus «alas» metálicas. Cuando se introduce en una colmena este robot controlado por ordenador, capta la atención de las propietarias de la colmena, que se dirigen a visitar fuentes de alimentos en el exterior que nunca habían visitado antes. Estos experimentos proporcionan una evidencia de que estas danzas aportan información tanto sobre la dirección como sobre la distancia de la fuente de alimentos para que ésta sea visitada por las abejas recolectoras.

**Figura 38-19**

La danza de agitación que las abejas emplean para comunicar tanto la dirección como la distancia hasta una fuente de alimentos. La línea recta de la danza de agitación indica la dirección de acuerdo con la posición del sol (ángulos X e Y).

especie de cesta. La danza de agitación se realiza siguiendo aproximadamente la figura de un ocho, y las realizan sobre una superficie vertical del panal. Un ciclo de la danza está formado por tres componentes: (1) un círculo con un diámetro de aproximadamente tres veces la longitud del cuerpo de la abeja; (2) una línea recta en la que agita el abdomen de un lado a otro, emitiendo un sonido intermitente de baja frecuencia; y (3) otro círculo girando en sentido contrario al del primero. Esta danza se repite numerosas veces alternando los giros en el sentido de las agujas del reloj y en sentido contrario.

Las oscilaciones en la línea recta son el componente de la danza que da una información más importante. Las danzas de agitación se realizan casi siempre con buen tiempo y la dirección de la línea recta está relacionada con la posición del sol. Si la exploradora ha localizado la comida en la dirección del sol, realiza la línea recta de agitación ascendiendo verticalmente por la superficie del panal. Si el alimento ha sido localizado 60° a la

derecha del sol, la línea de agitación forma un ángulo de 60° a la derecha de la vertical. Vemos, pues, que la línea de agitación forma el mismo ángulo con relación a la vertical que la localización del alimento respecto al sol.

La información acerca de la distancia a que se encuentra la fuente de alimento también está codificada en la danza de las abejas. Si el alimento está cerca de la colmena (menos de 50 m), la exploradora emplea una danza más simple denominada **danza circular**. La exploradora simplemente da una vuelta en el sentido de las agujas del reloj, entonces da la vuelta y realiza otra vuelta en sentido contrario al de las agujas del reloj, repitiendo la representación numerosas veces. Otras obreras se agrupan en torno a la exploradora y son estimuladas por la danza, así como por el olor del néctar o de los granos de polen de las flores que han sido visitadas. Entonces, las obreras vuelan y buscan en todas direcciones, pero sin alejarse demasiado. La danza circular lleva el mensaje de que la comida se encuentra en las proximidades de la colmena.

Si el alimento está más lejos, la danza circular se transforma en la danza de agitación, que proporciona información de la distancia y de la dirección. El ritmo de la danza es directamente proporcional a la distancia a la que se encuentra el alimento. Si la comida está a 100 m aproximadamente, cada ciclo en forma de ocho lo realizan en 1,25 segundos aproximadamente; si está a unos 1000 m, dura 3 segundos, y si está a 8 km dura 8 segundos. Cuando el alimento es abundante, las abejas no tienen por qué danzar. Pero si es escaso, las danzas se hacen muy intensas y las obreras se agrupan en torno a las exploradoras que regresan a la colmena y las siguen a través de las danzas.

Comunicación por medio de exhibiciones

La exhibición es un tipo de conducta o una serie de conductas que se utilizan con fines comunicativos. La liberación de sustancias por parte de las hembras de algunas mariposas nocturnas y las danzas de las abejas, que hemos descrito, son dos ejemplos de exhibiciones; lo mismo ocurre con los gritos de alarma de las gaviotas, el trino de los gorriónes, las danzas de cortejo de los lagópodos y los «ojos» de las alas posteriores que ciertas mariposas nocturnas enseñan bruscamente para asustar a un posible enemigo. Una auténtica exhibición es un patrón de comportamiento que se ha ido modificando a lo largo de la evolución para hacer que su efectividad comunicativa aumente. Este proceso se conoce como **ritualización**. Por medio de la ritualización, movimientos o rasgos simples se han hecho más profundos, conspicuos o precisos, y su función original, indefinida, ha adquirido un significado. El resultado de tal intensificación es que disminuye la posibilidad de una equivocación.

El complejo comportamiento previo al apareamiento del alcatraz (píquero) patiazul (Figura 38-20) es un buen ejemplo. Estas exhibiciones se realizan con una intensidad máxima cuando las aves se reúnen después de un período de separación. El macho, a la derecha en la ilustración, está «mirando al cielo»: coloca la cabeza y la cola en dirección al cielo y gira las alas hacia delante, adoptando una posición aparentemente imposible, para enseñar sus superficies dorsales a la

**Figura 38-20**

Pareja de alcatraces (piqueros) patiazules de las Galápagos, *Sula nebouxii*, exhibiéndose mutuamente. El macho (a la derecha) está «mirando al cielo»; la hembra (a la izquierda) está «desfilando». Esta llamativa y estereotipada exhibición de comunicación sirve para mantener la mutua estimulación y el comportamiento cooperativo durante el cortejo, la nidificación y la cría.

hembra. Mientras adopta esta postura emite unos silbidos muy agudos. La hembra, a la izquierda, está «desfilando»: anda como los gansos, con una lentitud exagerada, levantando sus brillantes patas azules en cada paso, como si quisiera mantenerlas en alto durante unos momentos para que el macho las admire. Realizan estas exhibiciones tan personalizadas con una solemnidad que para el observador parece totalmente inútil. Estos alcatraces son muy conocidos por sus graciosas «payasadas».

Es innecesario decir que, para estas aves, la diversión no forma parte de sus ceremonias. La naturaleza exagerada de estas exhibiciones asegura que el mensaje no se pierda y que sea comprendido; son necesarias para establecer y mantener un fuerte vínculo entre el macho y la hembra. Esta necesidad también explica la naturaleza repetitiva de estas exhibiciones, que se repiten muchas veces durante todo el cortejo nupcial, hasta que la hembra realiza la puesta de los huevos. La reiteración mantiene un estado de mutua estimulación entre el macho y la hembra, que asegura el grado de cooperación necesario para la cópula y la posterior incubación y cuidado de los jóvenes. Un macho sexualmente estimulado tiene poco éxito con una hembra desinteresada.

Aunque los animales son capaces de llevar a cabo conductas muy organizadas, ello no implica que se pueda apreciar ninguna inteligencia en su propósito. En algunas ocasiones, estas conductas aparentemente inteligentes fallan, y estos

incidentes ponen de manifiesto su naturaleza estereotipada. El siguiente relato es un ejemplo perfecto de la naturaleza automática de un comportamiento inadecuado en una colonia de alcatraces*:

Un macho de una vieja pareja llega volando al nido. Normalmente picaría a su pareja en la cabeza con una cierta violencia y entonces continuaría con una larga y complicada ceremonia de encuentro, una exhibición exclusiva entre los miembros de la pareja. Por desgracia, la hembra tenía su mandíbula inferior enganchada en un trozo de red de pesca, que estaba firmemente sujeto en la estructura del nido. Constantemente intentaba levantar la cabeza para realizar la ceremonia de encuentro con su pareja, pero lo único que conseguía era abrir su mandíbula superior, mientras la inferior permanecía enganchada en el enredo. La hembra aparentemente estaba amenazando al macho con su pico tan abierto y él respondió inmediatamente, atacándola. En cada ataque la hembra se agachaba y apartaba su pico (la manera en que las hembras de los albatros apaciguan a los machos agresivos). Inmediatamente el macho dejaba de darle picotazos y ella de nuevo

volvía a darle la bienvenida, pero sólo conseguía abrir de nuevo el pico, y lo que conseguía era un nuevo ataque. Y así sucesivamente, a pesar de que estas dos aves llevaban unidas varios años, y de que el enredo, la causa de todo el conflicto, era claramente visible.

Comunicación entre el hombre y otros animales

Uno de los problemas de los estudios sobre la comunicación animal es comprender qué canal sensorial están utilizando los animales. Las señales pueden ser exhibiciones visuales, olores, vocalizaciones, vibraciones táctiles o corrientes eléctricas (como, por ejemplo, entre ciertos peces). Aún es más difícil el establecimiento de una vía de doble comunicación entre los animales y el hombre, ya que el investigador debe «traducir» los significados en símbolos que los animales puedan comprender. Además, los hombres son malos compañeros de la mayor parte de los animales. No obstante, a principios de la década de 1970 se enseñó a una hembra de chimpancé llamada Washoe a utilizar y combinar gestos, usando las «palabras» del American Sign Language, que utilizan muchas personas sordas para poder comunicarse. El descubrimiento de que los gestos manuales y los movimientos expresivos eran mucho más apropiados que las palabras en la comunicación con los monos antropomorfos, fue considerado como el mayor avance en la investigación del com-

* Nelson, B. 1968. Galápagos: islands of birds. London, Longmans, Green and Co., Ltd. Reimpreso con permiso de William Morrow and Company.

portamiento. Después de Washoe, los estudios del lenguaje de signos se han extendido a otros chimpancés y gorilas, y varios de ellos han adquirido «vocabularios» de varios centenares de signos, algunos de ellos inventados por ellos mismos.

El etólogo Irvén DeVore indica que, utilizando el canal adecuado para el diálogo, pueden conseguirse otros propósitos, además de los científicos*:

Un día estaba yo en la sabana, lejos de mi camioneta, observando a un grupo de papiones, cuando un joven vino y me quitó los prismáticos. Sabía que si llegaban a la tropa podría darlos por perdidos, de forma que intenté recuperarlos. El joven gritó. Inmediatamente todos los machos adultos de la tropa se lanzaron contra mí (comprendí cómo debería sentirse un leopardo cuando lo acorralan). La camioneta estaba a unos 10 ó 12 metros. Tenía que hacer frente a los machos. Comencé a relamerme los labios muy exageradamente. Un gesto con el que un papión quiere decir, tan enérgicamente como puede: «No tengo malas intenciones hacia ti». Los machos me atacaron, gruñendo y enseñándome sus dientes. Justo delante de mí se

Aún no se puede contestar de modo concluyente si los simios son o no capaces de combinar señales (es decir «palabras») para producir oraciones (una capacidad que es esencial para un auténtico lenguaje). Además, aunque los simios usan señales para pedir, ordenar y solicitar, no parecen ser capaces de hacer declaraciones con la intención de cambiar el comportamiento o la opinión de la otra parte. Los críticos de los primeros estudios sobre el lenguaje de los simios suponían que la mayoría de las señales «pronunciadas» por los simios, fueron apuntadas por los maestros. Sostenían que los investigadores habían sido víctimas del error de «Clever Hans», haciendo alusión a un caballo «prodigioso» de principios de siglo que parecía que «sumaba inteligentemente», y que daba las respuestas con sus cascos, pero que en realidad lo que hacía era responder a unos tenues e inadvertidos avisos de su domador. Más recientemente, los estudios aparecidos han acabado satisfactoriamente con estas críticas, ya que se ha aislado a los simios de sus maestros durante las sesiones de comprobación.

pararon, ladearon sus cabezas hacia un lado y empezaron a relamerse los labios, plantándome cara. Ellos se relamían. Yo me relamía. «No tenemos malas intenciones hacia ti». «Yo tampoco». Ésta fue, considerándolo después, una

«conversación» maravillosa. Pero mientras mis labios hablaban el idioma de los papiones, mis pies me llevaban hacia la camioneta, hasta que pude saltar a su interior y cerrar la puerta.

En los últimos años, se ha avanzado mucho en el estudio de la comunicación animal, debido a la comprensión de una gran cantidad de hechos e informaciones sobre la comunicación, en muchas especies. El mundo de los animales está repleto de comunicaciones. Reconociendo que el razonamiento y la perspicacia no son necesarios para llevar a cabo una conducta eficaz y muy organizada, no deberíamos concluir que los animales inferiores son, como Descartes afirmó en el S. XVII, nada más que máquinas. Aunque el alcaz, en el ejemplo antes visto, carece de «inteligencia» para liberar a su pareja desenredando su pico, sí que fue capaz de elegir apropiadamente las miles de estrategias que debía ir empleando a lo largo de toda su vida: cómo encontrar y conservar una compañera, dónde construir su nido y cómo defenderlo, cómo localizar y capturar el alimento, y qué hacer cuando variaba el ambiente. Todas éstas y muchas otras importantes modificaciones del comportamiento son necesarias ante las nuevas situaciones que van apareciendo. Posiblemente todo esto puede hacerlo un máquina, pero sólo gracias a una complejidad extraordinaria.

*DeVore, Irvén. *The marvels of animal behavior*. 1972. Washington, D.C., National Geographic Society.

Resumen

El estudio del comportamiento de los animales ha surgido como una disciplina científica partiendo de tres enfoques experimentales diferentes. La psicología comparada hace un especial énfasis en los mecanismos que controlan el comportamiento, empleando relativamente pocas especies, con la intención de que las conclusiones extraídas puedan aplicarse a otros animales. La etología es el estudio del comportamiento, tanto innato como aprendido, de los animales en su hábitat natural. Los etólogos han demostrado que los rasgos del comportamiento tienen su propia historia evolutiva y que dependen de la selección natural. La sociobiología se centra en la comprensión del cómo y del porqué, del desarrollo de la conducta social en los animales. Tanto la etología como la sociobiología tratan

de diferenciar los mecanismos responsables del comportamiento (causalidad próxima) y la función o la evolución de tal comportamiento (causalidad última).

Los estudiosos del comportamiento de los animales han observado y catalogado muchos patrones del comportamiento de los animales que son muy predecibles y casi siempre invariables en su ejecución. A menudo estos patrones están provocados, o «liberados», por un estímulo ambiental concreto y, generalmente, simple, denominado estímulo señal. Aunque tales comportamientos pueden provocarse en momentos inadecuados, son sumamente eficaces y permiten que el animal responda muy rápidamente. El desarrollo de patrones de comportamiento depende de la interacción entre el propio organismo y el ambiente en el

que vive el animal. Por esta razón, los científicos dedicados al estudio del comportamiento prefieren evitar describir los patrones de comportamiento como «instintivos» o «innatos», a pesar de que sean muy invariables en su ejecución.

El comportamiento puede modificarse por medio del aprendizaje a través de la experiencia. Dos tipos de comportamiento aprendidos simples son la habituación, que es la reducción o eliminación de una conducta de respuesta en ausencia de algún premio o castigo, y la sensibilización, en la que la reiteración de un estímulo aumenta la intensidad de la conducta de respuesta. El reflejo de retracción de la branquia en el molusco marino *Aplysia*, se ha descrito como una respuesta de protección, que puede modificarse experi-

mentalmente y en la que pueden apreciarse tanto la habituación como la sensibilización. La modificación de la respuesta de alarma de los pollos de gaviota argénteos es otro ejemplo de habituación. Otra forma de aprendizaje es la impronta, el vínculo de reconocimiento duradero que se forma muy tempranamente entre los jóvenes de muchos animales y sus madres.

El comportamiento social es la conducta de una especie cuando los miembros interactúan unos con otros. En las organizaciones sociales, los animales tienen tendencia a permanecer juntos, comunicarse unos con otros y, por lo general, oponerse a las invasiones por parte de «forasteros». Las ventajas de la sociabilidad son, entre otras, la defensa cooperativa ante los predadores, la búsqueda

cooperativa del alimento, el perfeccionamiento de la conducta reproductora y del cuidado de los jóvenes por parte de los padres, y la transmisión de información a través de la sociedad. Dado que los animales sociales compiten unos con otros por los recursos limitados (como la comida, la pareja sexual o el refugio), estos conflictos se resuelven frecuentemente por medio de una forma de hostilidad abierta, denominada agresión. La mayoría de estos encuentros entre animales de la misma especie son combates ritualizados, que traen consigo una intimidación más que un intento de herir o matar. La jerarquía, en la que la prioridad de acceso a los recursos comunes se establece mediante la agresión, es frecuente en las organizaciones sociales. Un territorio es un área defendida de la

que son expulsados los intrusos de la misma especie.

La comunicación, a menudo considerada como el elemento esencial de la organización social, es el medio por el que los animales influyen sobre la conducta de otros animales, utilizando sonidos, olores, exhibiciones visuales, tacto u otras señales sensoriales. En comparación con la riqueza del lenguaje humano, los animales se comunican con un repertorio muy limitado de señales. Uno de los ejemplos más conocidos de comunicación animal es el de las danzas simbólicas de las abejas. Las aves se comunican mediante gritos o cantos y, especialmente, mediante exhibiciones visuales. También se comunican mediante movimientos simples y ritualizados, que se han transformado en señales conspicuas con un significado concreto.

Cuestionario

1. ¿En qué se diferencian los enfoques experimentales de la psicología comparada y de la etología? Comente cuál es el objeto y qué métodos emplea cada una de estas disciplinas.
2. El comportamiento de «rodar el huevo» de los gansos es un ejemplo excelente de conducta muy predecible. Interprete esta conducta empleando los términos de la etología clásica: liberador, estímulo señal, y conducta estereotipada. Interprete la defensa territorial por parte de los machos de espinosillo empleando los mismos términos.
3. La idea de que el comportamiento puede ser *tanto* innato como aprendido, es conocida como la controversia «nature versus nurture». ¿Qué razones se pueden dar para argumentar que esta separación tan estricta no existe?
4. Dos tipos de aprendizaje simple son la habituación y la impronta. Diferéncielos y ponga algún ejemplo de cada uno de ellos.
5. Algunos linajes de abejas desarrollan un comportamiento higiénico, destapando las celdillas en las que hay larvas infectadas por la bacteria causante de una enfermedad denominada «larvas sucias», y eliminan las larvas muertas de la colmena. ¿Qué evidencias hay de que este comportamiento se transmite gracias a la segregación independiente de dos genes?
6. Discuta las ventajas de la sociabilidad para los animales. Si la vida en sociedad comporta numerosas ventajas, ¿por qué algunos animales viven de forma solitaria y con éxito?
7. Indique por qué la agresión, que podría parecer una forma de comportamiento contraproducente, se da entre los animales sociales.
8. ¿Qué ventaja adaptativa representa la agresión ritualizada, tanto para el ganador como para el perdedor, en comparación con otros tipos de combates no moderados?
9. ¿Para qué usa un animal su territorio, cómo lo establece, y cómo lo defiende? ¿Cuál es la diferencia entre un territorio y un área de influencia?
10. Comente las limitaciones de la comunicación entre los animales, en comparación con la humana.
11. La danza de comunicación que realizan las abejas exploradoras cuando regresan a la colmena, para indicar la localización de los alimentos, es un excelente ejemplo de comunicación compleja entre animales «simples». ¿Cómo codifican las abejas en su danza de agitación la dirección y la distancia? ¿Cuál es el propósito de la danza circular?
12. ¿Qué se pretende con la «ritualización» de las exhibiciones de comunicación? ¿Cuál es el significado adaptativo de la ritualización?
13. Los primeros intentos de los hombres para comunicarse verbalmente con los chimpancés fueron casi totalmente infructuosos. No obstante, recientemente los investigadores han aprendido a comunicarse con éxito con algunos primates. ¿Cómo lo han conseguido?

Bibliografía

- Alcock, J. 1993. Animal behavior: an evolutionary approach, ed. 5. Sunderland, Massachusetts, Sinauer Associates, Inc. *Discusión bien escrita e ilustrada sobre la genética, fisiología, ecología e historia del comportamiento, con una perspectiva evolutiva.*
- Attenborough, D. 1990. The trials of life: a natural history of animal behavior. Boston, Little, Brown and Company. *Magníficamente ilustrado y con texto fácil de leer, este libro describe los ciclos vitales de los organismos, centrándose, en muchos casos, en los patrones del comportamiento raros o interesantes.*
- Drickamer, L. C., and S. H. Vessey. 1992. Animal behavior: mechanisms, ecology and evolution, ed. 3. Dubuque, William C. Brown. *Exhaustivo, con una excelente discusión sobre los métodos y*

- enfoques utilizados para contestar a las incógnitas sobre el comportamiento de los animales.
- Gould, J. L., and C. G. Gould. 1994. The animal mind. New York, Scientific American Library. *Un texto con ilustraciones muy llamativas y magníficamente escrito, sobre el comportamiento animal y los esfuerzos de los investigadores por intentar conocer qué es lo que sucede en el interior de las mentes de los animales.*
- Greenspan, R. J. 1995. Understanding the genetic construction of behavior. *Sci. A.* **272**:72-78 (Apr.). *Diversos estudios sobre el cortejo y apareamiento en la mosca de la fruta, indican que el comportamiento está regulado por muchos genes multifuncionales, cada uno de los cuales tienen diversas «responsabilidades».*
- Grier, J. W., and T. Burk. 1992. Biology of animal behavior. St. Louis, Mosby-Year Book, Inc. *Conocido libro con una extensa cobertura sobre etología, psicología comparada y neurobiología.*
- Huber, F., and J. Thorson. 1985. Cricket auditory communication. *Sci. Am.* **253**:60-68 (Dec.). *Sobre la forma en que las hembras de los grillos responden a las llamadas de apareamiento de los machos y sobre la maquinaria neuronal implicada en ello.*
- Kirchner, W. H., and W. F. Towne. 1994. The sensory basis of the honeybee's dance language. *Sci. Am.* **270**:74-80 (June). *Experimentos realizados con un robot en forma de abeja, capaz de danzar y emitir sonidos similares a los de las auténticas abejas, demuestran que este lenguaje a base de danzas es el responsable del reclutamiento de obreros para que recolecten alimentos en el exterior de la colmena.*
- Lorenz, K. Z. 1952. King Solomon's ring. New York, Thomas Y. Crowell Company, Inc. *Uno de los más encantadores libros que hasta ahora se han escrito sobre el comportamiento de los animales.*
- Manning, A., and M. S. Dawkins. 1992. An introduction to animal behaviour, ed. 4. Cambridge, England, Cambridge University Press. *Estudia el comportamiento de los animales, contemplando aspectos etológicos, fisiológicos y de psicología comparada.*
- Preston-Mafham, R. and K. Preston-Mafham. 1993. The encyclopedia of land invertebrate behavior. Cambridge, Massachusetts, The MIT Press. *Incluye numerosos ejemplos de comportamientos muy llamativos de diversos invertebrados, mediante una serie de ensayos muy informativos y magníficamente ilustrados. Muy recomendable.*
- Ridley, M. 1995. Animal behavior: an introduction to behavioral mechanisms, development, and ecology, ed. 2. Oxford, Blackwell Scientific Publications. *Se incluyen los principios del comportamiento de los animales con ejemplos muy bien elegidos y claramente ilustrados.*
- Savage-Rumbaugh, E. S. 1986. Ape language: from conditioned response to symbol. New York, Columbia University Press. *Se detallan las investigaciones del autor y los conocimientos generales sobre el lenguaje de los monos.*
- Slater, P. J. B. 1987. Encyclopedia of animal behavior. Encyclopedia of Animals series. New York, Facts on File, Inc. *Duro como una «enciclopedia», pero su cobertura es muy extensa y las ilustraciones excelentes.*

Bibliografía general de la Parte IV

- Los libros que a continuación se relacionan son, en su mayoría, libros de texto sobre diversos aspectos de la Fisiología. Varían considerablemente en profundidad y en el nivel de conocimientos, de Biología y Química, que el lector necesita para su perfecta comprensión, como se indica en los comentarios.
- Alexander, R. M. (ed.) 1987. The encyclopedia of animal biology. New York, Facts on File, Inc. *Tratado semipopular que responde a las principales preguntas sobre la vida de los animales. Está magníficamente ilustrado.*
- Annual Review of Physiology. 1939-present. Palo Alto, California, Annual Reviews, Inc. *Artículos seleccionados sobre las principales ramas de la fisiología.*
- Berne, R. M., and M. N. Levy. 1993. Physiology. St. Louis, Mosby Year Book. *Extenso tratado sobre la Fisiología general y de los mamíferos (principalmente Fisiología humana).*
- Eckert, R., D. Randall, and G. Augustine. 1988. Fisiología animal, 4.^a ed. *Hace un hincapié especial sobre los principios generales de la fisiología, el funcionamiento de la membrana neural y la fisiología de los órganos de los sentidos.* McGraw-Hill. Interamericana.
- Guyton, A. C., and J. E. Hall. 1996. Textbook of medical physiology, ed. 9. Philadelphia, W. B. Saunders Company. *Un tratado de fisiología médica detallado, pero ameno.*
- Hoar, W. S. 1983. General and comparative physiology, ed. 3. Englewood Cliffs. New Jersey, Prentice-Hall, Inc. *Libro de texto de fisiología comparada, muy equilibrado.*
- Marshall, P. T., and G. M. Hughes. 1981. Physiology of mammals and other vertebrates, ed. 2. Cambridge, England. Cambridge University Press. *Tratado de fisiología comparada para estudiantes, con una presentación muy clara y bien ilustrado; se centra principalmente en el estudio de los órganos y sistemas.*
- Martini, F. 1995. Fundamentals of anatomy and physiology, ed. 3. Englewood Cliffs. New Jersey, Prentice Hall. *Libro sobre anatomía y fisiología humanas, de fácil comprensión y a nivel de estudiantes de instituto.*
- Miller, J. 1978. The body in question. New York, Random House, Inc. *Presenta el funcionamiento del cuerpo humano, con una visión histórica. Está basado en una serie de televisión.*
- Prosser, C. L. (ed.). 1991. Comparative animal physiology, ed. 4. Philadelphia. W. B. Saunders Company. *Un tratado de nivel avanzado.*
- Prosser, C. L. 1986. Adaptational biology: molecules to organisms. New York, John Wiley & Sons. *Un extenso tratado sobre principios de biología general, desde el nivel molecular, hasta el de los organismos, en el que se interrelacionan diferentes disciplinas. De nivel avanzado.*
- Shmidt-Nielsen, K. 1990. Animal physiology: adaptation and environment, ed. 4. New York, Cambridge University Press. *Tratado selectivo sobre fisiología comparada, claramente escrito, en el que se hace un énfasis especial en las adaptaciones fisiológicas al ambiente.*
- Seeley, R. R., T. D. Stephens, and P. Tate. 1992. Anatomy & physiology, ed. 2. St. Louis, Mosby-Year Book, Inc. *Tratado de anatomía y fisiología humanas, fácil de leer y bien ilustrado.*
- Smith, A. 1986. The body. New York, Viking Penguin, Inc. *Una excelente recopilación de verdades sobre el cuerpo humano.*
- Vander, A. J., J. H. Sherman, and D. S. Luciano, 1994. Human physiology: the mechanisms of the body function, ed. 5. New York, McGraw-Hill Book Company. *Un excelente texto, de nivel intermedio, sobre fisiología humana.*
- Withers, P. C. 1992. Comparative animal physiology. New York, Saunders College Publishing.
- Young, J. Z. 1981. The life of vertebrates, ed. 3. Oxford, England, Oxford University Press. *El tratamiento extenso y el estilo incisivo del texto de este libro clásico, se han mantenido en esta nueva edición, en la que se ha aumentado el énfasis sobre la fisiología, ecología y el comportamiento de los vertebrados.*

V

El animal y su ambiente

39

**La biosfera y la distribución
de los animales**

40

Ecología animal



39

La biosfera y la distribución de los animales

La Nave Tierra

Todas las formas vivas se encuentran en la fina capa de la tierra conocida como **biosfera**. Desde que las primeras fotografías tomadas desde las naves espaciales *Apolo* mostraron una hermosa esfera azul y blanca en medio de un espacio oscuro ilimitado, los que las veían se sentían asombrados, e incluso humillados, por nuestro aislamiento e insignificancia en la inmensidad del Universo. La expresión «Nave Tierra» se ha hecho común. Hay que comprender que todos los materiales necesarios para el mantenimiento de la vida se encuentran en una delgada capa de tierra y agua, y en la estrecha atmósfera que hay sobre ella. Podemos hacernos una buena idea de la delgadez de la biosfera si nos imaginamos una tierra reducida a una esfera de 1 m de diámetro. En ese caso ya no podríamos percibir los relieves de la superficie terrestre. Las grandes montañas ya no serían más que una fina capa de pintura aplicada sobre nuestra Tierra

reducida; las grandes profundidades oceánicas serían ahora como pequeños arañazos.

La biosfera y los organismos que en ella viven han evolucionado paralelamente. Gracias a un intercambio continuo entre los seres vivos y el ambiente, ambos han ido modificándose, y sus relaciones favorables se han mantenido. La biosfera de la Tierra, con todos sus componentes bióticos y abióticos, no es algo estático, sino que está cambiando constantemente y, en algunos casos, esos cambios son tan acusados como la propia evolución de los animales. Hoy, la Tierra está cambiando más rápidamente que nunca, debido al impacto de la actividad del hombre, el mayor de todos los agentes de desestabilización biótica que la Tierra ha conocido. Únicamente el primitivo bombardeo de la Tierra por asteroides produjo un impacto mayor sobre los seres vivos del planeta. ■



En un Universo en el que hay millones de estrellas, nuestra Tierra no es más que un pequeño planeta, que gira alrededor de una estrella ordinaria. Miles de estrellas son similares a nuestro Sol, y poseen sistemas planetarios que, en principio, poseen condiciones adecuadas para la vida. Sin embargo, de todos estos planetas, el nuestro es el único que *sabemos* que tiene vida. Hasta que se compruebe lo contrario, la Tierra es única, un verdadero paraíso dentro de un Universo infinito.

¿Qué es lo que hace de la Tierra un lugar con un ambiente especial para la vida? La mayoría de los biólogos están de acuerdo en que lo más importante es la presencia de agua en estado líquido sobre la superficie de la Tierra. El agua, que tiene muchas propiedades físicas extraordinarias, es el medio en el que se originó la vida y proporcionó a la Tierra un clima moderado, en el que la vida pudo evolucionar de forma continua. Otras muchas propiedades de la Tierra hacen que sea un lugar óptimo para la vida. Entre ellas, se pueden citar el suministro incesante que recibe de luz y calor por parte de su infatigable Sol; el rango de temperaturas ideal para la vida, ni demasiado calor ni demasiado frío; la presencia de los componentes principales y secundarios, que son imprescindibles para la formación de materia viva; y una poderosa fuerza de gravedad que hace que a su alrededor se mantenga una ancha atmósfera gaseosa.

Las muchas propiedades que hacen de la Tierra un maravilloso lugar en el que puede haber vida fueron reconocidas y estudiadas en detalle, por primera vez, por Lawrence J. Henderson (1878-1942) en su libro *The Fitness of the Environment*, publicado en 1913. Es digna de mención la perspicacia de este insigne bioquímico y fisiólogo de Harvard, cuyas observaciones se publicaron antes del nacimiento de la ecología como ciencia. Comprendió la interacción entre los organismos y el ambiente, lo que posteriormente se convirtió en el principio sobre el que se sustenta toda la ciencia de la ecología. El libro de Henderson merece un mayor reconocimiento del que ha disfrutado, ya que raramente se le cita en los tratados de ecología.

poblaciones de organismos se han ido modificando a lo largo del proceso evolutivo para adaptarse al ambiente y a los cambios de éste. Como un sistema abierto que es, un animal está constantemente captando y emitiendo materiales y energía. Las sustancias necesarias para la vida se obtienen a partir del medio físico, tanto directamente, por los productores como las plantas verdes, como indirectamente, como lo hacen los consumidores, que finalmente devuelven sustancias inorgánicas al ambiente mediante sus productos de excreción, o al pudrirse y desintegrarse sus propios cuerpos tras la muerte.

Las formas vivas son eslabones temporales compuestos por sustancias del ambiente, que al final terminarán volviendo a él para ser reutilizados en la constitución de una nueva forma viva. Vida, muerte, descomposición y reutilización han constituido el ciclo de la existencia desde que surgió la vida.

La primitiva Tierra de hace 3500 millones de años, árida, tempestuosa y volcánica, con una atmósfera reductora de amoníaco, metano y agua, era la adecuada para la síntesis prebiótica que condujo a los comienzos de la vida. Aunque al principio no era totalmente adecuada para los organismos que habitan la Tierra en la actualidad, incluso resultaría letal para ellos, era exactamente la que necesitaban las primeras formas vivas, que no podrían sobrevivir en nuestro ambiente actual. La aparición de oxígeno libre en la atmósfera, producido principalmente, si no en su totalidad, por los seres vivos, es un ejemplo de la reciprocidad entre los organismos y su ambiente. Aunque el oxígeno era, al principio, un veneno para las primeras formas vivas, su acumulación gradual a lo largo del tiempo, a partir de la fotosíntesis, forzó la aparición de alteraciones bioquímicas protectoras que condujeron a una dependencia casi total del oxígeno. Además, al adaptarse y evolucionar, los organismos actúan sobre el ambiente y producen cambios en él, y al hacerlo, ellos mismos han de cambiar de nuevo.

DISTRIBUCIÓN DE LA VIDA SOBRE LA TIERRA

LA BIOSFERA Y SUS SUBDIVISIONES

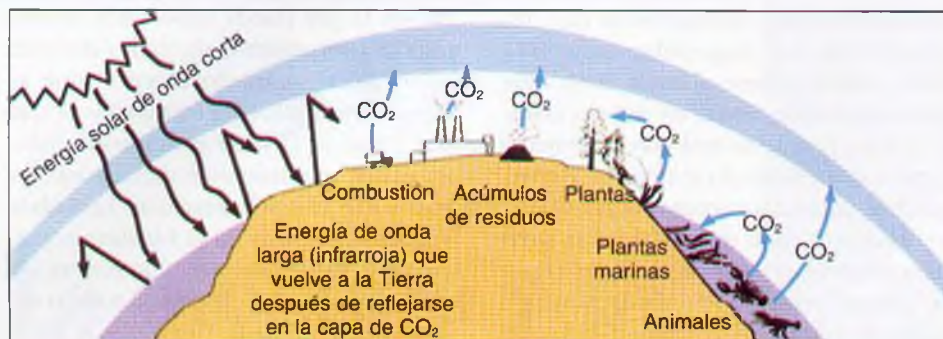
La biosfera, como normalmente se define, es la delgada capa externa de la Tie-

rra, en la que puede haber vida. Si bien queda, probablemente, mejor definida como un sistema global en el que se encuentran todas las formas vivas que hay sobre la Tierra y el ambiente físico en el que se encuentran dichos organismos y con el que interactúan. Las subdivisiones abióticas de la biosfera son la litosfera, la hidrosfera y la atmósfera.

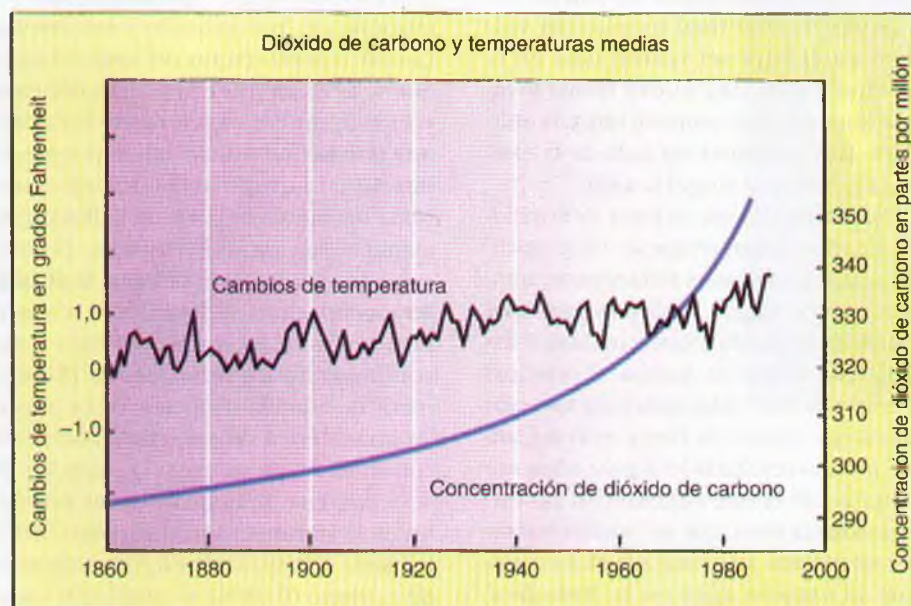
La **litosfera** es el material rocoso del manto externo de la Tierra y es la fuente última de todos los elementos minerales que los seres vivos necesitan. La **hidrosfera** es el agua que hay sobre la superficie de la Tierra o cerca de ella. El agua está distribuida sobre la Tierra según un ciclo hidrológico global que incluye evaporación, precipitación y escorrentía. Las cinco sextas partes del total del agua que se evapora proceden de los océanos, y se evapora más agua desde los océanos que la que éstos reciben por precipitación. La evaporación oceánica proporciona la mayor parte de la lluvia que mantiene la vida sobre la Tierra. El componente gaseoso de la biosfera, la **atmósfera**, ocupa unos 3500 km sobre la superficie terrestre, pero toda la vida está confinada en los primeros 8 a 15 km a partir de aquella (troposfera). La pantalla atmosférica de oxígeno-ozono está concentrada, en su mayoría, entre los 20 a 25 km. Los principales gases presentes en la atmósfera son: nitrógeno (78 %), oxígeno (21 %), argón (0,93 %), dióxido de carbono (0,03 %), y cantidades variables de vapor de agua.

El oxígeno atmosférico se originó casi totalmente a partir de las plantas fotosintéticas. Como ya se ha discutido en el Capítulo 3, la Tierra primitiva tenía una atmósfera reductora carente de oxígeno. Cuando se desarrolló el proceso de la fotosíntesis, hace unos 3000 millones de años, el oxígeno empezó a ir acumulándose gradualmente en la atmósfera. Es de suponer que en el Paleozoico medio, hace unos 400 millones de años, la concentración de oxígeno era del 21 %, como en la actualidad. Desde entonces, el consumo de oxígeno por parte de los animales y las plantas está en equilibrio con su producción. El excedente de oxígeno en la atmósfera se originó por la fosilización de las plantas, antes de que se descompusieran o fueran comidas por los animales. Como estos acúmulos de combustibles fósiles son quemados por

El organismo y su entorno se mantienen muy interrelacionados. El ambiente se ve modificado por los seres vivos, y las

**Figura 39-1**

El «efecto invernadero». El dióxido de carbono y el vapor de agua de la atmósfera son atravesados por la luz del Sol, pero absorben la energía calorífica reflejada por la superficie de la Tierra, lo que lleva al calentamiento del aire atmosférico.

**Figura 39-2**

Incremento general de la concentración de dióxido de carbono en la atmósfera y temperaturas medias de los últimos 140 años. Los datos anteriores a 1958 han sido extraídos de las burbujas de aire atrapadas en los hielos de los glaciares en diversas partes del mundo. Durante los últimos cien años la cantidad de dióxido de carbono en la atmósfera ha aumentado de manera regular, mientras que la temperatura de la Tierra ha seguido una tendencia mucho menos uniforme.

nadero retienen el calor emitido por las plantas y el suelo que hay en su interior. Aunque el efecto invernadero proporciona las condiciones esenciales para la vida sobre la Tierra, hemos de estar preocupados por la acumulación gradual de dióxido de carbono que podría conducir a un aumento demasiado grande de la temperatura de la biosfera (Figura 39-2).

El interés de los efectos del incremento de la cantidad de dióxido de carbono atmosférico, debido principalmente a la utilización de combustibles fósiles, no se apoya en una mera conjetura. El dióxido de carbono en la atmósfera ha aumentado desde las 280 partes por millón (ppm) existentes antes de la Revolución Industrial, hasta un promedio de 335 ppm en la actualidad, y continúa aumentando a un ritmo de 1,3 ppm al año. Es de esperar que sobrepase las 600 ppm en el próximo siglo. En el S. XIX, la temperatura media de la Tierra aumentó 0,4 °C, y se espera un aumento de 3 °C cuando la cantidad de dióxido de carbono se duplique durante el próximo siglo. Un calentamiento de una magnitud sin precedentes. Es de esperar un cambio climático importante que origine una mayor sequía en las zonas cerealistas americanas y una mayor humedad a lo largo de las costas. También es posible que se derritan los hielos de los Polos de la Tierra, con la consiguiente inundación de las costas bajas del planeta. Cualquiera que sea el resultado, una enorme y no planificada revolución está en marcha.

LOS AMBIENTES TERRESTRES: LOS BIOMAS

Un bioma es una gran unidad biótica, con una formación vegetal característica y fácilmente reconocible. Los botánicos hace tiempo que reconocieron que el ambiente terrestre podía dividirse en grandes unidades en función de sus vegetaciones características, como bosques, praderas, desiertos, etc. La distribución de los animales siempre ha sido más difícil de establecer, ya que las distribuciones de las plantas y de los animales no coinciden en el espacio de una manera exacta. Provisionalmente, los zoogeógrafos aceptan la distribución vegetal como la unidad biótica básica, y reconocen los biomas como combinaciones

nuestra civilización industrial, ese excedente de oxígeno acumulado a lo largo de los tiempos podría llegar a agotarse. Afortunadamente esto es improbable por dos razones: (1) la mayor parte del carbono fosilizado está depositado en estratos y rocas incombustibles, y (2) las reservas de oxígeno en la atmósfera y en los océanos son tan grandes, que podrían suministrar oxígeno durante varios miles de años, incluso si de repente cesase todo el aporte fotosintético.

Sin embargo, hay que tener en cuenta que la rápida y continua emisión de dióxido de carbono hacia la atmósfera, pro-

cedente de la utilización de combustibles fósiles puede afectar de manera significativa a la temperatura de la Tierra. Gran parte de la energía lumínica de onda corta procedente del Sol, se refleja como energía calorífica infrarroja de onda larga (Figura 39-1). Algunos de los componentes atmosféricos, especialmente el dióxido de carbono y el vapor de agua, impiden la pérdida de ese calor, produciendo el calentamiento de la atmósfera. Esto es a lo que se conoce como «efecto invernadero», ya que la atmósfera actúa atrapando el calor reflejado por la superficie terrestre, del mismo modo que los cristales de un inver-



Figura 39-3

Algunos de los principales biomas de Norteamérica. Las fronteras entre los diferentes biomas no son tan nítidas como se representan, sino que unos se superponen a otros en áreas bastante extensas.

características de animales y plantas. Un bioma se puede por tanto identificar como una formación vegetal dominante (Figura 39-3), pero como los animales dependen de las plantas, cada bioma soporta una fauna característica.

Cada bioma es diferente, pero sus límites no son claros. Cualquiera que haya viajado a través de América del Norte, sabe que las comunidades de plantas se van sucediendo unas a otras a lo

largo de amplias zonas de transición. Los bosques caducifolios húmedos de los Apalaches van dando paso, gradualmente, a los bosques de robles, más secos, que hay en la cuenca alta del Mississippi, después a robledales con pisos herbáceos. De éstos se llega a grandes praderas (ahora cultivos de maíz y cereales), después a los pastizales desérticos, y por último a los matorrales desérticos. Las difuminadas fronteras donde se mezclan

las plantas dominantes de biomas adyacentes se denominan **ecoclinas**. En este sentido, los biomas no son más que meras abstracciones, un modo ideal de organizar nuestros conocimientos sobre las diferentes comunidades de seres vivos. No obstante, cualquiera puede distinguir una pradera, un bosque caducifolio, un bosque de coníferas o un matorral desértico por las plantas que dominan en cada uno de ellos, y se puede supo-

ner con bastante verosimilitud el tipo de animales que viven en cada bioma.

La diferencia entre los distintos biomas está determinada principalmente por el clima, el régimen de precipitaciones y la temperatura de cada región, así como por la radiación solar que recibe. Las variaciones climáticas derivan de los distintos niveles de calentamiento de la atmósfera por parte del Sol. Ya que los rayos solares inciden con un ángulo pequeño en latitudes altas, el calentamiento de la atmósfera es menor en estas zonas que en el Ecuador (Figura 39-4).

Los principales biomas terrestres son: bosques caducifolios templados, bosques de coníferas, selvas tropicales, praderas, tundra y desiertos. En este breve estudio haremos referencia a los biomas de Norteamérica, considerando las principales características de cada uno de ellos.

Bosques caducifolios templados

Los bosques caducifolios templados son los mejor desarrollados en el este de Norteamérica; comprenden varios tipos de bosque que se suceden gradualmente desde el nordeste hasta el sur. Predominan los árboles caducifolios de hoja ancha, como robles, arces y hayas, que pierden sus hojas durante el invierno. Los aspectos estacionales están mejor definidos en este bioma que en cualquier otro. La condición de caducifolios es una adaptación que representa un estado de latencia ante los bajos niveles de energía que llegan desde el Sol durante el invierno y ante las heladas. En verano, la elevada densidad relativa de estos bosques forma una pantalla cerrada que crea una profunda sombra por debajo. En consecuencia, se produce una selección de plantas que crecen rápidamente durante la primavera y florecen antes de que dicha pantalla se desarrolle totalmente. La precipitación media anual es relativamente grande (de 75 a 125 cm) y las lluvias se reparten con una cierta periodicidad a lo largo del año.

Las comunidades de animales de los bosques caducifolios responden ante los cambios estacionales de varias maneras. Algunos animales, como las aves insectívoras, emigran; otras, como la marmota, pasan el invierno en un estado de hibernación; otros, imposibilitados para escapar a los rigores invernales sobreviven



Figura 39-4

El clima de la Tierra depende de la diferente radiación solar que reciben las regiones de elevada latitud y las próximas al Ecuador. La energía solar se dispersa por una superficie mucho mayor en los polos, que una cantidad de energía similar en el Ecuador.

gracias a los pocos alimentos disponibles (por ejemplo, los ciervos), o almacenan reservas de alimentos (como lo hacen las ardillas). La caza y la degradación del hábitat han eliminado casi totalmente a los grandes carnívoros, como pumas, linces y lobos, que antes abundaban en los bosques del este. Por su parte, los ciervos prosperan en los bosques de repoblación del este, bajo la estricta protección de la normativa de caza. Las comunidades de insectos y otros invertebrados son abundantes en estos bosques caducifolios, porque los troncos y la hojarasca que hay sobre el suelo proporcionan un excelente refugio.

Estos bosques caducifolios sufrieron una fuerte explotación, que se inició en el siglo xvii y alcanzó su cima en el siglo xix. La industria maderera hizo que se perdieran casi totalmente algunos bosques que en otro tiempo tuvieron un gran esplendor. Cuando se permitió la utilización agrícola de las praderas, muchas granjas del este fueron abandonadas, lo que permitió que los bosques caducifolios se fuesen recuperando gradualmente.

Bosques de coníferas

En Norteamérica, los bosques de coníferas constituyen una franja, un amplio cinturón continental, que se extiende desde Canadá y Alaska, en el norte y, por las Montañas Rocosas, hasta llegar a México en el sur. Estos bosques se «continúan»

con los del norte de Eurasia, lo que hace que se trate de una de las mayores formaciones vegetales de la Tierra. Los bosques de coníferas están dominados por perennifolios (pinos, abetos, píceas y cedros) que están adaptados para soportar grandes heladas, y se benefician de unos cortos períodos de crecimiento veraniego. Su estructura cónica y la posesión de unas ramas flexibles les permiten soportar fácilmente el peso de la nieve. Las zonas nortenas forman los **bosques boreales**, a menudo denominados **taiga** (un término de origen ruso). En la taiga predominan los abetos blancos y negros, abetos subalpinos, alerces y abedules. En la región central de Norteamérica, la taiga se convierte en lo que se denomina **bosque isla**, dominados por pinos blancos y rojos, y píceas. Sin embargo, la mayoría de estos bosques han sido talados por explotaciones madereras y han sido reemplazados por los terrenos baldíos con arbustos que, en la actualidad, caracterizan Michigan, Wisconsin, el sur de Ontario y Minnesota. Los grandes **bosques sureños de pinos** ocupan una gran parte del sudeste de los Estados Unidos. Los últimos bosques de coníferas del noroeste, en la costa del Pacífico, han sufrido una fuerte explotación maderera.

Los mamíferos de los bosques boreales y de los bosques isla son los ciervos y alces (Figura 39-5), la liebre ártica y una gran variedad de roedores, carnívoros como los lobos, zorros, glotones, linces, comadrejas y martas, y omnívoros como los osos. Todos están adaptados fisiológica o etológicamente para soportar unos inviernos largos, fríos y con grandes nevadas. Las aves más comunes son los carboneros, picamaderos, currucas y arrendajos. Un ave, el piquituerto rojo, se ha especializado en comer piñones cascando las semillas de las piñas. Los mosquitos y las moscas son una plaga en este bioma, tanto para los animales como para el hombre. Los bosques de coníferas del sur carecen de los mamíferos que se encuentran en los bosques del norte, pero son mucho más ricos en ofidios, lagartos y anfibios.

Selvas tropicales

El cinturón ecuatorial de bosques tropicales (selvas) que rodea toda la Tierra, es un área de intensas lluvias, humedad ele-



Figura 39-5

Un macho de alce comiendo brotes de abedul en un bosque de coníferas. Véase que la piel de la cornamenta («terciopelo») se está desprendiendo, eso significa que el crecimiento de la cornamenta se ha completado y que la época de apareamiento se está aproximando.

vada, temperaturas constantes y relativamente altas, y con pequeñas variaciones estacionales y de duración del día. Estas condiciones ofrecen un aporte nutritivo lujurioso, un crecimiento ininterrumpido que alcanza su máxima intensidad en las selvas lluviosas. En contraste con los bosques caducifolios templados, donde predominan unas pocas especies arbóreas, las selvas tropicales contienen miles de especies, de las cuales ninguna es dominante. Una sola hectárea tiene, normalmente, de 50 a 70 especies de árboles, en comparación con las 10 ó 20 especies que hay en la misma superficie en un bosque del este de los Estados Unidos. Las plantas trepadoras y las epifitas son comunes en los troncos y en las ramas de los árboles. Una característica diferenciadora de las selvas tropicales es la estratificación de la vida en seis, y ocasionalmente hasta ocho, estratos tróficos (Figura 39-6).

Las aves y murciélagos insectívoros ocupan el aire que queda por encima de las copas de los árboles; por debajo hay aves, murciélagos frugívoros y mamíferos que se alimentan de hojas y frutos. En las zonas intermedias hay mamíferos arborícolas (como los monos o los perezosos), numerosas aves, murciélagos insectívoros, insectos y anfibios. En la zona intermedia hay diferentes grupos de animales, como las ardillas, que corren arriba y abajo por los troncos, alimentándose en todos los niveles. Sobre el

suelo de la selva tropical hay grandes mamíferos, incapaces de trepar, como los grandes roedores sudamericanos (por ejemplo capibaras, pacas y agutís) y algunos miembros de la familia de los cerdos. Por último, una gran variedad de pequeños insectívoros, carnívoros y herbívoros buscan sus alimentos entre la hojarasca que hay sobre el suelo y en los troncos de los árboles más pequeños. Ningún otro bioma puede igualar a las selvas tropicales por su increíble variedad de especies animales. Las cadenas tróficas están muy entrelazadas y para los ecólogos resultan sumamente difíciles de describir.



Figura 39-6

Perfil de una selva tropical, que muestra la estratificación de la vida animal y vegetal en seis estratos diferentes. La biomasa animal es muy pequeña en comparación con la biomasa de los árboles.

Las selvas tropicales, especialmente la grandes áreas que ocupan en la cuenca del Amazonas, son los más seriamente amenazados de todos los ecosistemas de bosque. Grandes áreas han sido aclaradas con fines agrícolas, con métodos de «tala y quema», pero debido a la baja fertilidad del suelo, las granjas pronto son abandonadas. Puede parecer paradójico que un bioma tan exuberante como la selva tropical, crezca sobre un suelo pobre. Esto es debido a que los nutrientes que quedan libres tras la descomposición, son rápidamente absorbidos por las plantas, sin que se lleguen a formar capas de humus. En muchas zonas, una vez que se eliminan las plantas, rápidamente se llega a un suelo duro, con una corteza conocida como **laterita**. Las plantas tropicales son incapaces de colonizar de nuevo tales zonas.

Cada mes, una superficie de selva tropical virgen, equivalente a la extensión de El Salvador, se transforma para otros usos. A diferencia del aclaramiento de los bosques de las zonas templadas, que hace posible una agricultura productiva, los suelos tropicales rápidamente se agotan, forzando a los granjeros a desplazarse hacia nuevas áreas forestales. Otra presión que sufren las selvas tropicales es la que realizan las grandes compañías multinacionales madereras, que se adueñan y talan grandes cantidades de árboles para obtener madera para los países más desarrollados. Los ganaderos también abren grandes claros en la selva para su ganado, que más tarde se venderá a las cadenas de alimentos preparados de Norteamérica. Como un especialista decía: «todos tenemos un eslabón de esa cadena sujeto con nuestra mano».

Praderas

Las praderas de Norteamérica son unas de las más extensas del mundo, ya que se extienden desde las laderas de las Montañas Rocosas, en el oeste, hasta los bosques caducifolios del este, y desde el norte de México, en el sur, hasta las provincias de Alberta, Saskatchewan y Manitoba, de Canadá, en el norte. Las asociaciones de plantas y animales originales de este bioma han sido casi totalmente destruidas por el hombre. Las praderas

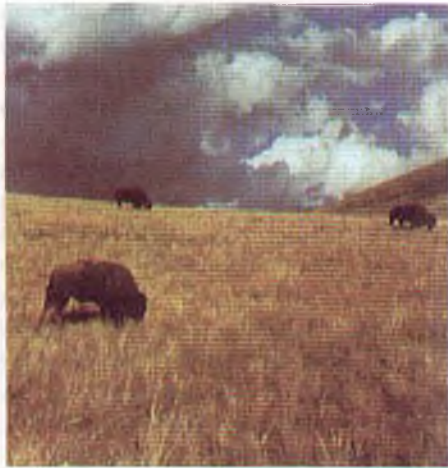


Figura 39-7
Bisontes pastando en una pradera.

han sido hoy transformadas en la región agrícola más productiva del mundo, dominada por monocultivos cerealistas. En estos pastizales, la mayoría de las hierbas autóctonas han sido reemplazadas por otras especies. Grandes extensiones de Arizona y Nuevo México, antes unas ricas praderas, se han transformado en secos desiertos tras más de un siglo de utilización ganadera excesiva. De los herbívoros otrora dominantes, los bisontes (Figura 39-7), muy pocos sobreviven, aunque las liebres americanas, los perrillos de las praderas, las ardillas terrestres y los berrendos aún son relativamente abundantes. Entre los mamíferos depredadores encontramos coyotes, hurones y tejones, aunque de todos ellos los más abundantes son los coyotes.

Tundra

La tundra es el bioma característico de las regiones de clima rigurosamente frío, especialmente en las regiones árticas sin arbolado y en las cimas de las altas montañas. Las plantas han de estar adaptadas a períodos cortos de crecimiento estacional, de aproximadamente 60 días, y a un suelo que se mantiene helado la mayor parte del año. Muchas regiones de tundra están cubiertas por pantanos, marismas, charcas o por un revestimiento esponjoso de vegetación muerta, aunque las tundras de zonas elevadas pueden tener una cobertura sólo a base de líquenes y hierbas. A pesar de crecer sobre un suelo de poco espesor y de la corta estación de crecimiento, la vegeta-

ción a base de plantas de poca estatura, hierbas, juncos y líquenes, puede ser bastante exuberante. La vegetación de la tundra alpina de las montañas altas, como las Rocosas o las sierras de Nevada, puede diferenciarse de la tundra ártica por diferentes aspectos. Los animales más característicos de la tundra ártica son el lemingo, el caribú (Figura 39-8), el buey almizclero, el zorro ártico, la liebre ártica, la perdiz nival y, durante el verano, muchas aves migratorias.

Desierto

Los desiertos son regiones extremadamente áridas, donde las lluvias son mínimas (menos de 25 cm al año) y la evapotranspiración es elevada. Los desiertos de Norteamérica están divididos en dos grandes formaciones, los desiertos calientes del sur (Mojave, Sonora y Chihuahua) y los fríos y elevados, situados en las zonas de «sombra de lluvias» de Sierra Alta y las montañas Cascada. Las plantas de los desiertos, como sucede con algunos arbustos y con los cactus, tienen una acusada reducción foliar, así como otra serie de adaptaciones que les permiten conservar agua. Muchos de los animales grandes que viven en los desiertos han desarrollado unas notables adaptaciones anatómicas y fisiológicas para mantenerse fríos y conservar el agua (p. 669). La mayoría de los animales de pequeño tamaño evitan las

condiciones desérticas más duras, viviendo en galerías o desarrollando hábitos nocturnos. Los mamíferos de los desiertos de Norteamérica son el berrendo, el pécari, la liebre de cola blanca, la liebre americana, la rata canguro y la ardilla terrestre. Las aves típicas de estos desiertos son el correcaminos, el reyezuelo de los cactus, los zopilotes y el pájaro carpintero de los cactus. Los reptiles son abundantes, así como algunas especies de sapos. Los artrópodos incluyen una gran variedad de insectos y arácnidos.

La desertización de la Tierra está aumentando rápidamente. Actualmente los desiertos ocupan el 12 % de la superficie terrestre. Las regiones semiáridas se van extendiendo cada día más y se convierten en desiertos a medida que crecen y se explotan en exceso, cambiando rápidamente de aspecto, sufriendo una fuerte erosión y viéndose alteradas las propiedades del suelo.

LOS AMBIENTES ACUÁTICOS

Las aguas continentales

Las aguas continentales pueden separarse claramente en aguas corrientes, o **lóticas** (*L. lotus*, acción de lavar), y aguas quietas, o **lénticas** (*L. lentus*, lento). Los hábitat lóticos siguen un gradiente desde



Figura 39-8
Un gran macho de caribú en la tundra de Alaska. Los gregarios caribúes se desplazan en grandes rebaños, alimentándose durante el verano de hierbas, brotes de sauce y de abedul, pero durante el invierno se alimentan casi exclusivamente de líquenes.

los arroyos de montaña hasta los riachuelos y ríos. Los torrentes y arroyos, con una corriente de agua veloz, son ricos en oxígeno disuelto, debido a su turbulencia. El aporte energético se produce principalmente en forma de detritos orgánicos procedentes de las áreas terrestres adyacentes. Los ríos, de corriente más lenta, tienen menos oxígeno disuelto y más algas y plantas flotantes. Su fauna tolera bien la baja concentración de oxígeno.

Los hábitat lénticos, como las charcas o los lagos, tienden a tener una concentración de oxígeno aún menor, sobre todo en las zonas más profundas. Los animales que viven en el fondo o sobre la vegetación sumergida (**bentos**) incluyen caracoles, bivalvos, crustáceos y una gran variedad de insectos. En los lagos y charcas grandes hay muchas formas nadadoras, denominadas **necton**. Según la disponibilidad de nutrientes, puede haber una gran cantidad de pequeñas plantas y animales flotantes o nadadores (**plankton**). Las charcas y lagos tienen un período de vida relativamente corto, desde unos pocos cientos a varios miles de años, según el tamaño y el ritmo de sedimentación, y están sujetos a grandes cambios físicos a lo largo del tiempo. Los Grandes Lagos de Norteamérica se formaron hace unos 5000 años, y ocupan las depresiones excavadas por los glaciares durante el Pleistoceno.

Muchos hábitat dulciacuícolas han sido muy dañados por la contaminación, pro-

Una notable excepción al corto tiempo de existencia de la mayoría de los lagos es la representada por el lago Baikal al Sur de Siberia. Este enorme lago, con una profundidad de 1741 m, es con mucho el más antiguo del mundo, ya que data de finales del Paleoceno (más de 60 millones de años).

cedente, por ejemplo, del vertido de residuos industriales tóxicos o de enormes cantidades de aguas residuales. Uno de los Grandes Lagos, el Lago Erie, ha sido el más seriamente afectado por la afluencia de grandes cantidades de nitratos y fosfatos. Estas sustancias han hecho que aumente la fertilidad del lago, lo que ha dado origen a un extraordinario florecimiento de las algas, que van muriendo y cayendo hacia el fondo para descomponerse y atrapar parte del oxígeno del lago. Como resultado final, todos los niveles de la vida acuática se han visto alterados.

Océanos

Los océanos representan, con mucho, la porción más grande de la biosfera de la Tierra. Cubren el 71 % de la superficie terrestre, con una profundidad media de 3,75 km, y sus mayores profundidades alcanzan los 11,5 km por debajo del nivel del mar. El medio marino es relativamente uniforme en comparación con el terrestre, y en muchos aspectos es menos

exigente sobre las formas de vida. Sin embargo, la evidente monotonía de la superficie oceánica contrasta con la enorme variedad de formas vivas que hay bajo ella. Los océanos son el sustento para la vida, y esto se refleja en la enorme variedad de organismos que viven en ellos, más de 200 000 especies de protistas, plantas y animales. La inmensa mayoría de estas formas, aproximadamente el 98 %, viven sobre el fondo marino (**bentónicas**), y sólo un 2 % nadan libremente en el océano abierto (**pelágicas**). De las formas bentónicas, la mayoría viven en la franja intermareal, o en zonas poco profundas del océano, y menos de un 1 % de ellas viven en el fondo del océano por debajo de los 2000 m de profundidad.

Las zonas más productivas se concentran a lo largo de los bordes continentales y en unas pocas áreas en las que las aguas están enriquecidas por nutrientes y residuos orgánicos, que son elevados por corrientes ascendentes hasta zonas iluminadas por el Sol, o zonas **fóticas**, donde se puede producir la fotosíntesis. Con ciertas excepciones llamativas (ver nota a margen en la p. 807, Capítulo 40), por debajo de la zona fótica, toda la vida depende de la «lluvia» de partículas orgánicas procedentes de la zona superior.

La vida en el océano se divide en regiones, o provincias, cada una de las cuales tiene sus propias formas vivas (Figura 39-9). La zona **litoral**, o **inter-**

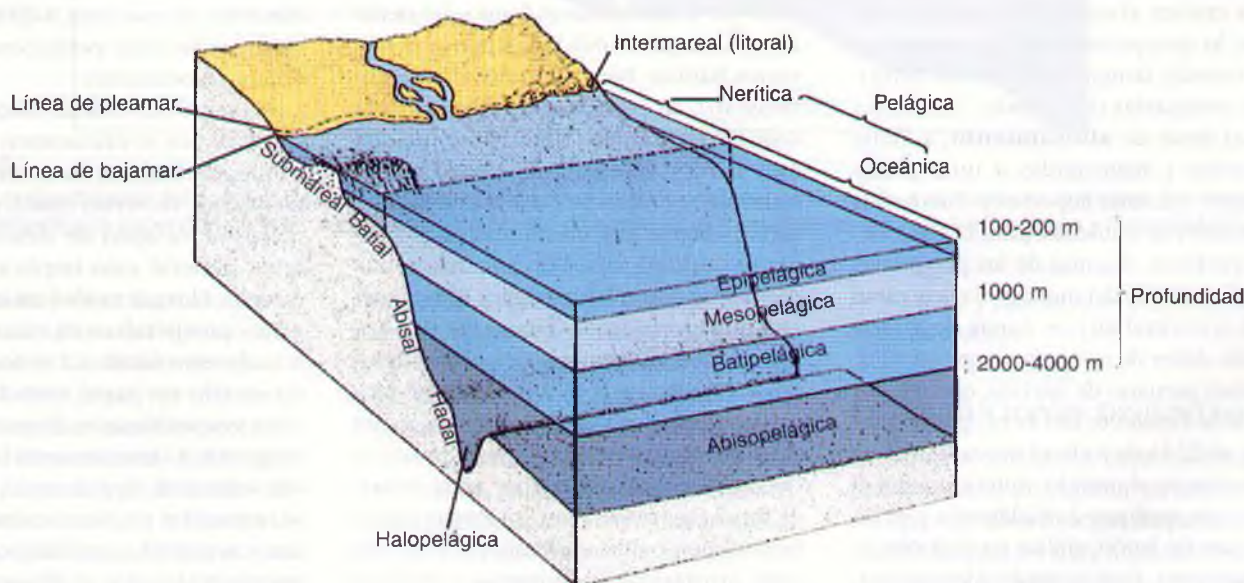


Figura 39-9
Las principales zonas marinas.

marcal, donde el mar y la tierra se encuentran, es biológicamente una de las más ricas, aunque paradójicamente presenta las condiciones físicas más adversas de todos los ambientes marinos. Esta zona, y los animales que viven en ella, están sometidos a los embates del oleaje, al sol, el viento, la lluvia, grandes fluctuaciones de temperatura, la erosión y la sedimentación. Debido a la diversidad de hábitat disponibles y al abundante aporte de nutrientes, en esta zona abundan los animales como los percebes y balanos, caracoles, quitones, lapas, mejillones y otros bivalvos, erizos de mar, etc. Bajo la zona litoral se encuentra la zona **sublitoral**, o **submareal**, que siempre queda sumergida. También alberga una rica variedad de animales, así como «bosques» de algas pardas.

Un **estuario** es una zona de transición semicerrada donde el agua dulce se mezcla con la del mar. A pesar de que la salinidad es inestable debido a que el aporte de agua dulce es variable, los estuarios son ricos en nutrientes, lo que les permite mantener una fauna muy diversa.

La zona **nerítica**, o de aguas poco profundas, rodea a los continentes y se extiende hasta los límites de la plataforma continental, hasta alcanzar aproximadamente los 200 m de profundidad (Figura 39-9). Esta zona es más productiva que el mar abierto, ya que se beneficia de los nutrientes que le llegan desde los ríos y de las zonas de afloramiento en el borde de la plataforma continental. Las algas crecen abundantemente en esta zona, lo que permite que se mantenga una variada fauna, incluidas las principales pesquerías del mundo.

Las áreas de **afloramiento**, aunque pequeñas y restringidas a unas pocas regiones, son unas importantes fuentes de renovación de nutrientes para la zona fótica superficial. Algunas de las pesquerías más productivas del mundo se encuentran (o se encontraban) en zonas de afloramiento. Antes de su agotamiento en 1972, el banco peruano de anchoa, que dependía de la Corriente del Perú, proporcionaba el 22 % de todo el pescado que se capturaba en el mundo! Anteriormente el banco de sardinas de California y el de arenques de Japón, ambos en regiones de afloramiento, fueron explotados intensivamente hasta llegar a un nivel de agotamiento sin posibilidad de recuperación.

El océano abierto se conoce como zona **pelágica** (Figura 39-10). A pesar de su inmensidad (ocupa el 90 % de la superficie oceánica total), la zona pelágica es relativa y biológicamente pobre, ya que los organismos que van muriendo se hunden desde la zona fótica hacia la batipelágica, en la que los nutrientes quedan inmovilizados. No obstante, en zonas de afloramiento donde convergen las corrientes oceánicas, los nutrientes son reutilizados y la productividad puede ser elevada. Las regiones polares, que son sumamente productivas, son un buen ejemplo. Antes de la explotación abusiva por el hombre, se estima que las ballenas consumían al año unos 77 millones de toneladas de krill antártico (unos pequeños animales similares a los camarones, p. 402), ¡mucho más que la totalidad de las capturas de peces, crustáceos y moluscos realizadas por el conjunto de toda la flota pesquera mundial en un año! La enorme población de krill estaba mantenida por el fitoplacton, la base de la cadena alimentaria, que a su vez era abundante por la riqueza en nutrientes del océano Antártico.

Bajo la superficie, o zona **epipelágica**, se encuentran las grandes profundidades oceánicas, caracterizadas por una enorme presión, una oscuridad perpetua y una temperatura constante y próxima a 0 °C. Estas regiones se han mantenido desconocidas para el hombre hasta hace poco tiempo, cuando con cámaras, batiscafos y rastreadores de fondos se comenzó a ver y muestrear el fondo del océano. En las profundidades marinas hay varios hábitat bien diferenciados (Figura 39-10). La zona **mesopelágica** es la «zona crepuscular», que recibe una luz muy débil y alberga una variada comunidad de animales. Por debajo de la zona mesopelágica hay un mundo en perpetua oscuridad, dividido en tres zonas conocidas como batipelágica, abisopelágica y hadopelágica (Figura 39-10). Las formas que viven a grandes profundidades dependen de la escasa «lluvia» de partículas orgánicas que, por encima, escapa a ser consumida por los organismos que hay en esa columna de agua. Sobre el fondo marino viven los organismos bentónicos como anémonas, erizos de mar, crustáceos, poliquetos e incluso peces (la mayor parte de los principales grupos de metazoos están representados

aquí). La mayoría son organismos suspensívoros y se caracterizan por un crecimiento sumamente lento (debido a la escasez del alimento), y por vivir durante bastante tiempo.

Recientemente se han descubierto comunidades de animales bentónicos totalmente independientes de la energía solar y de la lluvia de residuos orgánicos; tales animales viven junto a fuentes de aguas termales que surgen entre las grietas del fondo del océano (ver nota al margen de la p. 807, Capítulo 40).

LA DISTRIBUCIÓN DE LOS ANIMALES (ZOOGEOGRAFÍA)

La Zoogeografía intenta explicar por qué los animales se distribuyen como lo hacen, sus modelos de dispersión y los factores responsables de la misma. Con la excepción de la especie humana, que es capaz de vivir en todos los lugares de la Tierra, y criaturas como el ratón doméstico o las cucarachas, que comparten las residencias humanas, los diferentes tipos de animales ocupan áreas geográficas limitadas. No siempre resulta fácil explicar por qué los animales se distribuyen como lo hacen, ya que hábitat similares en diferentes continentes pueden estar ocupados por distintos tipos de animales. Una especie en concreto puede faltar en una región ocupada por otros animales similares, a causa de la existencia de barreras que eviten su establecimiento en esa zona, o por estar allí ya establecidas otras poblaciones que impiden la colonización.

Siempre hay buenas razones para que los animales se encuentren donde están (o para que no se encuentren donde se piensa que deberían estar), y los zoogeógrafos se ocupan de descubrirlas. Por regla general esto implica estudiar su pasado. El registro fósil muestra qué animales prosperaban en zonas en las que actualmente faltan. La extinción ha tenido en ello un papel esencial, pero muchos grupos dejaron descendientes que emigraron a otras zonas en las que pudieron sobrevivir. Por ejemplo, los camellos se originaron en Norteamérica, donde se han encontrado sus fósiles, pero se dispersaron durante el Pleistoceno hacia Eurasia y África, a través de Alaska (los verdaderos camellos) y hacia Sudaméri-

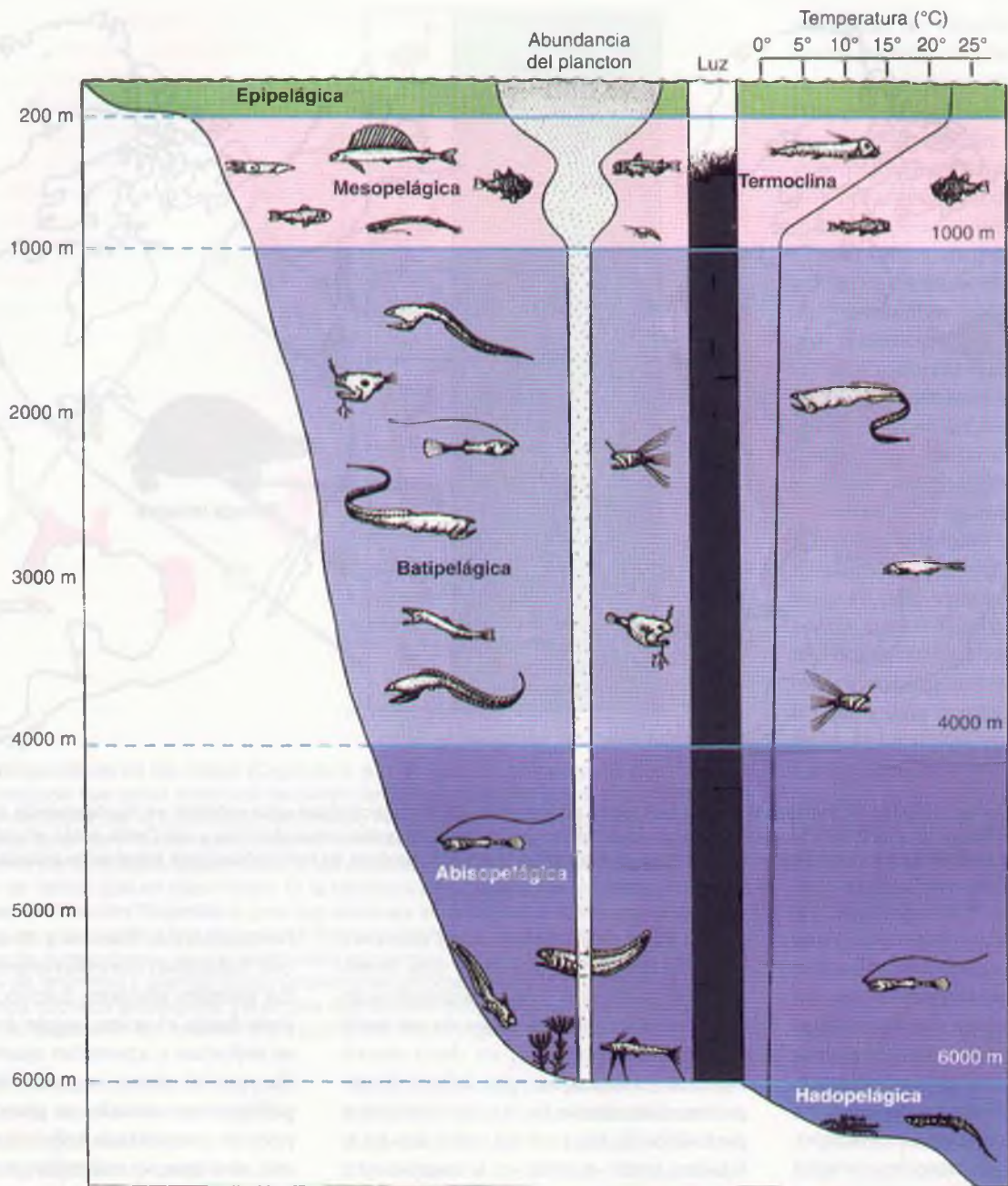


Figura 39-10

La vida en las profundidades del océano. Cada zona soporta una comunidad de organismos diferente. Los animales que viven por debajo de la zona mesopelágica dependen de la escasa lluvia de partículas alimenticias que caen desde las zonas epipelágica y mesopelágica.

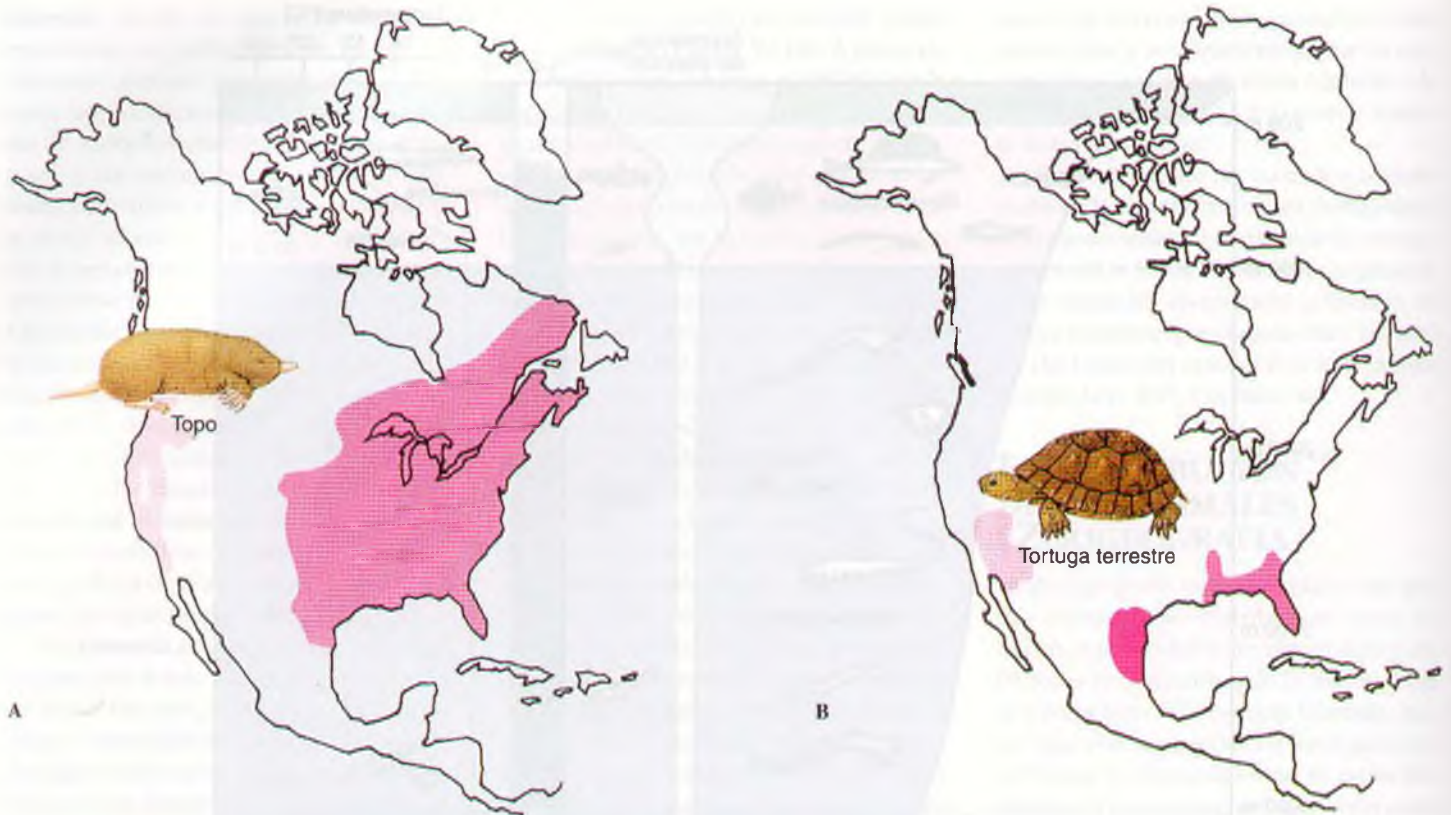
ca, donde aún hoy viven llamas, alpacas, guanacos y vicuñas (el Pleistoceno comenzó hace 1,7 millones de años y duró unos 11 000 años; ver contracu-bierta posterior). Los camellos se extinguieron en Norteamérica hace unos 10 000 años, hacia el final de la Era Glaciar. Así, debemos conocer la historia de una especie, o la de sus antecesores, para poder comprender por qué vive en un sitio concreto. La superficie de la Tierra está sufriendo constantes modificaciones.

Muchas de las áreas que actualmente son tierra firme, en otro tiempo estuvieron cubiertas por el mar; llanuras hoy fértiles pudieron estar ocupadas por desiertos; barreras de montañas inalcanzables se elevan donde nunca existieron antes; o inhóspitos campos helados desaparecieron debido a un calentamiento climático, para ser sustituidos por bosques. Los cambios geológicos han sido los responsables, en gran medida, de las variaciones de la distribución de los animales

(y plantas), y han influido poderosamente en la evolución.

DISTRIBUCIONES DISJUNTAS

El principal problema para los zoogeógrafos es tratar de explicar los numerosos ejemplos de **distribución disjunta** o discontinua: especies muy íntimamente relacionadas que viven en áreas muy separadas de un mismo continente, o incluso al otro lado del mundo (Figura 39-11).

**Figura 39-11**

Ejemplos de distribuciones disjuntas en Norteamérica. **A**, Los topos de la familia *Talpidae* probablemente entraron en Norteamérica a través del puente que durante el Terciario unía Asia y Norteamérica por el estrecho de Bering. Las poblaciones del Este y del Oeste están ahora separadas por las Montañas Rocosas. **B**, Las tortugas terrestres del género *Gopherus* viven actualmente en tres poblaciones totalmente aisladas.

¿Cómo puede llegar un grupo de animales a tener una dispersión geográfica tan grande? Hay dos caminos posibles por los que se puede llegar a una distribución disjunta. O bien una población se desplaza hasta una nueva localización (**dispersión**) atravesando territorios inadecuados para una colonización larga en el tiempo, o bien los cambios ambientales rompen la distribución, una vez continua de las especies, resultando poblaciones geográficamente separadas (**vicarianza**). La vicarianza puede implicar una serie de cambios climáticos que reducen y fragmentan las áreas con un hábitat adecuado para una especie, o puede estar relacionada con movimientos físicos de masas de tierra o de corrientes de agua, que transportan y separan a diferentes poblaciones de una misma especie.

DISTRIBUCIÓN POR DISPERSIÓN

Por medio de la dispersión los animales se extienden desde sus lugares de origen hacia nuevas localidades. Los movimien-

tos de dispersión comprenden una *emigración* desde una región y una *inmigración* hacia otra. Los movimientos de dispersión son movimientos *en un sentido* (unidireccionales), es decir movimientos centrífugos, que deben distinguirse claramente de los movimientos *periódicos* de ida y vuelta entre dos localidades, como sucede en la migraciones estacionales de muchas aves. Los animales que se dispersan pueden moverse activamente por sus propios medios, o pasivamente, dispersándose gracias al viento, flotando o siendo arrastrados por los ríos, lagos o en el mar, o transportados por otros animales. Los animales presentan tendencia a ampliar sus distribuciones geográficas de manera que intentan ocupar todos los hábitat favorables que les sean geográficamente accesibles. Por ejemplo, al final del Pleistoceno, los glaciares quedaron reducidos a las regiones más nortenas y, para muchas especies de ambientes templados, quedaron disponibles hábitat favorables en zonas en las que antes había glaciares en

Norteamérica, Europa y Asia. Especies que habitaban inmediatamente al sur de los grandes glaciares fueron desplazándose hacia el norte, según los glaciares se reducían y aparecían nuevos hábitat. Ya que el ritmo reproductivo de las poblaciones animales es grande, hay una presión continuada sobre las poblaciones para que se extiendan por todos los hábitat favorables.

La dispersión explica fácilmente los movimientos de las poblaciones de animales hacia los hábitat favorables que geográficamente se encuentran junto a sus lugares de origen. Esto produce una expansión con una distribución geográficamente continua. ¿Puede la dispersión explicar también el origen de las distribuciones geográficamente disjuntas? Por ejemplo, las aves no voladoras, las ratis (Figura 39-12) tienen una distribución disjunta, principalmente por el hemisferio sur, que abarca África, Australia, Madagascar, Nueva Guinea, Nueva Zelanda y Sudamérica. Estas masas de tierra firme están separadas unas de otras por el

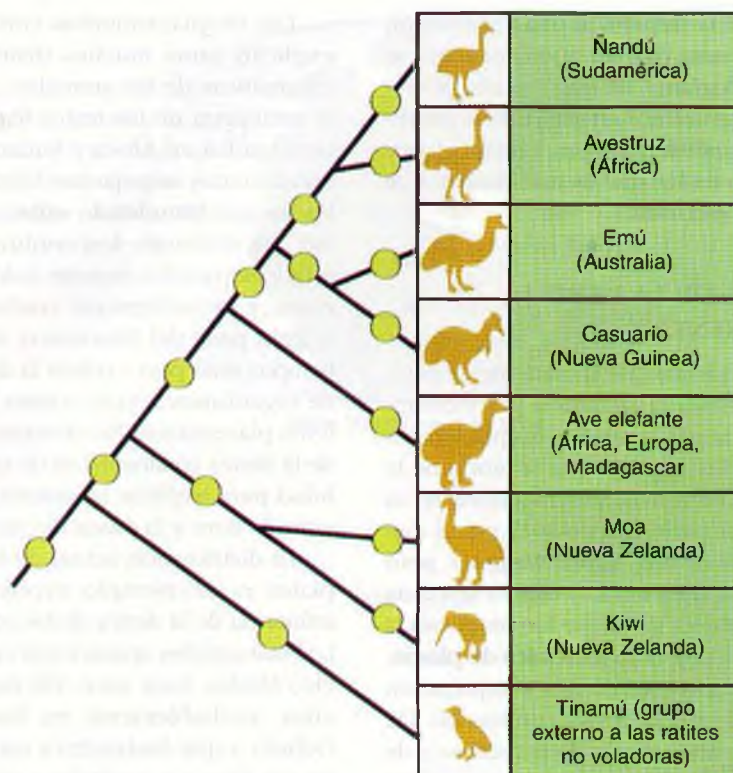


Figura 39-12

Relaciones filogenéticas de las ratites (Capítulo 9, p. 163-164). La biogeografía por vicarianza propone que estas especies de ratites descenden de una forma ancestral de ratite que se distribuía por el hemisferio sur cuando África, Australia, Madagascar, Nueva Guinea, Nueva Zelanda y Sudamérica estaban conectadas entre sí. El movimiento de estas masas de tierra por el océano separó tanto a las propias masas de tierra como a las poblaciones de ratites que en ellas vivían. Si la hipótesis de vicarianza es correcta, la secuencia de ramificación filogenética para las especies alopátridas de ratites debe reflejar la secuencia en que esas masas de tierra se fueron separando unas de otras. Esta hipótesis puede comprobarse comparando otros esquemas filogenéticos similares para otros grupos de animales y plantas cuyas poblaciones ancestrales se hubiesen separado por los mismos sucesos geológicos. La amplia distribución geográfica del ave elefante sugiere que su dispersión fue anterior a la separación de las masas de tierra.

océano, una barrera muy importante para la dispersión de estas aves. Para explicar su distribución por medio de la dispersión, hemos de suponer un **centro de origen** en el que se originó el grupo y desde el que se dispersaron hacia todas estas tierras separadas en las que ahora viven. Ya que las ratites no pueden volar, una hipótesis favorable a la dispersión tendría que contar con el desplazamiento pasivo, en balsas flotantes, de los individuos para poder atravesar el océano. ¿Es razonable esta hipótesis? Por estudios realizados en las Islas Galápagos y Hawaii (Capítulo 9) sabemos que ocasionalmente los animales y plantas terrestres pueden dispersarse a grandes distancias atravesando los océanos. Ésta es la única manera en que los animales terrestres podría haber colonizado las islas producidas por los volcanes oceánicos. Para las ratites, y para otros

muchos animales con distribuciones disjuntas, hay otra explicación alternativa a la hipótesis de que su distribución se debe a la dispersión a través de hábitat desfavorables. Ésta es la hipótesis de la vicarianza (*L. vicarius*, sustituto).

DISTRIBUCIÓN POR VICARIANZA

Las distribuciones disjuntas de los animales pueden deberse a cambios físicos en el ambiente que hacen que hábitat antes continuos se hagan disjuntos. Zonas que una vez estuvieron unidas pueden haberse separado por la aparición de barreras insuperables para los animales que viven en ellas. Al estudio de la separación de biotas de esta forma es a lo que se denomina **biogeografía por vicarianza**. A nivel específico, el término «vicarianza» a menudo se emplea como

sinónimo de «alopátrida» que simplemente es una distribución de poblaciones en áreas geográficamente separadas (Capítulo 9). La lava fluida de un volcán puede hacer que un bosque antes continuo quede geográficamente dividido en dos porciones discontinuas, y muchas especies de animales y plantas pueden quedar separadas geográficamente como poblaciones diferentes.

Posiblemente el caso de vicarianza más acusado en toda la historia de la Tierra sea la deriva continental, mediante la cual la masa terrestre, antes continua, se fue separando paulatinamente para dar continentes e islas separados por el océano (ver más abajo). Todos los animales terrestres y de agua dulce, que se distribuían por una masa de tierra inicialmente única, se fueron separando poco a poco en diferentes poblaciones sobre los continentes e islas que se separaban por los océanos. La vicarianza debida a la deriva continental nos conduce a otra hipótesis para explicar la distribución disjunta de las ratites; puede que se trate de los descendientes de una especie primitiva que se extendía ampliamente por el hemisferio sur donde África, Australia, Madagascar, Nueva Guinea, Nueva Zelanda y Sudamérica tenían un contacto del que hoy carecen. Cuando estas masas de tierra se movieron y quedaron separadas por el océano, la especie ancestral de ratite quedó separada en poblaciones disjuntas que fueron evolucionando independientemente, dando origen a la diversidad de especies que hoy podemos contemplar.

¿Cómo podemos comprobar las hipótesis biogeográficas relacionadas con la vicarianza? Las reconstrucciones del pasado histórico y de los cambios ambientales pueden parecer imposibles, pero contamos con un medio muy poderoso para comprobar este tipo de hipótesis biogeográficas, basado en la utilización de los métodos sistemáticos explicados en el Capítulo 11.

Hay que suponer que las diferentes especies de ratites evolucionaron a medida que la deriva continental iba separando los ambientes terrestres en fragmentos aislados. Si construimos un cladograma o árbol filogenético de las ratites como el de la Figura 39-12, la primera divergencia debería corresponder al primer evento vicariante que separó a

las formas ancestrales. Todas las ramificaciones siguientes del cladograma se corresponderán con los sucesos vicariantes consecutivos que fueron separando las principales líneas evolutivas de las ratites. Nuestro cladograma, en teoría, reconstruye la historia de los sucesos vicariantes para los principales grupos. Si eliminamos los nombres de las especies en los extremos terminales de cada una de las ramas y los sustituimos por los de las áreas geográficas que cada una ocupa, tenemos una hipótesis de la separación paulatina de esas áreas geográficas. Podemos comprobar esta hipótesis vicariante haciendo lo mismo con otros grupos de organismos terrestres que estén representados en las mismas regiones geográficas que las ratites. Si nuestra hipótesis es correcta, estos grupos se habrían separado geográficamente al surgir los mismos eventos vicariantes que separaron a las ratites. Además, podemos predecir que los cladogramas o árboles filogenéticos para las especies de otros grupos diferentes, presentarán el mismo patrón de ramificación que el cladograma para las ratites, cuando cambiemos los nombres de las especies por los de las áreas en las que viven. Si esto se confirma, tendremos un **cladograma geográfico**, que representará la historia de la separación de las diferentes regiones geográficas estudiadas. Este cladograma geográfico también puede estudiarse desde puntos de vista geológicos o climatológicos.

En muchos grupos de organismos es posible que se hayan producido tanto fenómenos de vicarianza como de dispersión, y ambos habrán contribuido al desarrollo de patrones de distribuciones disjuntas. En tales casos, los métodos de la vicarianza biogeográfica pueden resultar sumamente útiles. Por supuesto, el cladograma de las ratites no es exactamente una simple agrupación de aves que viven en zonas más o menos próximas. Además, podemos preguntarnos qué ramas del cladograma representan un grupo concreto de especies que no se corresponde con la separación geográfica de las áreas en que habitan. Supongamos que para un taxón concreto el cladograma es lógico en función de la distribución geográfica excepto para una única rama. En ese caso podremos explicar la mayor parte de esa distribución disjunta por vicarianza, prescindiendo de dicho taxón, pero podremos

buscar en la dispersión una justificación para esa rama que no podemos explicar en el cladograma. En este sentido, podremos concentrarnos en estudiar los procesos de dispersión sólo en aquellos casos concretos en los que es más posible que se hayan producido.

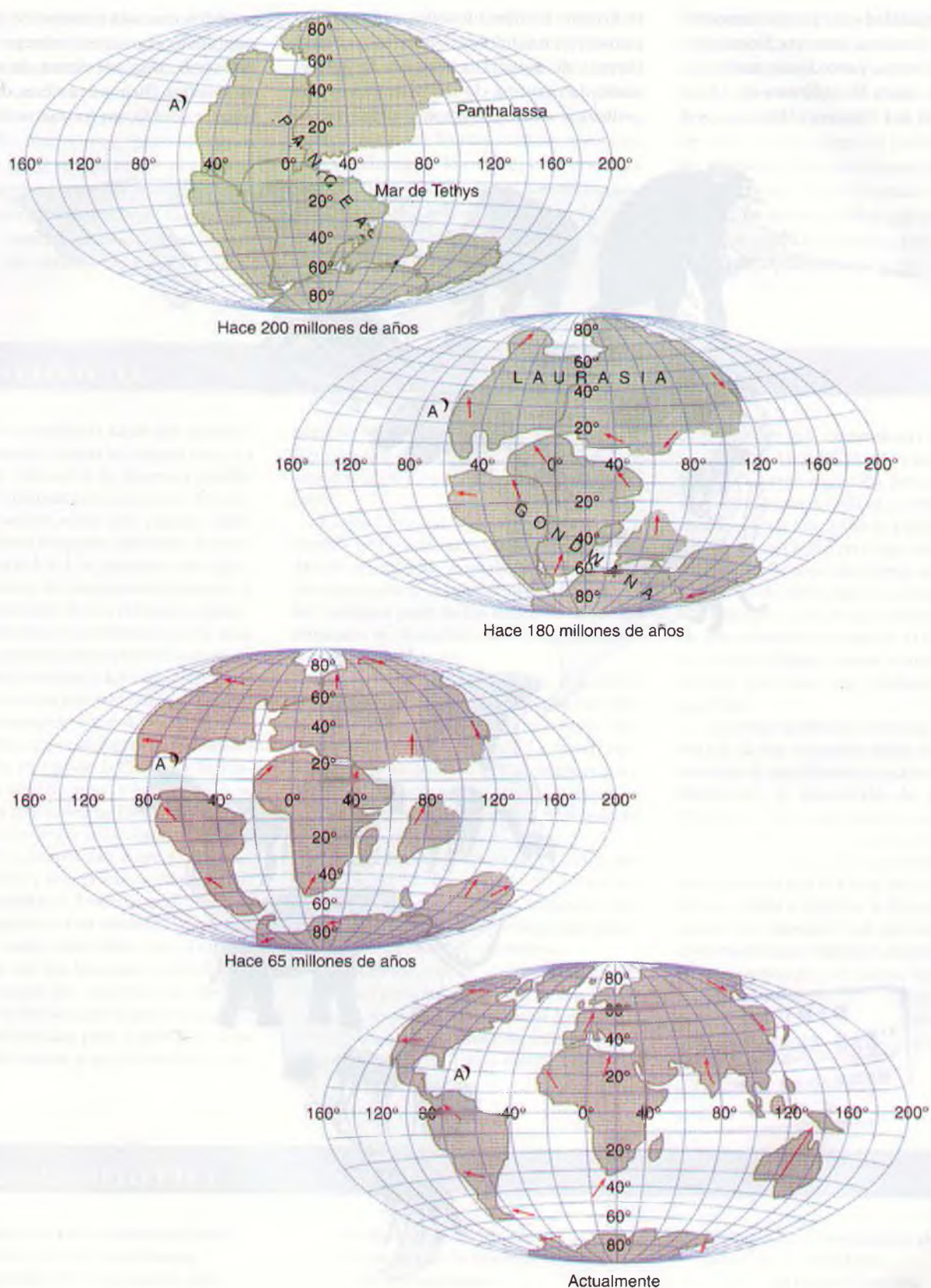
TEORÍA DE LA DERIVA CONTINENTAL

No es accidental que la corriente de entusiasmo ante la biogeografía por vicarianza coincida con la reciente aceptación por parte de los geólogos de la teoría de la deriva de los continentes. Esta teoría no es nueva, fue propuesta en 1912 por el meteorólogo alemán Alfred Wegener, pero fue muy controvertida y estuvo relegada mucho tiempo, hasta que fue propuesta la moderna teoría de la **tectónica de placas**, que ha proporcionado una interpretación adecuada para la deriva continental. De acuerdo con la teoría de la tectónica de placas (tectónica significa «movimiento deformante»), la superficie de la Tierra estaría compuesta por unas placas rocosas, de seis a diez, con un espesor de unos 100 km, que se desplazan sobre una capa más interna y más o menos fluida. Wegener propuso que las masas continentales se desplazaron, como si fuesen balsas, tras la desintegración de una gran masa de tierra llamada Pangea («toda la tierra»). De acuerdo con los especialistas actuales sobre el tema, que han revisado y modificado considerablemente lo propuesto por Wegener, esto sucedió hace unos 200 millones de años. Se separaron dos grandes supercontinentes: uno septentrional, Laurasia, y otro meridional, Gondwana, separados entre sí por el Mar de Tethys (Figura 39-13). Al final del Jurásico, hace unos 135 millones de años, los supercontinentes empezaron a fragmentarse y desplazarse. Laurasia se dividió en Norteamérica, la mayor parte de Eurasia y Groenlandia. Gondwana se fragmentó en Sudamérica, África, Madagascar, Arabia, India, Australia y la Antártida. Esta teoría está apoyada por la aparición de zonas de coincidencia entre los continentes, por recientes mediciones paleomagnéticas aéreas, por estudios sismográficos y por la presencia de cordilleras oceánicas en los puntos en los que se separaron las placas tectónicas, así como por una abundante información biológica.

Los desplazamientos continentales explican otras muchas distribuciones enigmáticas de los animales, como son la semejanza de los restos fósiles de invertebrados en África y Sudamérica, así como ciertas semejanzas faunísticas en las mismas latitudes de ambos continentes. Sin embargo, los continentes han estado separados durante todo el Cenozoico, y probablemente también durante gran parte del Mesozoico, demasiado tiempo como para explicar la distribución de organismos actuales como los mamíferos placentarios. No obstante, la teoría de la deriva continental es de enorme utilidad para explicar las interconexiones entre la flora y la fauna del pasado.

La distribución actual de los marsupiales es un ejemplo excelente de la influencia de la deriva de los continentes. Los marsupiales aparecieron en el Cretácico Medio, hace unos 100 millones de años, probablemente en Sudamérica. Debido a que Sudamérica estaba unida en esa época a Australia a través de la Antártida (que entonces era mucho más cálida que en la actualidad), los marsupiales se dispersaron por estos tres continentes. También se adentraron en Norteamérica, pero allí se encontraron con los mamíferos placentarios, que se habían dispersado por ese continente procedentes de Asia. Los marsupiales, evidentemente, no pudieron competir con los placentarios y por tanto se extinguieron en Norteamérica (los marsupiales que actualmente viven en América del Norte, como la zarigüeya, han llegado recientemente desde Sudamérica). Los placentarios llegaron a Sudamérica después que los marsupiales, que por ese tiempo ya se habían expandido y estaban establecidos demasiado firmemente como para que se extinguieran allí. Mientras tanto, hace unos 50 millones de años, Australia se separaba de la Antártida, evitando así la entrada de los placentarios. Australia permaneció aislada, permitiendo la diversificación de los marsupiales en la rica y variada fauna australiana autóctona actual.

Los puentes terrestres temporales también han sido una importante vía para la dispersión. Un importante y bien conocido puente, aunque ya hace tiempo que dejó de existir, es el que unía Asia con Norteamérica a través del Estrecho de Bering. Por esta vía se produjo el paso de los placentarios desde Asia a Norteamérica.

**Figura 39-13**

La hipotética deriva de los continentes, desde hace unos 200 millones de años, a partir de una masa continental original única, hasta la situación actual. El gran y único continente Pangea se separó al principio en dos supercontinentes (Laurasia y Gondwana). Más tarde, estos se fragmentaron en continentes más pequeños. Las flechas indican la dirección del movimiento de los continentes. La media luna marcada con A es un punto de referencia geográfica actual que representa el arco formado por las Antillas en las Indias Occidentales.

nado el «gran intercambio americano», una de las mezclas de faunas continentales más importantes de la historia de la Tierra. Durante un cierto tiempo, ambos continentes se enriquecieron con una gran variedad de mamíferos, pero un gran número de ellos se extinguió posteriormente en ambos continentes. Los carnívoros norteamericanos, como mapaches, comadreas, zorros, cánidos, félidos (incluido el tigre de dientes de sable) y osos,

empezaron a cazar mamíferos sudamericanos, que habían evolucionado en un hábitat en el que no vivían dichos carnívoros. Otros invasores norteamericanos fueron los mamíferos ungulados (caballos, tapires, pecaríes, llamas, ciervos, antílopes y mastodontes), los conejos y diversas familias de roedores. Estos invasores desplazaron a muchos residentes sudamericanos, ocupando sus mismos nichos, y actualmente cerca de la mitad de los mamí-

feros de Sudamérica son descendientes de estos invasores norteamericanos recientes. Sólo unos pocos invasores sudamericanos sobreviven en Norteamérica: puercoespinas, armadillos y zarigüeyas. Otros grupos de Sudamérica, como el perezoso gigante, gliptodóntidos, osos hormigueros, toxodontes (herbívoros del tamaño de un rinoceronte) o los armadillos gigantes también entraron en Norteamérica, pero posteriormente desaparecieron de ella.

Resumen

La biosfera es la delgada capa que rodea la Tierra, y mantiene a todas las formas vivas. La presencia de vida sobre la Tierra es posible gracias a la confluencia de una serie de condiciones favorables sobre este planeta. Entre éstas se incluyen el aporte constante de energía por parte del Sol, la presencia de agua, unas variaciones de temperatura idóneas, la correcta proporción de los elementos principales y accesorios, y la retención de la letal radiación ultravioleta por el ozono atmosférico. El ambiente terrestre y los organismos que viven en él evolucionaron juntos, dependiendo enormemente entre sí.

La biosfera está compuesta por la litosfera, la cubierta rocosa de la Tierra, la hidrosfera, la masa total de agua, y la atmósfera, la capa gaseosa que rodea la Tierra.

El medio terrestre está constituido por biomas que se diferencian entre sí por presentar una flora y una fauna asociada a ella, ambas características. Los bosques caducifolios se distinguen por su alternancia estacional y por la caída de las hojas en el otoño. Más al norte de los bosques caducifolios están los bosques de coníferas, un bioma dominado por árboles con hojas en forma de aguja, bien adaptados para soportar la dura estación de las nieves, y que en su límite más

norteño forman lo que se denomina taiga. Los animales de la taiga están adaptados para soportar unos inviernos largos y con mucha nieve.

La selva tropical, el más rico de todos los biomas, se caracteriza por la enorme diversidad de sus especies vegetales y por una estratificación vertical de los hábitat de los animales. La mayor parte de los suelos de las selvas tropicales se degradan rápidamente cuando el bosque es destruido.

El bioma más modificado por el hombre es el de los pastizales o praderas, que han sido transformados en su mayoría con fines agrícolas y ganaderos. La tundra del extremo septentrional y el desierto son ambientes muy desfavorables para la vida animal, pero están ocupados por animales que han desarrollado adaptaciones apropiadas.

Los ambientes de aguas dulces incluyen los ríos y riachuelos (hábitat lóticos) y los estanques y lagos (hábitat lénticos). Son ambientes muy sensibles que dependen enormemente del aporte de nutrientes.

Los océanos ocupan el 71 % de la superficie de la Tierra. La zona fótica, o iluminada, es donde se produce la actividad fotosintética del fitoplancton. La lluvia de nutrientes procedentes de la zona fótica mantiene la gran

diversidad de vida existente en el fondo marino (bentos). La zona litoral, o intermareal, es biológicamente muy rica, pero físicamente muy dura. La zona nerítica, o zona poco profunda, se extiende sobre la plataforma continental, y es el lugar en el que se encuentran los grandes bancos pesqueros; en estas áreas hay zonas de afloramiento, excepcionalmente productivas, en las que los nutrientes están en una constante renovación. El océano abierto, o zona pelágica, ocupa la mayor parte del océano, pero tiene una productividad biológica baja.

La zoogeografía es el estudio de la distribución de los animales sobre la Tierra. Los animales se han distribuido sobre la Tierra por dispersión, la separación de poblaciones desde sus centros de origen, o por vicarianza, la separación de poblaciones por la aparición de barreras. La deriva continental, ahora muy apoyada por la teoría de la tectónica de placas, ayuda a explicar la forma en que los grupos de animales han podido separarse diversificándose. También explica la manera en que ciertos grupos, como los mamíferos marsupiales, han podido aislarse unos de otros. Los puentes temporales terrestres también han servido como importantes vías para la dispersión de los animales.

Cuestionario

1. ¿Cuáles son las condiciones especiales que hacen de la Tierra un planeta especialmente adecuado para la vida?
2. ¿Cuál es la razón por la que se dice que la Tierra y las formas que en ella viven han evolucionado conjuntamente, y que cada una ha influido profundamente en la otra?
3. ¿Qué es la biosfera? ¿Cómo puede el

- lector diferenciar las siguientes subdivisiones de la biosfera: litosfera, hidrosfera y atmósfera?
4. ¿Cuál es el origen del oxígeno sobre la Tierra? ¿Qué le ocurriría a las reservas de oxígeno si de repente cesase la actividad fotosintética?
5. ¿Qué evidencias hay de que el incremento del nivel de dióxido de carbono en la

- atmósfera sea el responsable del aumento del «efecto invernadero»?
6. ¿Qué es un bioma? Describe brevemente seis ejemplos de biomas.
7. ¿Cuál es el ambiente marino más productivo y por qué?
8. ¿Cuál es la fuente de nutrientes para los animales que viven en las grandes profundidades del mar?

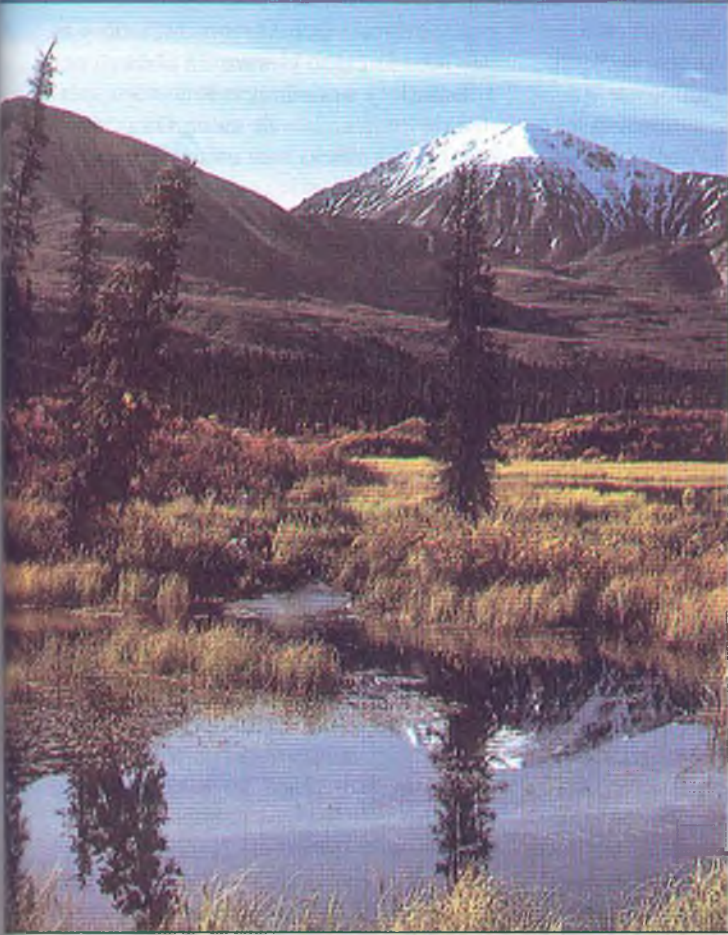
9. ¿Cuáles son las razones por las que una especie puede faltar en un hábitat o una región para la que podría estar bien adaptada?
10. Defina y distinga las dos posibles explicaciones para las distribuciones disjuntas de los animales: la dispersión y la vicarianza.
11. ¿Quién propuso la teoría de la deriva de los continentes y que convenció finalmente a los geólogos de que la teoría era correcta?
12. ¿En qué sentido contribuye la teoría de la deriva de los continentes a explicar la distribución actual de los mamíferos marsupiales en la Tierra?
13. ¿Qué fue el «gran intercambio americano», cuándo ocurrió y cuáles fueron sus resultados?

Bibliografía

- Cox, C. B., and P. D. Moore. 1993. Biogeography: an ecological and evolutionary approach, ed. 5. Boston, Blackwell Scientific Publications. *Manual de introducción, fácil de leer y con un enfoque ecológico.*
- Dietz, R. S., and J. C. Holden. 1970. The breakup of Pangaea. *Sci. Am.* **223**:30–41 (Oct.). *Expone la secuencia de la deriva de los continentes desde principios del Mesozoico, representada cartográficamente.*
- Henderson, L. J. 1913. The fitness of the environment. New York, Mcmillan, Inc. *Esta breve pero importante obra, uno de los grandes clásicos de la literatura biológica, explica cómo las condiciones de nuestro planeta hacen posible la vida en él.*
- Marshall, L. G. 1988. Land mammals and the Great American Interchange. *Am. Sci.* **76**:380–388 (July-Aug.). *Los mamíferos de Norteamérica y Sudamérica habían estado aislados durante millones de años, cuando de repente pudieron empezar a intercambiarse en el momento en que surgió el Istmo de Panamá hace tres millones de años.*
- Mielke, H. 1989. Patterns of life: biogeography of a changing world. Boston, Unwin Hyman. *Extenso tratado de biogeografía, el único que trata ampliamente el impacto del hombre sobre la biosfera.*
- Pielou, E. C. 1979. Biogeography. New York, John Wiley & Sons, Inc. *Una destacada publicación sobre el tema, con un espléndido análisis de las ideas contemporáneas sobre la biogeografía. Muy recomendable.*
- White, R. M. 1990. The great climate debate. *Sci. Am.* **263**:36–43 (July). *El efecto invernadero y el calentamiento general de la atmósfera son objeto de una importante controversia tanto científica como política. ¿Puede evitarse el calentamiento debido al efecto invernadero?*
- Wiley, E. O. 1988. Vicariance biogeography. *Ann. Rev. Ecol. Systemat.* **19**:271–290. *Una revisión sobre la biogeografía por vicarianza.*

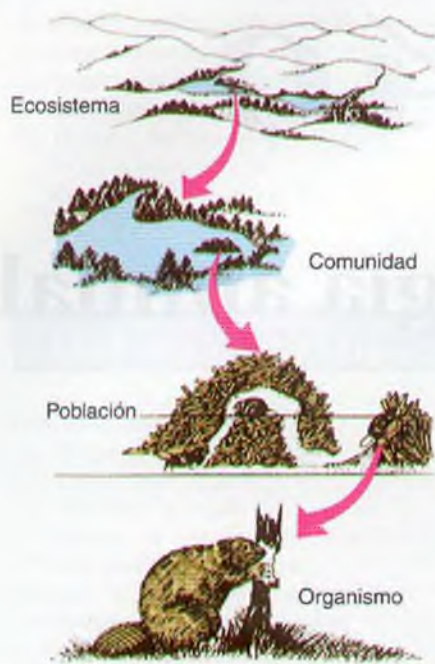
40

Ecología animal

**Cada especie tiene su propio nicho**

La inmensa riqueza de la biomasa de la Tierra está organizada en forma de unidades jerárquicas e interdependientes: el organismo individual, la población, la comunidad, y por último el ecosistema. El centro de todos los estudios ecológicos es el hábitat, el espacio concreto en el que vive un animal. El papel que un animal desempeña en su hábitat, su "profesión", es su nicho: la manera que tiene de alimentarse, la forma en que se las arregla para perpetuarse reproduciéndose, en resumen, la forma en que sobrevive y como está adaptado en el sentido

darwiniano de esta palabra. El nicho es un producto de la evolución, y una vez que se establece, ninguna otra especie de esa comunidad puede evolucionar para explotar exactamente esos mismos recursos. Esto ilustra magníficamente el «principio de la exclusión competitiva»: Dos especies no pueden ocupar exactamente el mismo nicho. Diferentes especies a veces son capaces de asociarse en una comunidad ecológica, en la que cada una tiene un papel diferente en el entorno que comparten. ■

**Figura 40-1**

Relaciones entre ecosistema, comunidad, población y organismo.

Los seres vivos que hay en la biosfera pueden contemplarse desde diferentes niveles ecológicos de organización. El nivel de organización más amplio, por detrás de la biosfera, es el **ecosistema** (Figura 40-1). Un ecosistema es un sistema natural complejo y autosuficiente, constituido por una serie de organismos vivos y una serie de componentes sin vida. Todas las relaciones que hay entre los componentes vivos (**bióticos**) y sin vida (**abióticos**), también forman parte del ecosistema. Generalmente, un investigador puede identificar un ecosistema, tras estudiarlo; estos ecosistemas pueden ser tan amplios como una pradera, un bosque, un lago, o incluso un océano, o pueden ser mucho más restringidos, como la orilla de un río o el agujero de un árbol. Cualquiera que sea el tamaño de los componentes biológicos que contenga, un ecosistema dado puede definirse por algunas de sus características. Las plantas fijan la energía del Sol y la transfieren a los organismos consumidores y descomponedores; los nutrientes están en constante movimiento y son reciclados por los diversos componentes bióticos del ecosistema. No obstante, ningún ecosistema está totalmente cerrado; siempre existe un cierto flujo de recursos que están entrando y saliendo del ecosistema.

El siguiente nivel de organización es la **comunidad**, un conjunto de seres vivos que comparten un mismo ambiente y tienen unas características comunes determinadas (Figura 40-1). Las comunidades están constituidas por los elementos vivos que hay en un ecosistema. Como los ecosistemas, las comunidades pueden ser grandes o pequeñas, variando desde un bosque de coníferas, que puede tener la extensión de todo un continente, a los habitantes de un tronco podrido o la comunidad de microorganismos que viven en el intestino grueso de hombre. Todos los elementos de una comunidad están muy relacionados entre sí.

La **población** es el nivel de organización inmediatamente inferior; es un grupo de organismos de la *misma especie* que ocupan un espacio concreto. Puede tener unos límites muy concretos (como la población de una especie de peces que vive en un lago), o pueden ocupar un área geográfica extensa. Una población local en la que los distintos miembros se reproducen entre ellos, es lo que se denomina un **demo**; estos individuos comparten un **depósito genético común** y, por lo tanto, constituyen una unidad genética característica. Cada comunidad está compuesta por varias poblaciones, incluidas las de plantas, las de animales y las de microorganismos. La energía y los nutrientes fluyen a través de una población, y su tamaño depende de las relaciones que existan con el resto de las poblaciones de su comunidad y de las características abióticas del ecosistema en el que se encuentra.

En la biosfera, y en términos ecológicos, el nivel de organización más pequeño es el propio **organismo**, que es la expresión viva de la especie. Cada organismo está adaptado a su ambiente. Para comprender por qué los organismos están distribuidos como lo están, los ecólogos deben estudiar los diferentes mecanismos que emplean los animales para soportar las presiones y alteraciones ambientales.

De hecho, los ecólogos se interesan cada vez más por los mecanismos fisiológicos y del comportamiento de los animales. Ambos dependen de la interrelación del animal y su hábitat. Por ejemplo, el éxito de ciertas especies endotérmicas (como las aves y los mamíferos) bajo condiciones extremas de temperatura, como son las que se dan en el Ártico o en un desierto, depende del equilibrio,

casi perfecto, entre la producción y la pérdida de calor, y entre un aislamiento adecuado y unos mecanismos apropiados de intercambio de calor. Otras especies han triunfado ante estas condiciones extremas, evitándolas mediante la migración, la hibernación o el letargo. Los insectos, los peces y otros ectotermos (animales cuya temperatura corporal depende de la del ambiente) compensan los cambios de temperatura alterando sus procesos bioquímicos y celulares por medio de enzimas, aislándose con capas de grasa y por la actuación del sistema neuroendocrino. De este modo, las capacidades fisiológicas de las que el animal está dotado le permiten vivir bajo condiciones ambientales cambiantes y, en ocasiones, adversas. Los estudios fisiológicos son necesarios para poder contestar al «por qué» de los interrogantes de la Ecología.

Las respuestas del comportamiento de los animales también son parte de la interacción animal-hábitat, y son de gran interés para el ecólogo. Como comportamientos se entienden la obtención de los alimentos, la búsqueda de refugio, la huida frente a los enemigos y ante ambientes desfavorables, la búsqueda de pareja, el cortejo, el cuidado de las crías, etc. Todas estas acciones, que mejoran la adaptación al entorno, contribuyen a la supervivencia y evolución de las especies.

El término **ecología**, que fue empleado por primera vez en el siglo pasado por el zoólogo alemán Ernst Haeckel, procede de la palabra griega *oikos*, que significa «casa» o «lugar donde vivir». Haeckel definió la Ecología como «la relación de un animal con su medio, tanto orgánico, como inorgánico». Aunque hoy en día la Ecología ya no se restringe sólo a los animales, la idea básica de la definición de Haeckel está todavía vigente.

El término **ambiente** se usa frecuentemente en relación al entorno inmediato del organismo, pero no siempre queda claro que incluya tanto al entorno vivo como al no vivo. Para el ecólogo es evidente que se trata de ambos. En último término, el ambiente es todo lo que hay en el universo externo que rodea al organismo. Es importante hacer notar que el organismo determina y modifica activamente muchos aspectos de su propio ambiente, a través de su comportamiento y de la utilización de los recursos

ambientales. Como George Gaylord Simpson apreció (Figura 11-5, p. 204) la distinción entre el organismo y el ambiente se sobrevalora en muchos estudios ecológicos; y resulta mucho más importante el centrarse en las complejas interrelaciones por las que un organismo y su ambiente no pueden separarse entre sí.

En los últimos años el término «ecología» ha sido objeto de una utilización popular errónea, como sinónimo de ambiente, lo que en ocasiones produce malestar entre los biólogos. De acuerdo con lo que la gente entiende, los biólogos somos ambientalistas («ecologistas»); pero un ecólogo es la persona dedicada al estudio científico de las relaciones entre los organismos y sus ambientes; generalmente el ecólogo también será un ambientalista («ecologista»), pero el ambiente no es lo mismo que la ecología.

Los ecólogos pueden optar por centrarse en cualquier nivel de organización de los de la biosfera. El **análisis de los ecosistemas** es un asunto interdisciplinario, y se apoya en la Física, la Química y en otras ciencias para llegar a comprender los factores que determinan la distribución y abundancia de los organismos. La **ecología de las comunidades** es un concepto similar, pero más restringido; es posible concentrarse en las interrelaciones de unas pocas especies y estudiar detalladamente el flujo de energía entre ellas. La **biología de las poblaciones** se centra en el estudio de la genética, la evolución, los cambios estacionales y otros factores que afectan a la dinámica de las poblaciones. Algunos ecólogos estudian al organismo mismo (**biología del organismo**) para ver cómo responde ante el ambiente, hora a hora, día tras día; estos estudios son fisiológicos y del comportamiento. Todos ellos contribuyen al conocimiento de la Ecología y ninguno es independiente de los demás.

ECOLOGÍA DE LOS ECOSISTEMAS

El componente abiótico de un ecosistema puede estar caracterizado por sus factores físicos, como temperatura, humedad, luz, altitud, etc., así como por sus factores químicos, entre los que se encuentran los diferentes nutrientes esenciales. Estas caracte-

rísticas son las que determinan, básicamente, la naturaleza de un ecosistema.

El componente biótico (las poblaciones de plantas, animales y microorganismos que forman las comunidades del ecosistema) puede subdividirse en diferentes categorías ecológicas: productores, consumidores y descomponedores. Los **productores**, las algas, las plantas verdes y las cianobacterias, son seres **autótrofos**, que utilizan la energía del Sol para sintetizar hidratos de carbono a partir del dióxido de carbono, mediante la fotosíntesis. Esta energía queda disponible para los **consumidores** y **descomponedores**. Estos son seres **heterótrofos**, y dependen de los autótrofos, que se alimentan por sí mismos, para convertir los compuestos orgánicos de las plantas, en los compuestos necesarios para su propio crecimiento y actividad. Los consumidores, a su vez, pueden ser herbívoros, carnívoros, omnívoros y parásitos. Los descomponedores son los consumidores que realizan la degradación final de compuestos orgánicos complejos, procedentes de los demás organismos muertos y de las heces de los vivos, hasta liberar los diferentes elementos inorgánicos que los constituyen.

En esta explicación consideraremos el flujo de energía a través del ecosistema, lo que implica la explicación de los conceptos de productividad, cadena alimentaria, niveles tróficos, ciclos biogeoquímicos, y factores ambientales limitantes.

LA RADIACIÓN SOLAR Y LA FOTOSÍNTESIS

Prácticamente toda la vida depende de la energía del Sol. El Sol emite la energía que se produce por la transmutación nuclear del hidrógeno a helio. La radiación solar que llega hasta la superficie terrestre tiene unas longitudes de onda comprendidas aproximadamente entre 280 y 13 500 nm (nanómetros; 1000 nm = 1 micrómetro). La radiación ultravioleta, que tiene una longitud de onda inferior a 280 nm, es filtrada por la capa de ozono que hay en los niveles altos de la atmósfera (Figura 40-2). Las radiaciones cuyas longitudes de onda son superiores a los 760 nm son radiaciones infrarrojas de onda larga y son las que calientan la atmósfera, templan la Tierra y producen las corrientes de aire y de agua. La parte

más importante de la radiación solar es la que comprende las longitudes de onda entre 310 y 760 nm; esta porción es lo que se denomina **espectro visible de la luz**, por el efecto que produce en la retina humana. También es el intervalo del que dependen todos los procesos fisiológicos importantes, como la fotosíntesis, procesos fotoquímicos, fototropismos (orientación hacia una fuente luminosa) y la visión de los animales.

La **fotosíntesis** implica el almacenamiento en moléculas orgánicas de una parte de la energía del Sol en forma de energía potencial. La luz que incide sobre las plantas verdes es absorbida por la clorofila, transformando electrones de baja energía en otros de un nivel energético superior. Estos electrones excitados vuelven al estado original en aproximadamente 10^{-7} segundos, pero en este breve intervalo de tiempo, su energía es canalizada en una secuencia de reacciones productoras de energía. Parte de ésta se utiliza para sintetizar ATP y el resto produce la reducción de nucleótidos de pirimidina (NADP⁺). Tanto el ATP como el NADP reducido se utilizan entonces para producir hidratos de carbono a partir del dióxido de carbono y del agua. La fotosíntesis en las hojas de las plantas se inicia a una baja intensidad lumínica y luego va aumentando linealmente, es decir, el nivel de la fotosíntesis aumenta a medida que lo hace la intensidad lumínica, hasta que se alcanza un nivel máximo. La hoja de una planta alcanza su máxima tasa fotosintética a solo 1/10 de la intensidad solar máxima.

Se estima que la cantidad de energía solar que llega a la atmósfera terrestre es de $15,3 \times 10^8$ calorías-gramo por metro cuadrado y año ($\text{cal} \cdot \text{g}/\text{m}^2/\text{año}$). Gran parte de esa energía es disipada por las partículas de polvo o se consume en la evaporación del agua. Sólo una pequeña fracción se utiliza en la transformación fotosintética del dióxido de carbono en hidratos de carbono. Algunos cálculos, basados en períodos anuales o fases de crecimiento, muestran que la efectividad fotosintética de una zona de tierra firme es aproximadamente de un 0,3 % y la del océano de un 0,13 %. Estas estimaciones son bajas porque están basadas en datos sobre la energía total disponible a lo largo de un año, y no durante una fase de crecimiento. Durante períodos cortos, de crecimiento muy intenso, las plantas pue-

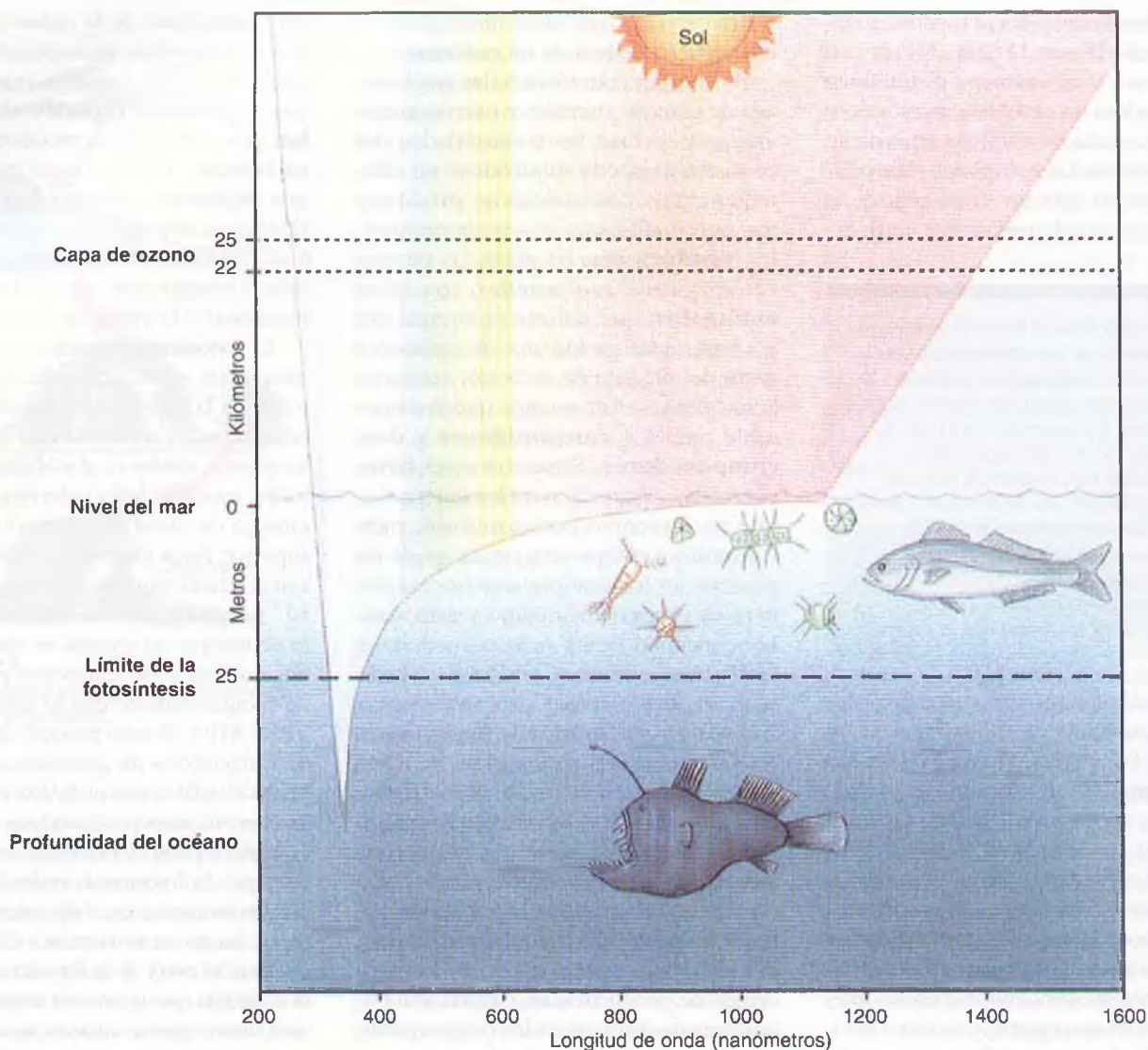


Figura 40-2

Reducción de la intensidad lumínica solar por absorción atmosférica y en el mar.

den almacenar hasta un máximo de un 19% de la energía lumínica disponible.

LA PRODUCCIÓN Y LA CADENA ALIMENTARIA

La energía acumulada por las plantas durante la fotosíntesis se denomina **producción**. Ya que éste es el primer escalón de entrada de energía en el ecosistema, la *tasa* de energía almacenada por las plantas (es decir, la cantidad de energía almacenada por unidad de tiempo), se conoce como **productividad primaria**, que puede expresarse como unidades de energía acumuladas por unidad de superficie en un tiempo dado (por ejemplo, julios/m²/día) o como materia orgánica seca acumulada por unidad de superficie

en un tiempo concreto (por ejemplo, kg/ha/día). La cantidad total de energía acumulada, la **productividad bruta**, no es totalmente aprovechable para el crecimiento, ya que las plantas también emplean una parte de esta energía para su mantenimiento y reproducción. Cuando esta energía consumida, o **respiración** de la planta, se resta de la productividad bruta, el resultado es la **productividad primaria neta**. El crecimiento de las plantas es el resultado de la acumulación de **biomasa**, que se expresa como *peso* de materia orgánica seca por unidad de superficie (por ejemplo, kg/m²), o también como la cantidad de *energía* almacenada en forma de alimentos por unidad de superficie en un momento dado (por ejemplo, julios/m²). La biomasa por lo tanto es dife-

rente de la productividad, que es la *tasa* a la que la materia orgánica se va formando por fotosíntesis. Por tanto, es posible que en un sistema con una productividad alta, si los consumidores se alimentan muy rápidamente, la biomasa sea baja.

La productividad bruta de los diferentes ecosistemas depende de la disponibilidad de nutrientes, los límites de temperatura y la humedad. Los ecosistemas más productivos son las comunidades de la zona intermareal, selvas húmedas, pantanos, marismas y estuarios, arrecifes de coral y ciertos cultivos (por ejemplo, los arrozales y campos de caña de azúcar). En algunos de estos ecosistemas la productividad neta puede sobrepasar los 14000 g/m²/año (en algunas comunidades de la franja interma-

LA VIDA SIN SOL

Durante muchos años se creyó que todos los animales dependían directa o indirectamente de la producción primaria debida a la radiación solar. Sin embargo, en 1977 y 1979 se descubrieron densas comunidades de animales que viven en el fondo del mar, próximas a emanaciones de agua caliente procedentes de grietas en zonas donde las placas tectónicas del fondo marino sufren desplazamientos lentos (grieta de las Galápagos y elevación del Pacífico oriental). Estas comunidades (ver fotografía) están constituidas por varias especies de moluscos, cangrejos, poliquetos, enteropneustos (gusanos bellota) y pogonóforos gigantes. La temperatura del agua por encima y alrededor de estas emanaciones es de 7 a 23 °C, ya que está calentada por afloramientos basálticos, mientras que la temperatura normal del agua circundante es de 2 °C.

Se descubrió que los productores en estas comunidades son unas bacterias quimioautótrofas, que obtienen energía a partir de la oxidación de enormes cantidades de ácido sulfhídrico que emana junto con el agua caliente, y fijan dióxido de carbono como carbono orgánico. Algunos de los animales de estas comunidades, por ejemplo los moluscos bivalvos, son filtradores que ingieren tales bacterias. Otros, como los pogonóforos gigantes (p. 438), que carecen de boca y de tubo digestivo, poseen colonias de bacterias simbioses en sus propios tejidos, y utilizan el carbono orgánico que dichas bacterias sintetizan.

Tales comunidades del fondo oceánico son autosuficientes, es decir, son sistemas cerrados que dependen totalmente de la energía que emana del interior de la Tierra. Cada una de estas comunidades es un ecosistema en miniatura, totalmente independiente del resto de ecosistemas conocidos, todos ellos dependientes de la energía solar y de la fotosíntesis.



Una población de pogonóforos gigantes, muy densa, cerca de las emanaciones geotermales de la Fosa de las Galápagos, fotografiada a 2800 m de profundidad por el sumergible *Alvin*. En la fotografía también se pueden observar algunos mejillones y cangrejos.

real). Ecosistemas menos productivos (entre 1000 y 2000 g/m²/año) son la mayoría de los bosques templados, muchos cultivos, lagos y ríos, y las praderas. Los ecosistemas menos productivos (entre 70 y 200 g/m²/año) son la tundra, las regiones alpinas, los desiertos y el océano abierto (esto último puede resultar sorprendente para muchas personas que, equivocadamente, ven al océano como una fuente rica e inexplorada de alimentos para todos). Los desiertos extremos, las rocas y las regiones cubiertas por hielo tienen una productividad prácticamente nula.

La manera en que la productividad primaria neta de las plantas de una comunidad sostiene a los demás seres de esa comunidad se aprecia claramente en la **cadena alimentaria**. Las plantas son comidas por los consumidores, que a su vez son comidos por otros consumidores, y así sucesivamente, paso a paso. Las cadenas alimentarias son descripciones de la manera en que la energía fluye a través del ecosistema. Un diagrama de una cadena alimentaria se representa como una serie de flechas que van desde unas especies hasta otras, lo que indica que la primera de ellas sirve como alimento de la segunda. Pero la primera también puede ser comida por otras especies. De hecho, es raro que una

especie viva exclusivamente a base de otra. Aunque algunas cadenas alimentarias son simples y cortas, como sucede en el caso de las ballenas, que se alimentan principalmente a base de plancton, es mucho más frecuente que varias cadenas alimentarias participen en un entramado mucho más complejo, que es a lo que se conoce como **redes alimentarias** o **tróficas** (Figura 40-3).

Los conceptos de cadena trófica y de pirámide ecológica fueron inventados y explicados por primera vez en 1923 por Charles Elton, un joven ecólogo de la Universidad de Oxford. Mientras trabajaba durante un verano en una isla ártica desprovista de árboles, Elton observó la forma en que se comportaban los zorros árticos, viendo lo que comían y lo que comían sus presas, hasta que fue capaz de describir la compleja circulación del nitrógeno a través de los alimentos de la comunidad de los animales. Elton comprendió que se encontraba ante una cadena trófica en la que cada forma había evolucionado para ser más grande que aquellas otras de las que se alimentaba. Así, pudo explicar la observación común de que los animales grandes son generalmente más raros que los de tamaño pequeño.

A pesar de su complejidad, las cadenas alimentarias tienden a seguir un

modelo. Las plantas verdes o las algas, en la base de la cadena, son comidas por los **herbívoros**, que convierten la energía almacenada en las plantas en tejido animal. Los herbívoros pueden ser ingeridos por pequeños **carnívoros**, y éstos por otros de mayor tamaño. Puede haber dos, tres, o a veces incluso cuatro niveles de carnívoros. Al final de la cadena se encuentran los **grandes carnívoros**, que al carecer de depredadores, mueren y se descomponen, reponiendo al suelo los nutrientes para que las plantas reinicien la cadena. En cada nivel, empezando por el de las plantas, hay parásitos, que pueden calificarse como herbívoros o como carnívoros según parasiten a las plantas (fitoparásitos) o a los animales (zooparásitos). Por regla general toman de su hospedador pequeñas cantidades de energía, pero pueden producir otros efectos perjudiciales. Algunos parásitos, a su vez, tienen otros parásitos.

Hay numerosos ejemplos de cadenas alimentarias. Por citar uno de ellos, en un bosque, una legión de insectos de pequeño tamaño (consumidores primarios) se alimentan de las plantas (productores); un pequeño número de arañas e insectos carnívoros (consumidores secundarios) se alimentan de los insectos herbívoros; un número aún más reducido de aves (consumidores terciarios) se alimentan de ara-

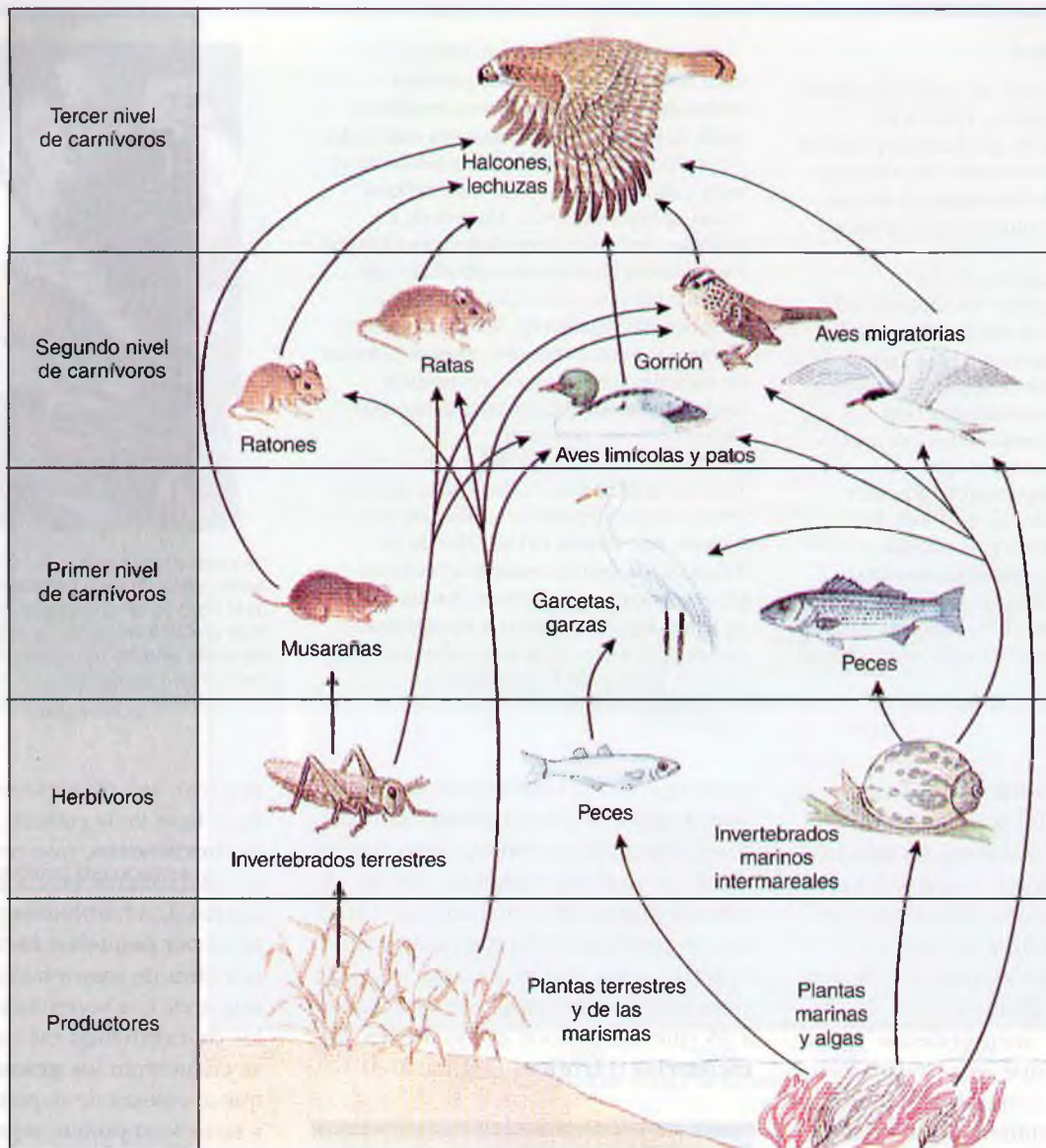


Figura 40-3

Red trófica en una marisma de *Salicornia* situada en la bahía de San Francisco.

ñas y de los insectos carnívoros; por último, uno o dos halcones (consumidores cuaternarios) se alimentan de las otras aves.

Tradicionalmente se ha considerado a los descomponedores como el último eslabón de la cadena alimentaria herbívoros-carnívoros, debido a que transforman la materia orgánica en nutrientes que pueden ser aprovechados de nuevo por los productores. Actualmente, los ecólogos consideran que los descomponedores constituyen una cadena alimentaria propia y diferente, la **cadena alimentaria de los detritívoros**, formada por organismos **detritívoros** como las lombrices de tierra, ácaros, miriápodos, cangrejos, gusanos acuáticos y moluscos, así como una serie

de **microorganismos**, como las bacterias y los hongos. La materia orgánica muerta, como las hojas caídas o los animales muertos, es descompuesta y aprovechada por hongos, bacterias y protozoos. Los consumidores de detritos se alimentan entonces, tanto de estos microorganismos como directamente de los restos orgánicos. A su vez, ellos son comidos por pequeños carnívoros, conectándose así la cadena alimentaria de los detritívoros con la cadena alimentaria de los herbívoros-carnívoros.

LOS NIVELES TRÓFICOS

Cada eslabón de una cadena alimentaria puede considerarse como un **nivel trófico** (*G. trophe*, comida). En cada salto

hasta el siguiente nivel trófico se pierde, en forma de calor, entre un 80 y 90 % de la energía disponible, ya que la mayor parte de la energía ingerida por un animal es quemada para su propio mantenimiento. Sólo un 10 % ó 20 % de las calorías ingeridas pueden usarse para la construcción del propio cuerpo. Ya que sólo alrededor del 10 % de la energía disponible puede pasar hasta el siguiente nivel trófico, el número de eslabones de una cadena alimentaria, generalmente está limitado a cuatro o cinco. Así, el número de consumidores finales que pueden mantenerse a partir de una cierta cantidad de biomasa vegetal depende de la longitud de la cadena.



Steve Stinson and Roanoke Times and World-News

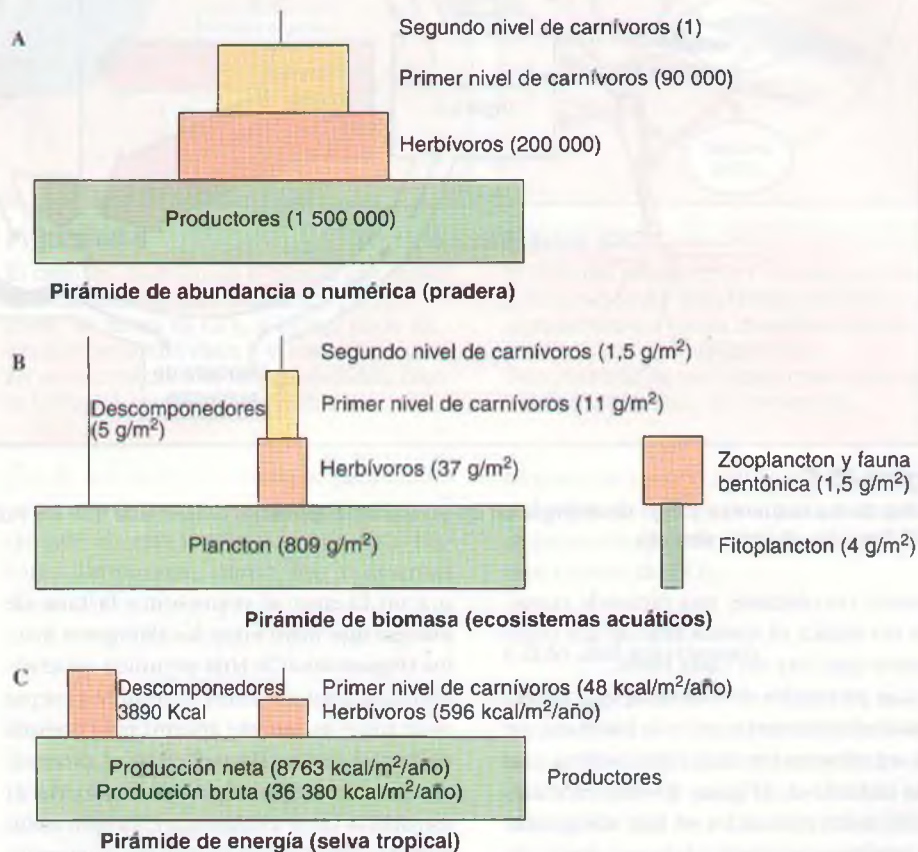


Figura 40-4

Pirámides ecológicas de números, biomasa y energía. Las pirámides se han generalizado, ya que las áreas de los diferentes niveles no son proporcionales a las diferencias cuantitativas en las unidades empleadas.

to eslabón en la cadena alimentaria, supone que por cada 125 g de atún se necesita la producción de 1 Tm de fitoplancton. Si los humanos queremos obtener mayores beneficios de los océanos, como fuente de alimentos para el futuro, necesariamente hemos de comer los peces que se encuentran en los niveles tróficos más bajos. Desgraciadamente, estos peces son de los menos aceptados para el consumo humano.

Cuando estudiamos la cadena alimentaria en función de la biomasa de cada nivel, podemos construir pirámides

ecológicas numéricas o de biomasa. Una pirámide numérica (Figura 40-4A), también denominada pirámide de Elton (por el ecólogo británico Charles Elton, que fue el primero que utilizó este tipo de esquemas), representa el número de organismos individuales que hay en cada nivel trófico. Aunque nos da una imagen descriptiva de las diferencias que existen, en cuanto al número de individuos, en cada eslabón de la cadena, y nos muestran el conocido hecho de que los grandes depredadores son mucho más escasos que los animales pequeños de que se ali-

El hombre ocupa la posición final de la cadena, pero también puede comer cereales que han absorbido la energía del Sol; esta cadena corta representa una utilización muy eficaz del potencial energético. Los hombres también pueden comer la carne de los animales que, a su vez, se han alimentado de plantas que han absorbido la energía del Sol; la incorporación de un nuevo eslabón en la cadena disminuye la energía disponible en un orden de 10; en otras palabras, se requiere 10 veces más biomasa vegetal para alimentar a los hombres que comen carne, que para alimentar a los que toman cereales. Consideremos a una persona comiendo-se una lubina, que a su vez se ha alimentado a base de otros peces, que se alimentaban de zooplancton, que en última instancia dependía del fitoplancton encargado de almacenar la energía del Sol. La pérdida de energía de orden de 10 en cada nivel trófico de esta cadena de cinco eslabones, explica el hecho de que para que una persona gane un kilogramo de peso comiendo lubinas, el océano debe producir 5 toneladas de fitoplancton. Si la población humana dependiese para su supervivencia de tales alimentos, rápidamente se agotaría esta fuente de energía.

Estas valoraciones han de contemplarse teniendo en cuenta la pobreza del océano como productor de alimentos. La productividad de los océanos es muy pequeña y está limitada, casi exclusivamente, a las zonas de afloramiento, donde los nutrientes emergen y quedan disponibles para los productores (fitoplancton), y a los estuarios, marismas y arrecifes. Dichas áreas ocupan únicamente una pequeña parte de los océanos. El resto es un desierto acuático.

Las pesquerías oceánicas aportan el 18 % de las proteínas que se consumen en el mundo, pero en su mayor parte se emplean como un complemento de la alimentación del ganado y de las aves de corral. Recordando la regla del 10 a 1 en la pérdida de energía en cada transferencia de material de un nivel trófico al siguiente, el uso del pescado como alimento para el ganado, en lugar de utilizarlo para la alimentación humana, es una mala utilización de tan valioso recurso en un mundo deficitario en proteínas. De los peces que comemos, la preferencia por especies como la platija, el atún o el fletán, que están en un tercer o cuar-

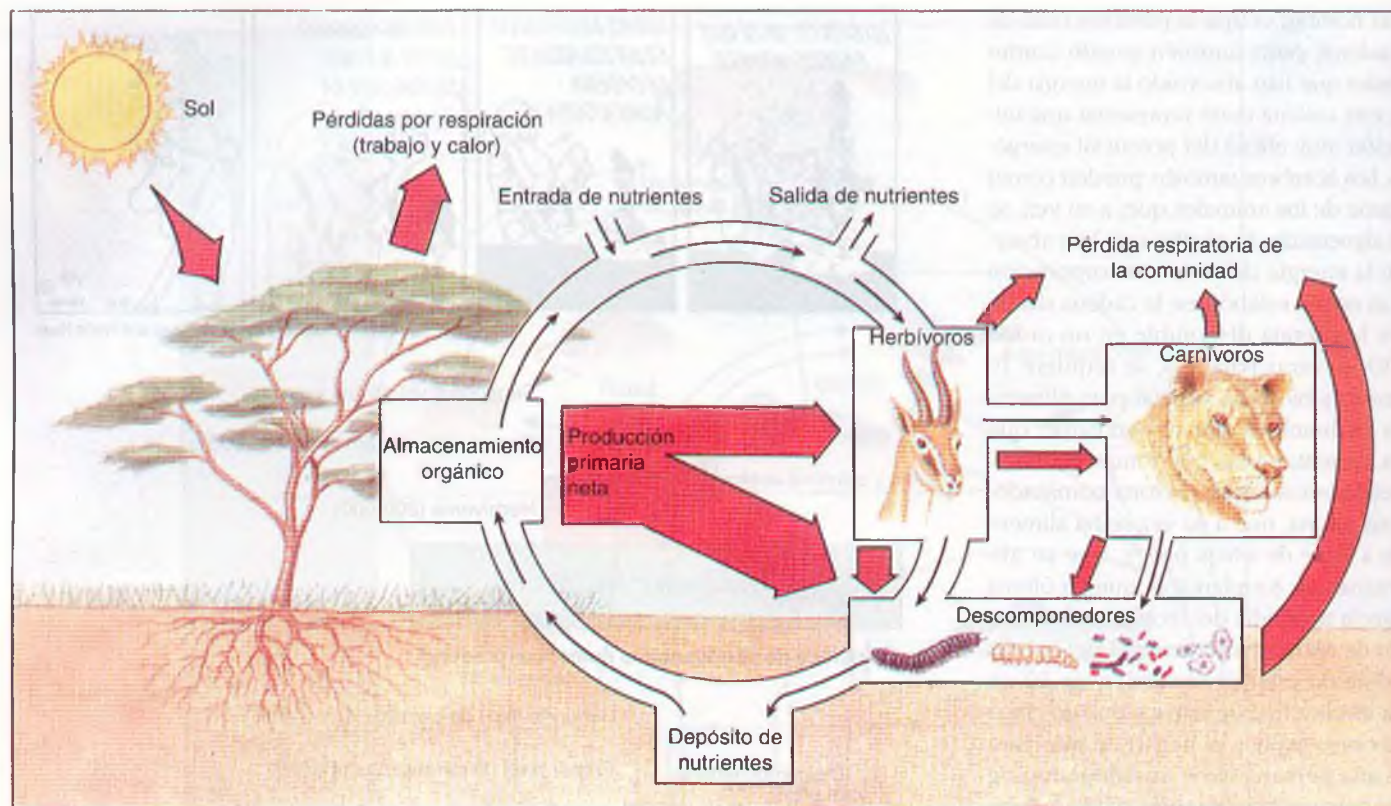


Figura 40-5

Ciclos de los nutrientes y flujo de energía en un ecosistema terrestre. Obsérvese que los nutrientes se reciclan, mientras que la energía (en rojo) fluye en un único sentido.

mentan, no obstante, una pirámide numérica no indica el «peso» real de los organismos que hay en cada nivel.

Las pirámides de biomasa, que representan el volumen total, o la biomasa, de los organismos en cada nivel trófico, son más indicativas (Figura 40-4B). Normalmente estas pirámides se van adelgazando según se asciende hacia su vértice, ya que hay una pérdida de masa y de energía en cada paso hasta el siguiente escalón. Sin embargo, en algunos ecosistemas acuáticos, en los que los productores son algas con períodos de vida cortos y una tasa de renovación muy elevada, la pirámide está invertida. Esto sucede porque las algas pueden tolerar una fuerte explotación por parte del zooplancton. Es por ello que la base de tal pirámide (biomasa del fitoplancton) es más pequeña que la biomasa de zooplancton que soporta. Podemos comparar una pirámide invertida como ésta con una persona cuyo peso es superior al de los alimentos que guarda en su frigorífico, pero que puede sustentarse a partir de ellos debido a que los está reponiendo constantemente.

Un tercer tipo es la pirámide de ener-

gía en la que se representa la tasa de energía que fluye entre los diferentes niveles (Figura 40-4C). Una pirámide de energía nunca puede estar invertida, porque cada nivel no puede aportar más energía de la que recibe. Estas pirámides de energía son la mejor representación de la estructura de la comunidad, ya que están basadas en la producción. En el ejemplo anterior, la *producción* del fitoplancton es superior a la del zooplancton, aunque la biomasa del primero sea menor que la del segundo (debido al consumo tan acusado por parte del zooplancton).

CICLOS DE LOS NUTRIENTES

Todos los elementos esenciales para la vida proceden del ambiente, y están presentes en el aire, el suelo, las rocas o el agua. Cuando las plantas y animales mueren y sus cuerpos se descomponen, y cuando las sustancias orgánicas se queman o se oxidan, los elementos y compuestos inorgánicos esenciales para la vida (los nutrientes), se liberan y vuelven al ambiente. Los organismos descomponedores juegan un papel esencial en este

proceso, al alimentarse de los restos de animales y plantas, y de materias fecales. El resultado es que los nutrientes están en constante movimiento a lo largo de un ciclo continuo, en el que van pasando de ser compuestos bióticos a ser abióticos.

Los ciclos de los nutrientes, a menudo, se denominan **ciclos biogeoquímicos** debido a que entre los organismos vivos (bio-), y las rocas, aire y agua, de la corteza terrestre (geo-), se producen una serie de intercambios. La Geoquímica es la ciencia que estudia la composición química de la Tierra y los cambios que se producen en ella.

Los ciclos de los nutrientes y los flujos de energía están muy interrelacionados, y ambos influyen en la abundancia de los organismos de un ecosistema. Sin embargo, a diferencia de los nutrientes, que se reciclan, la energía fluye en una sola dirección, sin seguir un ciclo, ya que una parte se pierde en forma de calor. El aporte continuo de energía por parte del Sol es lo que mantiene la circulación de los nutrientes y el funcionamiento del ecosistema. Estas interrelaciones se representan en la Figura 40-5. Entre los ciclos

biogeoquímicos más importantes destacan el del carbono y el del nitrógeno.

Ciclo del carbono

El carbono es el principal elemento de los compuestos orgánicos y de los tejidos vivos, y es necesario para que las plantas puedan realizar la fijación de la energía mediante la fotosíntesis. Es muy importante hacer notar la dependencia total que tiene la vida con relación a la disponibilidad de este elemento. El carbono pasa de presentarse bajo la forma de dióxido de carbono atmosférico (CO_2 gaseoso en la atmósfera), a hacerlo como componente de los seres vivos, y viceversa, a través de los procesos de asimilación y respiración y como CO_2 disuelto en los océanos, lagos y ríos. Los océanos contienen unas reservas enormes de CO_2 (50 veces más que la atmósfera) y en ellos se acumula una gran parte del CO_2 procedente de la respiración de los organismos y de las actividades humanas. Una parte del CO_2 también se inmoviliza durante largos períodos cuando pasa a formar parte de los depósitos de combustibles fósiles (humus, turba, y sobre todo, carbón y petróleo) (Figura 40-6).

El ciclo del carbono es paralelo y está enlazado con el flujo de energía que empieza con la absorción de ésta durante la producción fotosintética. Las plantas sintetizan glucosa, un compuesto con seis átomos de carbono, a partir del CO_2 que toman de la atmósfera; este azúcar es posteriormente utilizado para formar otros hidratos de carbono más complejos, en particular celulosa, que es el principal hidrato de carbono de las plantas. Estas necesitan 1,6 kg de CO_2 atmosférico para poder producir 1 kg de celulosa. Es dióxido de carbono es un gas escaso, ya que su concentración en la atmósfera es sólo del 0,03 %, lo que contrasta con la elevada abundancia relativa de oxígeno atmosférico, que es del 21 %.

Hay que resaltar dos aspectos relacionados con esta baja concentración de CO_2 en la atmósfera. El primero es que la disponibilidad del CO_2 representa un límite para la absorción de energía por parte de las plantas; los fisiólogos han indicado que si el CO_2 atmosférico aumentase en un 10 %, la tasa de fotosíntesis sólo aumentaría entre un 5 y un 8 %. Por tanto, el dióxido de carbono

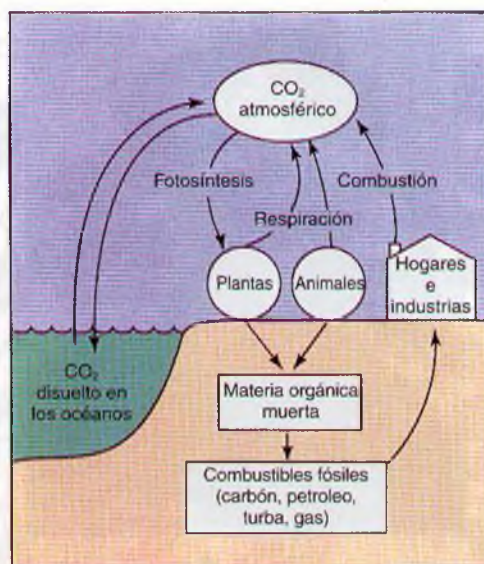


Figura 40-6

El ciclo del carbono en el que se puede ver la circulación de este elemento, y como entra, en forma de CO_2 , a formar parte de los componentes vivos y la manera en que se almacena durante largos períodos, bajo la forma de combustibles fósiles.

puede ser un factor limitante para el crecimiento de las plantas terrestres, cuando éste no está restringido por otros factores limitantes, como los nutrientes disponibles, el agua o la temperatura.

En segundo lugar, en las últimas dos décadas se ha producido un incremento excesivo en el consumo de combustibles fósiles por parte del hombre. Cada año se liberan a la atmósfera más de 10 000 millones de toneladas de CO_2 , procedentes de las actividades agrícolas e industriales; de ellas, el 80 % derivan de la utilización de combustibles fósiles, y el 20 % restante del aclarado de los bosques con fines agrícolas. Desde que comenzó a medirse, la concentración de CO_2 en la atmósfera ha ido en aumento (Figura 39-2, p. 788) y es necesario hacer notar que incluso un ligero aumento de la concentración de CO_2 en la atmósfera puede hacer que se incremente bastante la temperatura de la biosfera («efecto invernadero», p. 788). ¿Que importancia tiene el consumo de combustibles fósiles en este aumento? Los ecólogos pueden responder a esta pregunta determinando las proporciones de diferentes isótopos de carbono en el aire, agua, combustibles fósiles y en los organismos. Estos análisis demuestran que el incremento de la cantidad de CO_2 en la atmósfera procede, en su mayor parte, de la uti-

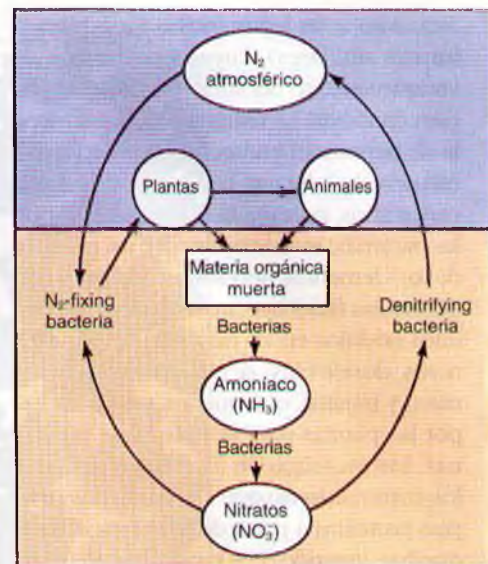


Figura 40-7

El ciclo del nitrógeno, en el que se aprecia la circulación de dicho elemento entre los organismos y a través del ambiente (*en marrón*). Los microorganismos responsables de las transformaciones son los de los círculos y los recuadros.

lización de dichos combustibles fósiles y del aclarado de los bosques; además, el océano sólo puede absorber la mitad de este exceso de CO_2 .

Ciclo del nitrógeno

Como el carbono, el nitrógeno es un elemento básico y esencial de la materia viva, en particular de las proteínas y de los ácidos nucleicos. A pesar de la elevada concentración del N_2 en la atmósfera (78 % del aire), es casi totalmente inaprovechable para la vida en este estado gaseoso (N_2). Durante el ciclo del nitrógeno se transforma el N_2 de la atmósfera en una forma química utilizable por los organismos vivos. Esta transformación se conoce como **fijación del nitrógeno**. Parte del N_2 atmosférico es fijado por los relámpagos, que hacen que se transforme en amoníaco y nitratos, que son llevados hasta el suelo por la lluvia y la nieve. Pero las bacterias y las algas verdeazuladas, mediante mecanismos biológicos, fijan una cantidad de N_2 al menos 10 veces más grande (Figura 40-7). Estos **fijadores del nitrógeno** son el punto de conexión fundamental entre el nitrógeno inorgánico utilizable y todos los demás organismos.

En los ecosistemas terrestres, los fijadores más importantes son las bacterias

asociadas a las leguminosas (guisantes y formas similares), cuya contribución al enriquecimiento del suelo en nitrógeno es bien conocida. La antigua práctica agrícola de permitir el barbecho en los campos (sin cosecha) durante una temporada, cada varios años, permite la fijación del N_2 por las bacterias, reabasteciéndose así el suelo de los elementos necesarios. Las bacterias radicícolas (rizobias) anaerobias producen unos nódulos en las raíces de las leguminosas, donde el N_2 se transforma en amoníaco y nitratos, que pueden ser utilizados por las plantas para la síntesis de proteínas. Las proteínas de las plantas pasan a los consumidores, que sintetizan sus propias proteínas a partir de los aminoácidos que han ingerido. Los productos de desecho de las plantas y de los animales, tras descomponerse totalmente permiten el retorno del nitrógeno orgánico al sustrato; entonces, los descomponedores destruyen las proteínas, liberando amoníaco que puede ser utilizado por las bacterias siguiendo una secuencia que se representa en la figura 40-7. Al final se producen nitratos (NO_3^-) que pueden ser utilizados de nuevo por las plantas o pueden ser degradados por las bacterias desnitrificantes para dar nuevo nitrógeno inorgánico que vuelve a la atmósfera. Los nitratos también pueden ser transportados hasta los arroyos y ríos, y finalmente hasta el mar. En los ecosistemas acuáticos se produce un ciclo similar al terrestre, pero que se diferencia de éste porque en él hay una pérdida regular de nitrógeno que se va depositando en el fondo del mar.

El ciclo del nitrógeno es casi perfecto, con una autorregulación en la que las pérdidas que se producen en un nivel se equilibran con las ganancias que se producen en otros. Considerando todo el nitrógeno de la biosfera en conjunto, apenas si hay cambio en la cantidad absoluta de este elemento. No obstante, las actividades humanas han provocado una pérdida regular de nitrógeno en el suelo, ya que las prácticas agrícolas y la roturación de los bosques han ralentizado la fijación natural del nitrógeno. Esta última práctica produce unos daños graves, tanto por la tala de los árboles como por la alteración del suelo.

COMUNIDADES

Las comunidades representan el concepto más tangible en ecología. Nos resultan

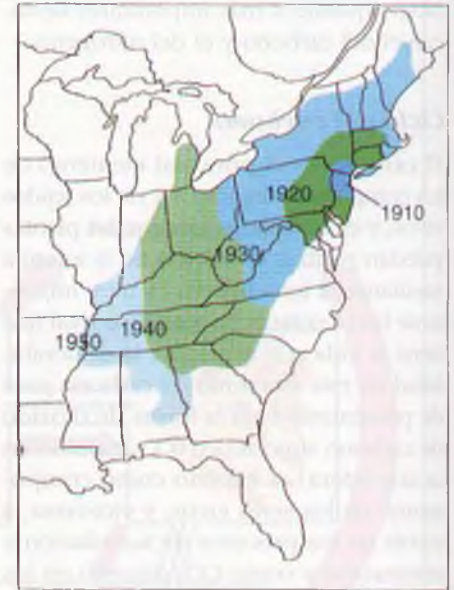


Figura 40-8

Castaño americano, *Castanea dentata*, y el aumento de la extensión del añublo del castaño (una plaga causada por hongos), tras su introducción accidental en New York en el año 1900.

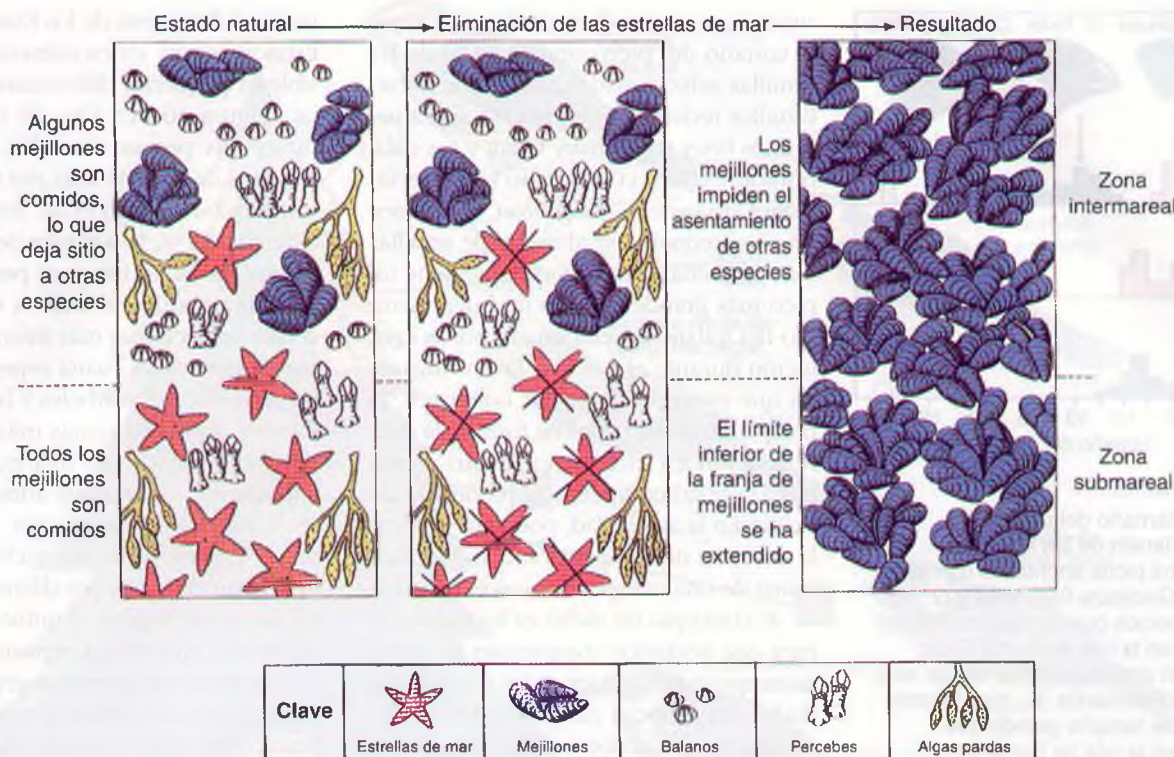
familiares las diferencias entre un bosque, una pradera, un desierto o una marisma, y apenas tenemos problemas para describir, por lo menos de un modo general, los tipos de comunidades de plantas y animales asociados a cada uno de estos ecosistemas. Las comunidades están constituidas por la parte *biótica* del ecosistema; cada una consta de una cierta combinación de especies, que forman una unidad funcional. Y aun cuando las comunidades son en ocasiones difíciles de definir, porque las asociaciones de especies dentro de comunidades similares no siempre son iguales, las comunidades existen, y todas poseen unas ciertas características. Los aspectos relacionados con la forma y la función de la comunidad quedan fuera de los límites de este libro. En nuestra exposición discutiremos dos importantes principios relacionados con la organización de la comunidad.

LA DOMINANCIA ECOLÓGICA Y LAS ESPECIES CLAVE

Por regla general, las comunidades biológicas están dominadas por una única especie o por un pequeño grupo de especies, que influyen enormemente en la naturaleza del ambiente que ocupan. Todas las demás especies de una comunidad deben adaptarse a las condiciones impuestas por las especies dominantes. Frecuentemente

las comunidades reciben un nombre derivado del de las formas dominantes, por ejemplo, bosque de abetos, hayedo, banco de ostras o arrecife de coral. No siempre es fácil precisar cuál es el organismo dominante en una comunidad. Puede que se trate del más abundante, el más grande o el más productivo, o puede ser que se trate del que ejerce una mayor influencia sobre el resto de los organismos de su comunidad. En un bosque, es evidente que un árbol tiene mayor importancia para la comunidad que una hiedra que crezca sobre él (incluso aunque a un visitante casual le pueda parecer que hay más hiedras que árboles).

A menudo, las especies dominantes lo son porque ocupan un espacio que podría estar ocupado por otras especies. Cuando por alguna razón una especie dominante es eliminada, la comunidad cambia. En tiempos, el castaño americano dominó grandes áreas del este de los Estados Unidos, en donde ocupaba más del 40 % de la superficie de los bosques caducifolios. Después de 1900, una epidemia causada por un hongo, que aparentemente llegó a Nueva York con unas semillas procedentes de Asia, eliminó estos castaños casi por completo en menos de 50 años (Figura 40-8). A pesar de que la desaparición de un árbol de enorme valor comercial representó una gran pérdida para la comunidad huma-

**Figura 40-9**

La eliminación experimental de una especie, la estrella de mar depredadora *Pisaster ochraceus*, de una comunidad intermareal produce un cambio total en la estructura de dicha comunidad. Cuando su principal depredador está ausente, los mejillones forman un denso tapiz sobre las rocas y entran en competencia con el resto de las especies a las que terminan por expulsar.

na, la comunidad forestal se adaptó rápidamente al cambio: los castaños fueron sustituidos por robles, nogales, hayas, chopos y arces, y los bosques de castaños y robles fueron sustituidos por otros de robles y nogales.

Para el castaño americano, el ser la especie dominante no supuso ser fundamental. La estructura general de los bosques templados del este de los Estados Unidos no cambió demasiado. No obstante, en ocasiones, la desaparición de una sola especie puede producir una transformación acusada en la estructura de una comunidad. Estas especies son las que se denominan **especies clave**. Por ejemplo, en 1983, se produjo en el Caribe la muerte de las poblaciones del erizo de mar *Diadema antillarum*, desapareciendo el 95 % de estos animales. El efecto inmediato fue que la comunidad de algas, que ya no eran comidas por los erizos, pasó de formar un tapiz delgado, a formar una gruesa capa sobre el sustrato, y con una composición de especies de algas diferente. Tanto la productividad como la diversidad de los arrecifes de coral disminuyeron. Claramente, *Diade-*

ma antillarum era una especie clave para los arrecifes de coral del Caribe. En la costa oeste de los Estados Unidos, la estrella de mar *Pisaster ochraceus* es una especie clave. Estas estrellas son los principales depredadores de los mejillones *Mytilus californianus*. Cuando experimentalmente las estrellas fueron eliminadas en una pequeña zona de la costa de Washington, los mejillones se multiplicaron ocupando el espacio que antes ocupaban al menos otras 25 especies de invertebrados y algas (Figura 40-9). Se han identificado las especies clave de otras comunidades, y aunque no todas las comunidades necesariamente han de tener una especie clave, en las que las existen, las especies clave determinan la estructura de la comunidad.

CONCEPTO DE NICHOS ECOLÓGICO

El «oficio» de un animal en el ambiente es aún más característico que el hábitat en el que podemos esperar encontrarlo; dicho animal tiene una «profesión», un papel especial en la vida, que le diferencia de todas las demás especies. Esto se

denomina su **nicho**, que Elton definió como «el papel de un animal en su medio biótico», es decir, lo que hace y sus relaciones con el alimento y sus enemigos. Al conjunto de las condiciones bajo las que una población animal puede vivir y reproducirse se conoce como **nicho fundamental**. Las condiciones concretas bajo las que un animal puede vivir es a lo que se denomina **nicho reconocido**, y es una subdivisión de un nicho fundamental. Un nicho fundamental representa el potencial biológico de una población, mientras que el nicho reconocido es el resultado de la interacción de dicho potencial y una serie concreta de condiciones ambientales abióticas y bióticas.

Es una regla aceptada que dos especies no pueden ocupar un mismo nicho a la vez y en el mismo lugar; esto se conoce como el **principio de la exclusión competitiva**, del que ya hemos hablado en el prólogo de este capítulo. Si esto sucediese, se produciría una competencia directa por exactamente los mismos alimentos y espacios, con lo que una de las especies tendría que variar su nicho reconocido, desplazarse hasta un hábitat dife-

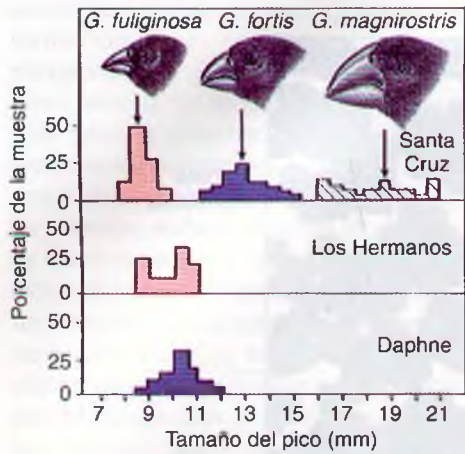


Figura 40-10

Variación del tamaño del pico de los pinzones de Darwin de las Islas Galápagos. Los picos anchos se dan en los pinzones *Geospiza fuliginosa* y *G. fortis*, dos especies que comparten hábitat (simpátridas) en la Isla de Santa Cruz, pero que viven separadamente en las islas Daphne y Los Hermanos. *G. magnirostris* es un pinzón de tamaño grande que también vive en la Isla de Santa Cruz.

rente o prepararse para su extinción. Es de esperar que especies muy emparentadas que se extienden por un mismo hábitat ocupen nichos similares, y corran el peligro de entrar en competencia directa.

Una manera que permite que especies similares coexistan en una misma área es el reparto de los recursos entre ellas. Por ejemplo, en algunas partes del sur de África coexisten, extendiéndose por un mismo hábitat, las dos especies de rinoceronte, el negro y el blanco. Sin embargo, el rinoceronte negro es un ramoneador que se alimenta de hojas y plantas leñosas, mientras que el rinoceronte blanco se alimenta pastando hierba. No compiten por los mismos alimentos y, por consiguiente, ocupan nichos ecológicos diferentes.

En un estudio clásico realizado en las Islas Galápagos con los pinzones de Darwin, el ornitólogo inglés David Lack encontró que el tamaño del pico de estas aves era diferente en las distintas islas en que vivían (Figura 40-10). En las islas Daphne y Los Hermanos, donde *Geospiza fuliginosa* y *G. fortis* viven separados, y por tanto no entran en competencia entre ellos, los tamaños de los picos de ambas especies son muy similares. Pero en la isla de Santa Cruz, donde *G. fuliginosa* y *G. fortis* coexisten, los tamaños de sus respectivos picos son diferentes. Esto

sugiere un reparto de los recursos, ya que el tamaño del pico condiciona el de las semillas seleccionadas para alimentarse. Estudios recientes de los ornitólogos americanos Peter y Rosemary Grant y sus colaboradores, han confirmado las apreciaciones de Lack: *G. fuliginosa*, que posee un pico pequeño, se alimenta de semillas más pequeñas que *G. fortis*, que tiene un pico más grande. Este es un buen ejemplo del trabajo desempeñado por la evolución durante el pasado. En los lugares en que estas dos especies coexisten, la competencia entre ellas ha forzado la diferenciación en el tamaño de sus picos, hasta que tal competencia ha dejado de existir. En la actualidad, podemos calificar la ausencia de competición como «el fantasma de una competencia en el pasado».

El concepto de nicho es fundamental para que podamos comprender la manera en que están estructuradas las comunidades, en especial cuando se hace referencia a las interacciones competitivas entre especies relacionadas. No obstante, el papel de la competencia en la estructuración de las poblaciones permanece controvertido, igual que el concepto de nicho.

EL CONCEPTO DE GREMIO

Los ejemplos que acabamos de ver nos muestran las formas en que especies relacionadas que viven juntas evitan entrar en competencia. El concepto de **gremio** o **cofradía** nos proporciona otro medio de comprender el papel de la competencia en las comunidades bien estructuradas. Un gremio es un conjunto de especies que llevan una existencia muy parecida. De la misma forma que los gremios de artesanos de la edad media eran hermandades de personas que se afanaban por conseguir el bien común, las especies de un gremio lo hacen para repartirse un sustento común. Las especies que se alimentan a partir de un mismo alimento forman un tipo de gremio. Por ejemplo, las aves que se alimentan del néctar de las flores, forman un gremio; las que se alimentan cazando insectos en vuelo, forman otro; y las que lo hacen a partir de semillas, otro diferente. Un estudio ya clásico de un gremio relacionado con los alimentos es el realizado por Robert MacArthur sobre el comportamiento alimentario de cinco especies de currucas (mosquiteros) arborícolas que anidaban en los bosques de

piceas del nordeste de los Estados Unidos. Estas aves son extraordinariamente sensibles a pequeñas diferencias en el hábitat (Figura 40-11). Una de las especies busca sus presas entre las ramas más externas de la parte más alta de los árboles; otra busca sólo entre las ramas más externas del 60 % superior de los árboles y entre las ramas internas, pero nunca en las más próximas al tronco; otra se concentra en las ramas más internas y próximas al tronco; una cuarta especie utiliza la parte media de los árboles y busca sus alimentos desde las ramas más periféricas hasta el tronco; y por último, una quinta especie sólo busca sus alimentos en el 20 % inferior de los árboles. Estos resultados sugieren que los nichos de estas aves están definidos por diferencias estructurales en su hábitat. También ponen de manifiesto que varias especies, similares unas a otras, y que podrían entrar en competencia, pueden coexistir mediante la utilización de diferentes microhábitat en un hábitat común. Este concepto de gremio nos permite sugerir, por ejemplo, por qué los bosques tropicales tienen una avifauna mucho más diversificada que otros hábitat. Debido a su complejidad estructural y a la producción media de recursos al año, los bosques tropicales pueden soportar más gremios que los demás bosques, y cada gremio está formado por un mayor número de especies que los gremios de otros bosques.

POBLACIONES

Una población es un grupo de organismos de la misma especie que viven en un sitio concreto. Una población de ardillas grises de un bosque del este de los Estados Unidos, o los peces de una piscifactoría, presentan una serie de características exclusivas de su grupo. Una población comparte un patrimonio genético común, tiene una cierta densidad, determinadas tasas de natalidad y mortalidad, un rango de edades y un potencial reproductor; y crece y se diferencia a medida que lo hacen los individuos que la componen.

INTERACCIONES ENTRE POBLACIONES

Las poblaciones de una comunidad pueden influir unas en otras de diferentes maneras, aunque en algunos casos pue-

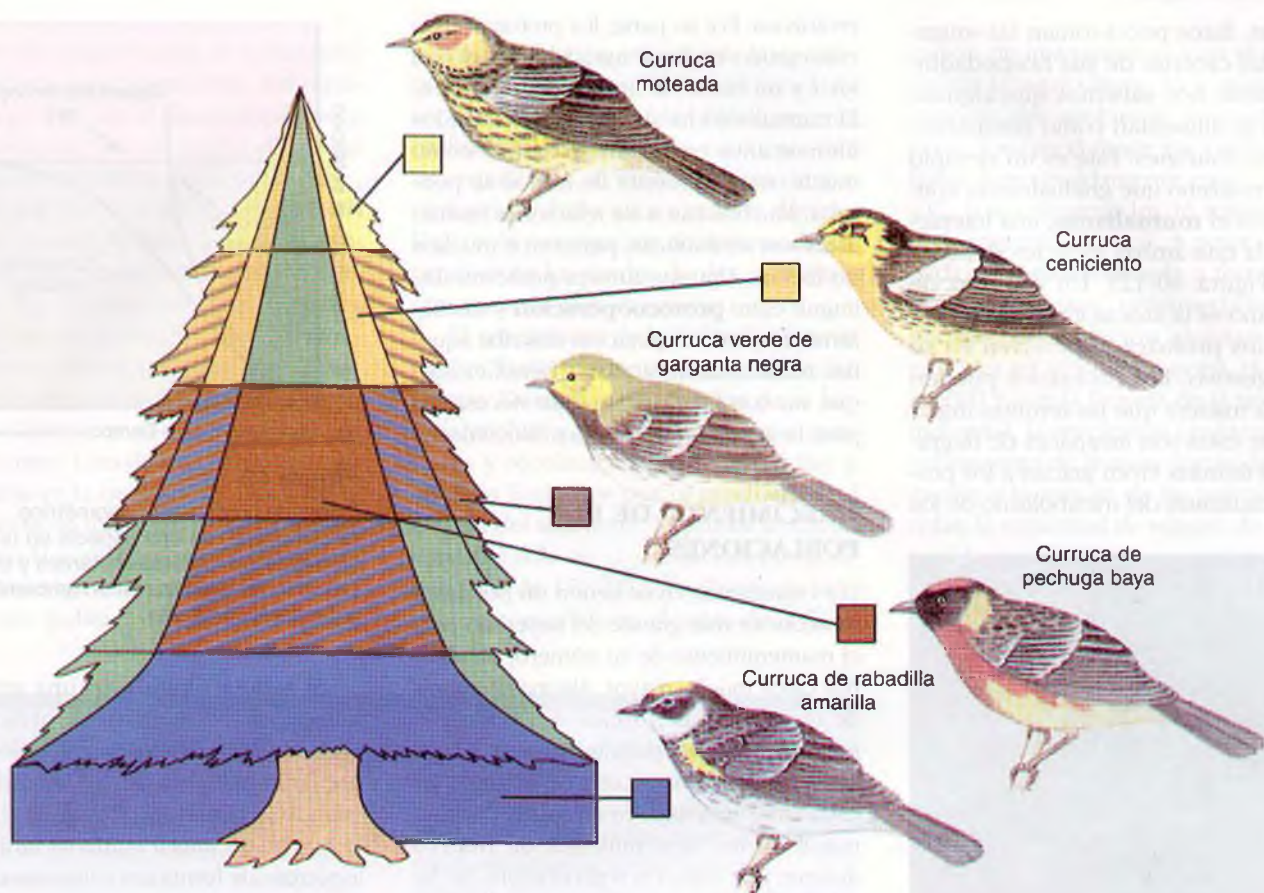


Figura 40-11

Distribución de las zonas de alimentación de cinco especies de currucas (mosquiteros) arborícolas en los bosques de píceas en el noreste de los Estados Unidos. Las currucas forman un gremio alimentario.

den no existir interacciones aparentes (efecto neutro). Un tipo de interacción, la **competencia**, ya ha sido mencionada. Aunque es cierto que dos poblaciones no pueden ocupar el mismo nicho, al mismo tiempo y en el mismo lugar, frecuentemente se produce un cierto grado de competencia entre poblaciones naturales. Ya que la selección natural favorece la disminución de la competencia, es frecuente que se llegue a la diversificación de nichos, como en el caso de los pinzones de Darwin de las Galápagos antes mencionados. Otra adaptación puede consistir en que las dos poblaciones utilicen el mismo recurso, pero en diferentes épocas del año. Una población puede ser excluida por un competidor superior, de un hábitat que de otro modo podría ocupar. Cuando dos poblaciones ocupan hábitat adyacentes, la competencia puede ser muy intensa a lo largo de la frontera entre ambas.

Otra interacción es la relación **depredador-presa**, en la que los individuos

de una población depredadora, matan a los de la otra, la población presa, y se alimentan de ellos. En ocasiones una población presa es víctima de más de una especie depredadora, y éstas generalmente tienen a más de una especie como presa. Los depredadores suelen ser relativamente mayores que las presas y, por regla general, consumen desde varias a numerosas presas a lo largo de su vida. Una de las interacciones, conceptualmente relacionadas con la depredación, es la relación **parásito-hospedador**. Los parásitos y los depredadores se alimentan de sus correspondientes hospedadores y presas. Sin embargo, los parásitos suelen ser más pequeños que sus hospedadores, y los parásitos sólo tienen un hospedador (al menos durante cada una de las fases de su ciclo). En la mayoría de los casos, los parásitos no matan a su hospedador, ya que si éste muere, el parásito perecerá con él. La mayoría de los parásitos son **simbióticos**, es decir, viven dentro (**endoparásitos**) o sobre

(**ectoparásitos**) el cuerpo de su hospedador. Organismos como los mosquitos o los tábanos son intermedios entre los parásitos y los depredadores, tal y como se han definido; a veces se les califica como **micropredadores** o como **parásitos intermitentes**.

La mayoría de la gente sabe que los leones, tigres y lobos son depredadores, pero entre el universo de los invertebrados también hay muchos depredadores. Entre éstos se incluyen algunos protozoos, medusas y formas afines, gusanos e insectos, estrellas de mar y otros muchos.

Otro tipo de interacción, que algunas veces es simbiótica, es el **comensalismo**, en el que el comensal obtiene algunos beneficios de la relación, sin perjudicar al hospedador. Un ejemplo clásico de comensalismo es la asociación de los peces piloto y las rémoras con los

tiburones. Estos peces toman las «migajas» de las cacerías de sus hospedador; no obstante, hoy sabemos que algunas rémoras se alimentan como ectoparásitos de los tiburones. Este es un ejemplo de comensalismo que gradualmente conduce hacia el **mutualismo**, una interacción en la que ambas especies se benefician (Figura 40-12). Un ejemplo de mutualismo es la asociación entre las termitas y los protozoos que viven en su tubo digestivo. Los protozoos pueden digerir la madera que las termitas ingieren y que éstas son incapaces de degradar, y las termitas viven gracias a los productos resultantes del metabolismo de los



Figura 40-12

Entre los muchos ejemplos de mutualismo que se pueden encontrar en la naturaleza, está el de las acacias de las sabanas africanas y unas hormigas que construyen sus hormigueros en el interior de las grandes agallas de las acacias. El árbol proporciona protección a las larvas de las hormigas (*fotografía inferior con una de las agallas abierta*) y una secreción similar a la miel, que las hormigas utilizan como alimento. Por contra, las hormigas protegen al árbol de los herbívoros, a los que atacan en masa, tan pronto como éstos tocan al árbol. No obstante, las jirafas, a las que les encantan las hojas tiernas de las acacias, parecen inmunes ante los feroces mordiscos de las hormigas.

protozoos. Por su parte, los protozoos han conseguido un lugar agradable en el que vivir y un buen suministro de alimentos. El mutualismo ha sido reconocido en los últimos años en el mundo animal como mucho más frecuente de lo que se pensaba. Muchos casos de relaciones mutualistas son simbióticas, pero otros muchos no lo son. Algunos autores prefieren distinguir entre **protooperación** y mutualismo. La protooperación describe aquellas relaciones mutualistas beneficiosas, que no son fisiológicamente necesarias para la supervivencia de los asociados.

CRECIMIENTO DE LAS POBLACIONES

Los organismos vivos tienen un potencial reproductor más grande del necesario para el mantenimiento de su número, en algunos casos mucho mayor. Algunas hembras de insectos ponen miles de huevos; el ratón de campo puede tener hasta 17 camadas al año con cuatro a siete crías en cada una; una sola hembra de bacalao puede poner seis millones de huevos durante una estación reproductora. Se ha calculado que una bacteria que se dividiera a un ritmo de tres veces por hora, podría producir una colonia de 30 cm de espesor sobre toda la superficie de la Tierra en un día y medio, y la colonia sobrepasaría nuestras cabezas una hora más tarde. Un crecimiento geométrico (o exponencial) sin ningún tipo de restricción, sólo podría ocurrir en un medio con los suficientes recursos y sin competición. Este tipo de crecimiento, representado por la curva de pendiente creciente en la Figura 40-13, es lo que se denomina **tasa de crecimiento intrínseca** de una población y se representa con el símbolo r . Por supuesto, el crecimiento potencial de una población nunca puede producirse libremente. No corremos peligro de ser sepultados por las bacterias, los bacalao, ni por ningún otro organismo, ya que según va creciendo la población, unos individuos entran en competencia con otros, por unos recursos limitados, en especial por los alimentos y por el espacio. Finalmente, las poblaciones dejan de crecer. La mayoría de las poblaciones alcanzan un cierto nivel y fluctúan alrededor de éste. ¿Qué es lo que mantiene ese nivel de la población? ¿Cuál es la explicación del «equilibrio natural»? ¿O es la naturaleza la que está en «equilibrio»?

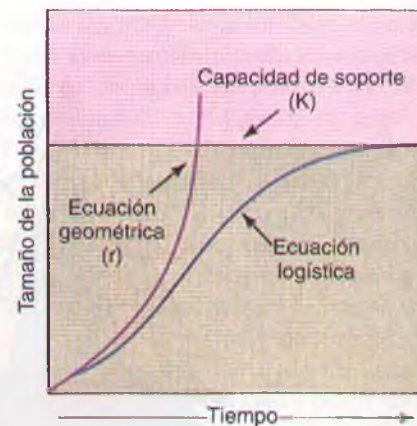


Figura 40-13

Curva de crecimiento geométrico (exponencial) de una especie en un ambiente sin factores limitantes y curva de crecimiento logístico en un ambiente con algún factor limitante.

Si representamos en una gráfica el número de individuos frente al tiempo, se obtiene una curva de crecimiento de una población (Figura 40-13). Al principio, cuando la comida y el espacio abundan, la población inicial aumenta rápidamente y crece de forma tan veloz como lo permita su potencial reproductor. Este tipo de crecimiento (y el ritmo intrínseco de crecimiento) lo podemos apreciar en la explosión demográfica del plancton en los lagos a principios del verano, las plagas de insectos o en el crecimiento de las malas hierbas en los campos viejos. Pero a medida que los recursos se van agotando y el crecimiento de la población hace que ésta se acerque a su límite máximo tolerable, el ritmo de crecimiento va disminuyendo hasta que por último se detiene. Este límite, la densidad de población máxima que el ambiente puede soportar se denomina **capacidad de soporte** de un hábitat, y se representa con el símbolo K . La curva sigmoidea de crecimiento se ha comprobado muchas veces con bacterias, protozoos y con algunos insectos en condiciones de laboratorio. La fórmula matemática de la curva de crecimiento, descrita como **ecuación logística**, se explica en la nota al margen de la p. 817.

Cuando la población alcanza la capacidad de soporte del ambiente, puede mantenerse a ese nivel durante un cierto tiempo o puede oscilar alrededor de este límite. Por ejemplo, cuando se introdujeron ovejas en la isla de Tasmania, aproximadamente en el año 1800, el cre-

cimiento de su población se correspondió con una curva sigmoidea, sobrepasando ligeramente el límite superior, y posteriormente fue oscilando alrededor del tamaño definitivo de la población, entorno a 1 700 000 ovejas (Figura 40-14A). Un modelo similar, pero con fluctuaciones más acusadas, se pudo observar en las poblaciones de faisanes introducidos en la isla de Ontario (Canadá) (Figura 40-14B). Algunas poblaciones presentan oscilaciones cíclicas, con grandes fluctuaciones de abundancia de un año a otro. Uno de los ejemplos mejor conocidos es la oscilación cíclica en la abundancia de los linces y de las liebres árticas, en la que algunos picos de abundancia alternan con caídas espectaculares de sus poblaciones (Figura 31-25,

p.621). Una razón importante para tales oscilaciones es que la capacidad de soporte del ambiente también presenta oscilaciones. La naturaleza raramente está «en equilibrio», al menos durante largos períodos, debido a los cambios climáticos, la propagación de enfermedades, cambios en los modos de depredación y otra serie de perturbaciones.

El crecimiento de la población humana fue bastante lento durante mucho tiempo. Durante la mayor parte de su historia evolutiva, los hombres fueron cazadores y recolectores, que dependían y estaban limitados por la productividad natural del ambiente. El primer aumento considerable de la población humana, que pasó de 150 000 a 5 millones de individuos, coincidió con el inicio de la fabri-

cación de instrumentos. Con el desarrollo de la agricultura, la capacidad de soporte del ambiente aumentó, y la población creció desde los 5 millones que había aproximadamente en el año 8000 a.C., hasta alcanzar los 16 millones alrededor del año 4000 a.C. A pesar de la elevada mortandad debida a terribles períodos de hambre, enfermedades y a las guerras, la población alcanzó los 500 millones en 1650. En Europa, durante el S. XVII y con la llegada de la revolución industrial, la revolución sanitaria, el descubrimiento de nuevas tierras de colonización y la mejora de las prácticas agrícolas, la capacidad de soporte de la Tierra para la especie humana aumentó espectacularmente. La población se duplicó hasta alcanzar los 1000 millones en 1850. Se volvió a duplicar para alcanzar los 2000 millones en 1930, 4000 millones en 1976, 5500 millones en 1992, y se espera que alcance los 9000 millones en el año 2025. Así pues, el crecimiento ha sido exponencial y aún se mantiene muy elevado (Figura 40-14C).

A diferencia de otros animales, que sólo pueden aumentar ligeramente la capacidad de soporte de su hábitat, los hombres lo han hecho continuamente. Por desgracia, cuando la capacidad de soporte aumenta, el hombre reacciona como lo haría cualquier otro animal, aumentando su población. Debido a que los recursos de la Tierra son limitados, es inevitable el que llegue un día en que la capacidad de soporte no pueda aumen-

CRECIMIENTO EXPONENCIAL Y LOGÍSTICO

La curva sigmoidea de crecimiento (Figura 40-13) puede describirse con un modelo simple, denominado la **ecuación logística**. La pendiente en cada punto de la curva es la *tasa de crecimiento*, es decir, la rapidez con que el tamaño de la población varía con el tiempo. Si **N** representa el número de organismos y **t** el tiempo, podemos, en lenguaje matemático, expresar el crecimiento como una *tasa instantánea*:

dN / dt = tasa de cambio en el número de organismos por unidad de tiempo en un instante dado.

Cuando las poblaciones crecen en un ambiente de recursos ilimitados (espacio y alimentos ilimitados, y sin competencia con otros organismos), el crecimiento está limitado únicamente por la capacidad inherente a la población de autorreproducirse. Bajo estas condiciones ideales, el crecimiento se expresa por el símbolo **r**, que se define como la tasa intrínseca de crecimiento per cápita de la población. El índice **r** es, en realidad, la diferencia entre las tasas de nacimiento y muerte de la población, por individuo en cualquier momento. La tasa de crecimiento de la población en conjunto es entonces:

$$\frac{dN}{dt} = rN$$

Esta expresión describe el **rápido crecimiento exponencial** representado

en la primera parte ascendente de la curva sigmoidea de crecimiento (Figura 40-13). Pero en la naturaleza, la tasa de crecimiento de las poblaciones se hace más lenta según se acerca al límite superior de la población, y finalmente se detiene. En este punto, **N** ha alcanzado su densidad máxima, es decir, el espacio estudiado se ha «saturado» de animales. Este límite se denomina **capacidad de soporte** del ambiente y se expresa por el símbolo **K**. La curva sigmoidea de crecimiento de la población queda descrita ahora por la **ecuación logística**, cuya expresión es:

$$\frac{dN}{dt} = rN \left(\frac{K - N}{K} \right)$$

Esta ecuación establece que la tasa de incremento de la población por unidad de tiempo (dN/dt) = tasa de crecimiento per cápita de la población (**r**) x tamaño de la población (**N**) x margen disponible para el crecimiento $([K-N]/K)$. De la ecuación se puede deducir que cuando la población se aproxima a la capacidad de soporte, o lo que es lo mismo, cuando la relación **K-N** se aproxima a 0, dN / dt también tiende a 0 y la curva se nivela. No es raro que las poblaciones sobrepasen la capacidad de soporte del ambiente, de forma que **N** es mayor que **K**. Cuando esto ocurre, la población se queda sin ciertos recursos (normalmente alimento o refugio). El término dN / dt se hace negativo y la población disminuye forzosamente.

Estudios recientes apuntan, esperanzadoramente, que el crecimiento de la población humana está disminuyendo. Entre 1970 y 1987 la tasa de crecimiento anual bajó desde el 1,9% al 1,6%. Con esta tasa del 1,6%, serán necesarios 43,3 años para que la población mundial se duplique, en lugar de los 36,5 que se necesitarían con una tasa del 1,9%. Esta disminución se debe en parte a unos mejores programas de planificación familiar. A pesar de la disminución de la tasa de crecimiento, el aumento de la población sigue siendo muy superior al que sería de desear, ya que se estima que, en las próximas tres décadas, la población mundial se verá incrementada en 3000 millones de personas, lo que representa el mayor y más rápido incremento en toda la historia del hombre.

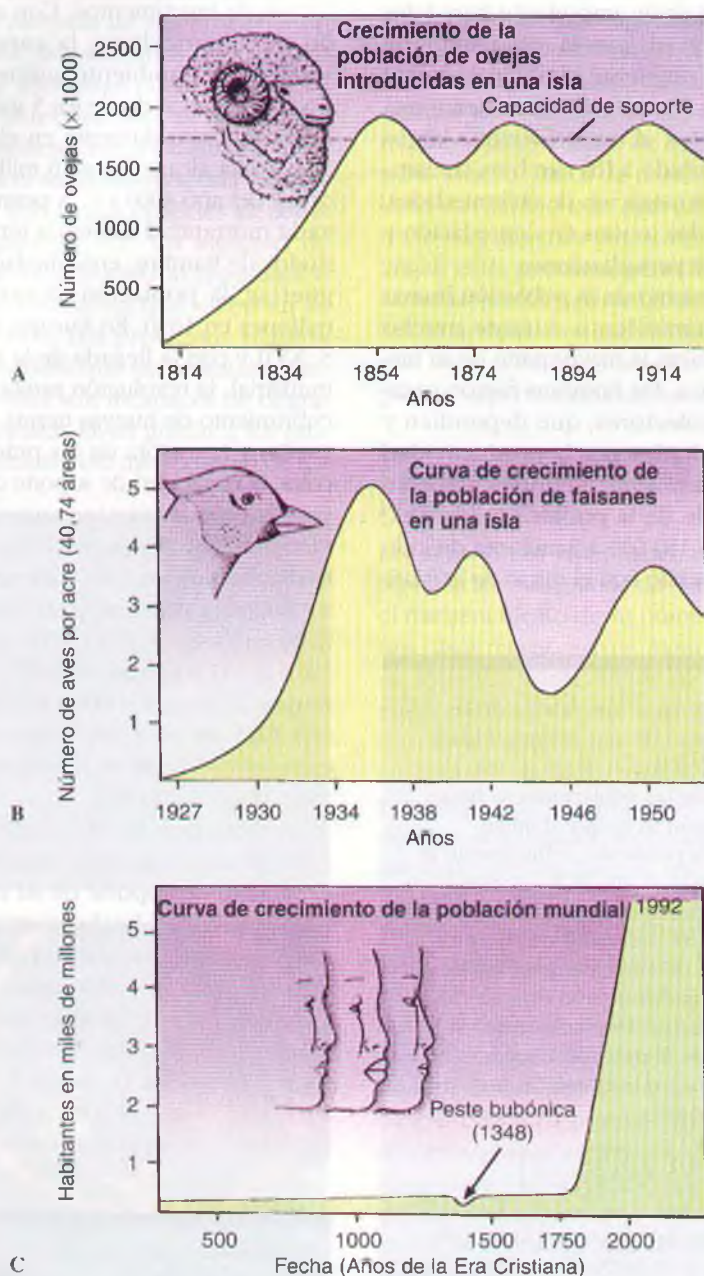


Figura 40-14

Curvas de crecimiento para las ovejas A, los faisanes B, y para la población humana C, a lo largo del tiempo. Nótese que la población de ovejas en una isla es bastante estable debido al control humano de dicha población, mientras que la población de faisanes presenta unas variaciones importantes, probablemente debidas a grandes cambios en la capacidad de soporte. ¿Hasta dónde llegará la capacidad de soporte para la población humana?

tar más. La pregunta es si la humanidad podrá anticiparse a ese límite y controlar a tiempo el crecimiento de su población, o bien se disparará el consumo y se llegará a la catástrofe. Verdaderamente, para millones de habitantes del Tercer Mundo, dicho momento ya se ha superado. El rápido crecimiento de la población no debe, como algunas personas pueden creer, contemplarse con optimismo.

CÓMO SE LIMITA EL CRECIMIENTO DE LA POBLACIÓN

¿Qué es lo que determina el tamaño de una población en la naturaleza? Cuando los animales se crían en el laboratorio, la respuesta parece bastante evidente: la población crece hasta alcanzar la capacidad de soporte de ese medio, y a partir de ese punto, la población va disminu-

yendo debido a la competencia de los individuos por los limitados recursos de espacio y alimento. Estos factores limitantes del crecimiento derivan de la población misma, es decir, son factores **dependientes de la densidad**, debidos al aumento del número de individuos de la población. Las limitaciones debidas a la cantidad de alimentos y al espacio, generalmente se consideran como dependientes de la densidad, pero otros factores, como las enfermedades y la depredación, también pueden actuar como factores limitantes.

La transmisión de algunas **enfermedades** infecciosas puede aumentar cuando la densidad de las poblaciones es elevada. Las epidemias pueden arrasar poblaciones densas, como ocurrió con la terrible peste bubónica (muerte negra), en la populosas y sucias ciudades de la Europa del S. XIV. La mortalidad por parasitismo también aumenta con respecto a la que se da en poblaciones con una menor densidad. La **predación** aumenta cuando las presas se hacen más abundantes y es más fácil su captura; los grandes incrementos en la densidad de las poblaciones de presas, generalmente se ven seguidos por los correspondientes aumentos en la poblaciones de los cazadores. Con el aumento de la población, disminuye la disponibilidad de **refugios** para el anidamiento y la protección frente a condiciones ambientales desfavorables.

La continua competencia por el alimento y el espacio para vivir implica, además, otro factor dependiente de la densidad: el **estrés**. Aunque la fisiología del estrés aún no se conoce totalmente, hay pruebas claras de que cuando ciertas poblaciones crecen hasta ser demasiado grandes, como sucede con las poblaciones de los lemmings, ratas de agua y liebres árticas, se produce un desequilibrio neuroendocrino que afecta a las glándulas adrenales y a la hipófisis; el crecimiento individual se detiene, la reproducción decae, y los individuos se vuelven irritables y agresivos; bajo estas condiciones, las liebres árticas sufren una «enfermedad crítica» letal, que provoca un descenso en picado de la densidad de la población.

Una superpoblación también puede provocar una **emigración** desde el área de nacimiento. La superpoblación en los

ratones hace que éstos aumenten su actividad locomotora y comiencen a explorar nuevas áreas. En el caso de los lemingos, la superpoblación hace que periódicamente realicen sus famosas "marchas" en masa a través de Escandinavia (p. 620). Cuando las poblaciones de algunas aves canoras están superpobladas, los individuos con menor éxito se convierten en «vagabundos», que se ven forzados a desplazarse hasta otros hábitat menos favorables. La emigración es una de las principales causas de la colonización de nuevos hábitat. La rápida dispersión de los estorninos europeos por los Estados Unidos y Canadá, tras su introducción en 1890 en la ciudad de Nueva York, es un excelente ejemplo (p. 595).

No todos los factores limitantes del crecimiento dependen de la densidad de la población. Los cambios meteorológicos extremos, las condiciones inusuales de frío, calor, humedad o sequía, son factores fortuitos **independientes de la densidad** de la población, que pueden alterar enormemente las poblaciones de algunos animales. Las poblaciones locales de insectos algunas veces casi llegan a extinguirse tras un invierno duro. Los huracanes y las erupciones volcánicas pueden acabar con poblaciones completas. Las granizadas, como es bien sabido, pueden matar a los polluelos en una colonia de cría de aves. Los incendios en las praderas o en los bosques, las sequías o las inundaciones, acaban con todos los organismos que no sean capaces de escapar.

Por tanto, la cantidad de individuos de una población está influida tanto por factores que dependen de la misma población como por factores independientes de ésta, y normalmente, ninguno de dichos factores puede explicar por sí solo el porqué el crecimiento de una determinada población se detiene a un nivel concreto. Las poblaciones naturales están controladas por factores dependientes e independientes de la densidad de esa población. Los hombres somos el principal de dichos factores. Al alterar el hábitat de los animales, variamos los equilibrios que anteriormente fijaban los límites del tamaño de las poblaciones de los animales. Nuestras actividades pueden incrementar, o llegar a exterminar, la totalidad de las poblaciones de animales.

Resumen

El mayor de los niveles de organización incluidos en la biosfera es el ecosistema, que está constituido por una serie de componentes bióticos y abióticos que interactúan. El componente biótico lo constituyen las comunidades de diferentes especies de organismos, estando cada especie representada por una población, que a su vez, es el conjunto de individuos que comparten un depósito genético común.

La energía que entra en el ecosistema es la luz solar. Casi toda la vida depende de la transformación de esta energía, mediante la cual se obtienen compuestos orgánicos, tras la fijación de dióxido de carbono por las plantas verdes. Las únicas comunidades de animales conocidas, totalmente independientes de la energía solar, han sido recientemente descubiertas en las profundidades del océano, asociadas a fuentes termales submarinas.

Se pueden reconocer cadenas alimentarias formadas por productores (organismos foto-

sintéticos) y consumidores (herbívoros y carnívoros), pero en la naturaleza existen redes alimentarias muy complejas. Se pueden construir pirámides ecológicas en las que se puede apreciar el descenso en el número de individuos, biomasa y energía, según se va ascendiendo de un nivel a otro. Los nutrientes, como el carbono, el nitrógeno y otros elementos, circulan y son reciclados en el ecosistema. Normalmente, cada comunidad está dominada por una o varias especies que influyen enormemente en la naturaleza del ambiente del área que ocupan. Cada especie tiene su propio nicho, o papel que desempeñar, en el ecosistema. Si las poblaciones de varias especies explotan el ambiente de un modo similar, pueden considerarse como pertenecientes a un gremio. Las poblaciones de una comunidad pueden no influirse mutuamente (neutrales), o pueden interactuar como competidores, depredadores y presas, parásitos y hospedadores, comensales, mutualistas, o como protocooperadores.

Las poblaciones introducidas en un ambiente donde hay un cierto límite de recursos, normalmente crecen de una forma que puede ser descrita como una curva sigmoidea; al principio, cuando el espacio y el alimento no son factores limitantes, el crecimiento es exponencial, y después la curva se nivela a medida que se va alcanzando la capacidad de soporte del ambiente. La curva puede definirse matemáticamente como la ecuación logística. Esta ecuación tiene en cuenta el ritmo intrínseco de incremento de la población y la capacidad de soporte del ambiente. Entre los mecanismos dependientes de la densidad para el control del tamaño de las poblaciones se encuentran la competencia, las enfermedades y la depredación; y entre los independientes de la densidad están la climatología, los cambios ambientales bruscos, y las condiciones de peligro para las crías que se ven acompañadas de una elevada mortalidad.

Cuestionario

1. El término ecología deriva de una palabra griega que significa «casa» o «sitio en el que vivir». No obstante, los científicos utilizan la palabra «ecología» en un sentido diferente que el término «ambiente». ¿Cuál es la diferencia entre ambos términos?
2. ¿Qué diferencias hay entre un ecosistema, una comunidad y una población?
3. Sólo la mitad de la energía solar que llega a la atmósfera termina llegando a la superficie terrestre. ¿Qué le ocurre a la energía solar a medida que va atravesando la atmósfera?
4. Recientemente se han descubierto comunidades de animales que habitan junto a afloramientos termales en las profundidades del océano y que viven con total independencia de la energía solar. ¿Cómo es esto posible?
5. Defina la palabra *producción* como término ecológico. ¿Cuál es la diferencia entre producción, productividad primaria, productividad bruta y productividad primaria neta? ¿Cuál es la diferencia entre productividad y biomasa?

6. ¿Qué es una cadena alimentaria? ¿En qué se diferencian una cadena y una red alimentaria?
7. Distinga entre productores, herbívoros, carnívoros y detritívoros en una cadena alimentaria.
8. ¿Qué es un nivel trófico y cómo está relacionado con una cadena alimentaria?
9. ¿Cómo se puede producir una pirámide de biomasa invertida, en la que los consumidores tienen una biomasa mayor que los productores? ¿Se puede pensar en algún caso de pirámide de números invertida, en la que haya, por ejemplo, más herbívoros que plantas de las que éstos se alimentan?
10. Se ha presentado la pirámide de energía como un ejemplo de la segunda ley de la termodinámica (p. 64). ¿Por qué?
11. ¿Qué reservas de CO₂ están implicadas en el ciclo del carbono? ¿Cuál es el significado de este ciclo?
12. ¿Qué procesos biológicos y no biológicos están relacionados con la fijación del nitrógeno?
13. La dominancia entre las especies de plantas a veces se ha llamado «captura del espacio». ¿Es esto correcto? ¿Por qué?
14. Defina el concepto de nicho. ¿En qué se diferencian el «nicho reconocido» de una población, de su «nicho fundamental»? ¿Qué diferencias hay entre los conceptos de nicho y gremio?
15. Defina la depredación. ¿En qué se diferencian las relaciones depredador-presa de las relaciones parásito-hospedador?
16. ¿Qué tipos de relaciones simbióticas se dan entre los animales? ¿El mutualismo es siempre una relación simbiótica?
17. Compare los crecimientos exponencial y logístico de una población. ¿Bajo qué condiciones podría esperarse que una población presentase un crecimiento exponencial? ¿Por qué el crecimiento exponencial no puede continuar indefinidamente?
18. El crecimiento de una población puede verse alterado por mecanismos tanto dependientes, como independientes de la densidad. Defina y compare ambos mecanismos. Ponga algunos ejemplos de la forma en que el crecimiento de la población humana puede modificarse por dichas vías.

Bibliografía

- Berner, R. A. and A. C. Lasaga. 1989. Modeling the geochemical carbon cycle. *Sci. Am.* **260**:74–81 (Mar.). *El proceso geoquímico por el que el carbono se transfiere entre la tierra, el mar y la atmósfera sigue un ciclo, a largo plazo, que puede verse modificado por el calentamiento de la tierra debido al efecto invernadero. Los hombres hemos causado un cortocircuito en este ciclo a largo plazo.*
- Bertness, M. D. 1992. The ecology of a New England salt marsh. *Am. Sci.* **80**(3):260–268 (May–June). *Los animales y las plantas de este duro ambiente pueden tanto competir como cooperar para asegurar su supervivencia.*
- Brooks, D. R. and D. A. McLennan. 1991. Phylogeny, ecology and behavior. Chicago, University of Chicago Press. *Una discusión sobre la manera en que pueden utilizarse los métodos sistemáticos como una herramienta más en los estudios ecológicos y del comportamiento de los animales.*
- Colinvaux, P. 1993. *Ecology 2*. New York, John Wiley & Sons. *Tratado muy completo y útil para estudios superiores.*
- Kates, R. W. 1994. Sustaining life on the earth. *Sci. Am.* **271**:114–122 (Oct.). *Las principales revoluciones tecnológicas (fabricación de instrumentos, agricultura, e industrialización) han hecho que la población humana aumente de forma geométrica. El autor se pregunta si podremos llegar a conocer los límites biológicos, físicos y sociales, en los cuales nuestro planeta puede seguir sosteniéndose.*
- Krebs, C. J. 1993. *Ecology: the experimental analysis of distribution and abundance*, ed. 4. New York, Harper & Row, Publishers. *Importante tratado sobre la ecología de las poblaciones.*
- Moore, P. D. (ed.). 1987. *The encyclopedia of animal ecology*. New York, Facts on File Publications. *Aunque en este libro se tratan pobremente los principales principios ecológicos, se revisan los principales ecosistemas de la Tierra, con unos textos muy extensos y magníficamente ilustrados con fotografías, dibujos y unos esquemas excelentes.*
- Pianka, E. R. 1993. *Evolutionary ecology*, ed. 5. New York, Harper & Row, Publishers. *Una introducción a la ecología, escrita desde un punto de vista evolutivo.*
- Smith, R. L. 1995. *Ecology and field biology*, ed. 5. Harper Collins, Publishers. *Tratado de ecología, claramente escrito y bien ilustrado.*
- Tunnicliffe, V. 1992. Hydrothermal-vent communities of the deep sea. *Am. Sci.* **80**(4):336–349 (July–Aug.). *En los surgimientos hidrotermales que hay en mitad del océano, la energía nuclear y química han hecho posible la existencia de ecosistemas exóticos, que han evolucionado en un aislamiento casi absoluto.*

APÉNDICE A

Desarrollo de la Zoología

Existen ciertos descubrimientos clave que han impulsado el estudio de la Zoología. Este apéndice presenta algunos de los hitos más importantes en el desarrollo de la Biología, así como personas cuyos nombres se encuentran normalmente asociados con éstos. Es muy difícil apreciar el desarrollo histórico de cualquier dominio científico. A menudo, un investigador se atribuye el mérito de un importante descubrimiento, cuando muchos otros deberían participar del éxito. Nadie posee el monopolio de las ideas; los avances científicos se producen como resultado del trabajo de muchas mentes. De manera especial en los últimos años, los descubrimientos importantes se deben al esfuerzo de equipos de investigadores. Además, debido a que el conocimiento de una materia aumenta durante un cierto período de tiempo, es a menudo difícil decidir en qué año se llevó a cabo el «descubrimiento».

En este resumen el estudiante debe ser capaz de captar las relaciones que existen entre un descubrimiento y otro, ya que éstos no son hechos aislados, como puede parecer a veces. Suele resultar patente que los descubrimientos importantes en una determinada rama de la Biología tienden a agruparse cronológicamente, debido a que el interés de los biólogos investigadores ha predominado sobre ese campo concreto en esa época.

El lector podrá localizar descubrimientos importantes en una determinada área sin tener que leer la lista completa. Esto se puede conseguir fácilmente usando la siguiente relación de símbolos. Sin embargo, cualquier sistema de clasificación tiene ciertas limitaciones. Muchos descubrimientos básicos no se pueden encasillar fácilmente, ya que afectan a diversas áreas. La lista de categorías debe ser corta para no ser engorrosa, pero, a pesar de todo, esperamos que la clasificación sea útil.

- Taxonomía, sistemática y ciencias ambientales (etología, ecología y similares).
- Anatomía y fisiología a nivel de órganos y tejidos.
- △ Biología celular.
- * Biología del desarrollo.
- ‡ Genética.
- × Evolución y paleontología.
- † De especial importancia médica.

ORÍGENES DE LOS CONCEPTOS BÁSICOS Y DE LOS DESCUBRIMIENTOS FUNDAMENTALES EN ZOOLOGÍA

○ **Alrededor de 450-370 a.C.:** *Hipócrates. Se establece por primera vez la tradición biomédica.*

El médico griego desarrolló una parte muy extensa del conocimiento fisiológico y anatómico que fue la base del resurgir de la investigación en anatomía y fisiología en el Renacimiento. Es recordado como el «Padre de la Medicina» a quien se debe el código ético médico utilizado ahora como un juramento para los principiantes en la práctica médica.

384-322 a.C.: *Aristóteles. Nacimiento de la Zoología como ciencia.*

Aunque este zoólogo pionero y filósofo no se puede valorar según criterios modernos, difícilmente encontraremos entre las grandes áreas de la Zoología una a la que no haya aportado algo. Sin embargo, Aristóteles fue más un filósofo y poeta que un científico y muchos de sus escritos biológicos están plagados de opiniones erróneas.

○ **130-200 d. C.:** *Galeno. Desarrollo de la anatomía y la fisiología.*

Este investigador romano ha gozado de consideración por su claro concepto del método científico y ha sido censurado por transmitir ciertos errores evidentes que han persistido durante siglos. Su influencia fue tan grande que, siglos des-

pués de su época, los estudiosos le consideraban la autoridad decisiva en cuestiones de anatomía y fisiología.

1347: *Guillermo de Occam. La «cuchilla» de Occam.*

Este principio científico ha recibido su nombre porque supone que elimina hipótesis innecesarias e irrelevantes en la explicación de un fenómeno. La esencia del principio es que la hipótesis que menos supuestos requiere y la más consistente con los datos obtenidos es la más probable.

○ **1543:** *Vesalio, Andrés. Primera interpretación moderna de estructuras anatómicas.*

Con su claro concepto de las estructuras fundamentales, Vesalio anuncia el nacimiento de la investigación biológica moderna. Muchos aspectos de su interpretación de la anatomía empiezan ahora a ser apreciados.

○ **1616-1628:** *Harvey, William. Primera descripción precisa de la circulación sanguínea.*

La clásica demostración de Harvey de la circulación sanguínea fue el experimento clave que condujo a la fundación de la fisiología moderna. Desarrolló sólidamente procesos en términos físicos, despejó muchas de las interpretaciones místicas, y proporcionó un esperanzador comienzo a la fisiología experimental.

○ **1627:** *Aselli, G. Primera descripción de los vasos quilíferos.*

Este hallazgo, contemporáneo de los grandes trabajos de Harvey, complementó el descubrimiento de la circulación.

○ **1649:** *Descartes, René. Concepto primario de la acción refleja.*

Descartes postuló que los impulsos originados en los receptores corporales eran transportados al sistema nervioso central, donde activaban músculos y glándulas, a lo que él llamó «reflexión».

* **1651:** *Harvey, William. Aforismo de Harvey: Omne vivum ex ovo (todo lo que vive procede de un huevo).*

Aunque el trabajo de Harvey como embriólogo queda velado ante su descubrimiento de la circulación sanguínea, su *De Generatione Animalium*, publicada en 1651, contiene muchas observaciones cabales de procesos embrionarios.

○ **1652:** *Bartholin, Thomas. Descubrimiento del sistema linfático.*

En esta investigación se determinó la importancia del conducto torácico en su relación con la circulación sanguínea.

○ **1658:** *Swammerdam, Jan. Descripción de los glóbulos rojos.*

Este descubrimiento, junto con las observaciones de Swammerdam sobre válvulas del sistema linfático y las alteraciones producidas en los músculos durante la contracción, representó los primeros avances en el estudio microscópico de estructuras corporales.

○ **1661:** *Malpighi, Marcello. Descubrimiento de la circulación capilar.*

Al describir los capilares del pulmón de una rana, Malpighi pudo completar el esquema de la circulación sanguínea. Harvey nunca vio capilares y, por ello, nunca los incluyó en sus trabajos.

△ **1665:** *Hooke, Robert. Descubrimiento de la célula.*

Las investigaciones de Hooke se llevaron a cabo con corcho, y el término «célula» se ajusta a este material mucho mejor que a las células animales, pero por tradición se mantiene dicha denominación.

△ **1672:** *de Graaf, R. Descripción de los folículos ováricos.*

El nombre «de Graaf» se aplica al folículo ovárico, pero él creyó que los folículos eran el verdadero óvulo, error más tarde corregido por von Baer.

△□ **1675-1680:** *van Leeuwenhoek, Anthony. Descubrimiento de los protozoos.*

Los descubrimientos de este excéntrico microscopista holandés revelaron un nuevo mundo dentro de la biología.

□ **1693:** *Ray, J. Concepto de especie.*

Aunque el trabajo de Ray sobre clasificación quedó más tarde empalidecido frente a Linneo, Ray fue, realmente el primero en aplicar el concepto de especie a una clase particular de organismos y en señalar las variaciones que existen entre los miembros de una especie.

○ **1733:** *Hales, Stephen. Primera medida de la presión sanguínea.*

Este hecho constituyó una prueba de que los procesos corporales se pueden

estudiar cuantitativamente más de un siglo después del transcendental descubrimiento de Harvey.

* **1745:** *Bonnet, Charles. Descubrimiento de la partenogénesis natural.*

Aunque bastante raro en la naturaleza, este fenómeno ha proporcionado mucha información sobre la meiosis y otros problemas citológicos.

□ **1758:** *Linneo, Carolus. Desarrollo del sistema de nomenclatura binominal en taxonomía.*

Tan importante es este trabajo en taxonomía, que 1758 se considera como punto de partida en la aplicación coherente de los nombres genéricos y específicos de los animales. Junto con el valor de su sistema binominal, Linneo legó a los taxónomos un inapreciable modelo de trabajo, de concisión y claridad nunca superadas.

* **1759:** *Wolff, Kaspar F. Teoría embriológica de la epigénesis.*

Este embriólogo, el más grande antes de von Baer, contribuyó a derrocar la teoría de la preformación, entonces en boga, y, a pesar de algunos errores, sentó las bases para la moderna interpretación de la embriología.

○ **1760:** *Hunter, John. Desarrollo de investigaciones sobre anatomía animal comparada.*

Este enérgico anatomista del siglo XVIII impulsó poderosamente no sólo las observaciones anatómicas, sino también el establecimiento de museos de historia natural.

□ **1763:** *Adanson, M. Concepto de taxonomía empírica.*

Este botánico propuso un esquema de clasificación que agrupaba individuos en taxones, de acuerdo con caracteres compartidos. Una especie debería tener el máximo número de estos caracteres según este esquema. El concepto ha sido resucitado recientemente por representantes de la taxonomía numérica moderna. Ignora el valor de los conceptos evolutivos, por lo que ha sido fuertemente criticado.

‡ **1763:** *Kölreuter, J.G. Descubrimiento de la herencia cuantitativa (genes múltiples).*

Kölreuter, pionero en la hibridación de plantas, encontró que ciertas plantas híbridas poseían caracteres más o menos intermedios con respecto a los parentales en la generación F_1 pero en la F_2 apa-

recían gradaciones de un extremo a otro. No se consiguió una explicación hasta el descubrimiento de las leyes de Mendel.

□ **1768-1779:** *Cook, James. Influencia de la exploración geográfica en el desarrollo de la biología.*

Este famoso marino hizo posible un aumento de conocimientos biológicos, gracias a los expertos naturalistas de los que se hizo acompañar en sus viajes de exploración.

△ **1772:** *Priestley, J. y J. Ingenbousz. Concepto de fotosíntesis.*

Estos investigadores fueron los primeros en apuntar algunos de los aspectos principales de este importante fenómeno, como el uso de la energía lumínica para convertir dióxido de carbono y agua en oxígeno desprendido y carbono retenido.

△ **1774:** *Priestley, J. Descubrimiento del oxígeno.*

El descubrimiento de este elemento es de gran interés biológico, ya que contribuyó a determinar la naturaleza de la oxidación y el papel exacto de la respiración en los organismos.

△ **1778:** *Lavoisier, Antoine L. Demostración de la naturaleza de la respiración animal.*

Los cuidadosos estudios cuantitativos sobre los intercambios producidos en la respiración llevados a cabo por este gran investigador dieron un gran impulso a la interpretación química de los procesos vitales. Su trabajo también significó la caída final de la mística hipótesis del flogisto, que había imperado durante mucho tiempo.

□ **1781:** *Abildgaard, P. Primer ciclo vital experimental de una tenia.*

Los ciclos vitales de los parásitos pueden ser muy complicados, afectando a varios hospedadores. El hecho de que un parásito pudiera requerir más de un hospedador supuso un concepto revolucionario en la época de Abildgaard y fue acogido con escepticismo hasta el trabajo de Küchenmeister, más de 60 años después.

× **1791:** *Smith, William. Correlación entre fósiles y estratos geológicos.*

Al observar que cierto tipo de fósiles eran peculiares de determinados estratos, Smith fue capaz de elaborar un método de estimación de la edad geológica. Así sentó las bases de la geología estratigráfica.

○ **1792:** *Galvani, L. Electricidad animal.*

La fuerte controversia entre Galvani y Volta sobre la contracción de las patas de la rana condujo a una intensa investigación de métodos precisos para medir los diversos fenómenos eléctricos de los animales.

× **1796:** *Cuvier, Georges. Desarrollo de la paleontología de los vertebrados.*

Cuvier comparó la estructura de formas fósiles y actuales y llegó a la conclusión de que ha habido una sucesión de organismos que se han extinguido y han sido reemplazados por otros nuevos. Para explicar esta extinción, Cuvier utilizó la teoría del catastrofismo, o extinción simultánea de poblaciones animales por cataclismos naturales.

× **1801:** *de Lamarck, J.B. Concepto evolutivo de ventaja y desventaja.*

De Lamarck dio la primera expresión concisa de una hipótesis para explicar la evolución orgánica. Suponía que los caracteres adquiridos eran hereditarios; los evolucionistas modernos han refutado esta parte de la hipótesis.

○ **1802:** *Young, T. Hipótesis de la visión en color tricrómica.*

La hipótesis de Young sugirió que la retina contenía tres clases de sustancias sensibles a la luz, cada una de las cuales poseía sensibilidad máxima en una región diferente del espectro y que eran transmitidas al cerebro por separado. Las tres sustancias combinadas producían los colores del entorno. Los tres pigmentos están localizados en tres clases de conos. La explicación de Young ha sido modificada en algunos detalles por otros investigadores.

○ **1811:** *Bell, C. y F. Magendie. Descubrimiento de las funciones de las raíces dorsal y ventral de los nervios espinales.*

Este descubrimiento fue el punto de partida para una investigación anatómica y funcional del sistema más complejo del organismo.

* **1817:** *Pander, C.H. Primera descripción de las tres hojas embrionarias.*

La descripción de las tres hojas embrionarias se realizó primero en el pollo y más tarde el concepto fue ampliado por von Baer hasta incluir todos los vertebrados.

* **1827:** *von Baer, Karl. Descubrimiento del óvulo de los mamíferos.*

Los diminutos óvulos de los mamíferos escaparon a los ojos de de Graaf, pero von Baer situó la reproducción de los mamíferos en línea con la de otros animales al detectar los óvulos y su verdadera relación con los folículos.

△ **1828:** *Brown, Robert. Primera descripción del movimiento browniano.*

Este interesante fenómeno es característico de la materia viva y arroja alguna luz sobre la estructura de las células.

□ **1828:** *Thompson, J.V. Naturaleza del plancton.*

Las colecciones de Thompson de estas pequeñas formas recogidas mediante una red remolcada, junto con la publicación de sus descripciones, son los primeros datos de la vasta comunidad de animales planctónicos. También fue el primero en establecer la verdadera naturaleza de los percebes.

△ **1828:** *Wöhler, F. Primera síntesis de un compuesto orgánico.*

Wöhler tuvo éxito al sintetizar urea (compuesto producido por el organismo) a partir de una sustancia inorgánica: cianato amónico, según la reacción: $\text{NH}_4\text{OCN} \rightarrow \text{NH}_2\text{CONH}_2$. Esta producción sintética de una sustancia orgánica fue el estímulo que condujo a la preparación de miles de compuestos por otros investigadores.

*× **1830:** *von Baer, Karl. Formulación de la ley biogenética.*

La concepción de von Baer de esta ley fue conservadora y sus implicaciones más resonantes que las de muchos otros biólogos (Haeckel, por ejemplo). Von Baer estableció que los embriones de formas evolucionadas y primitivas se parecían entre sí cuanto más pronto se hacía la comparación en su desarrollo y no que los embriones de formas evolucionadas eran semejantes a los adultos de formas primitivas.

× **1830:** *Lyell, C. Concepto moderno de geología.*

La influencia de este concepto no sólo acabó con la teoría de los cataclismos sino que también dio una interpretación lógica a la vida fósil y a la correlación entre la formación de los estratos rocosos y la vida animal que existía en el tiempo en el que se produjeron estas formaciones.

△ **1831:** *Brown, Robert. Primera descripción del núcleo celular.*

Otros habían visto núcleos previamente, pero Brown fue el primero en

nombrar la estructura y en considerar al núcleo como un fenómeno general. Esta descripción fue un importante prelude para la formulación de la teoría celular, varios años más tarde, de manera que Schleiden tuvo que reconocer la importancia del núcleo en el desarrollo del concepto celular.

○ **1833:** *Hall, Marshall. Concepto de acto reflejo.*

Hall describió el método por el cual un estímulo puede producir una respuesta independientemente de la voluntad y acuñó el término «acto reflejo». Hubo que esperar al comienzo de los trabajos relevantes de Sir Charles Sherrington, en el siglo XIX, para explicar gran parte de la compleja naturaleza de los reflejos.

†○ **1835:** *Bassi, Agostino. Primera descripción de un organismo como agente infeccioso.*

El descubrimiento de Bassi de que cierta enfermedad de los gusanos de seda estaba causada por un pequeño hongo representó el comienzo de la teoría microbiana de las enfermedades, como probaron posteriormente Pasteur y otros investigadores.

△ **1835:** *Dujardin, Felix. Descripción de la materia viva (protoplasma).*

Dujardin asoció la sustancia gelatinosa que encontró en los protozoos, a la que llamó «sarcoda» con el proceso vital. Esta sustancia se denominó más tarde «protoplasma», pero la idea de sarcoda se puede considerar como un hito importante en el desarrollo del concepto de protoplasma.

†○ **1835:** *Owen, Richard. Descubrimiento de Trichinella.*

A este polifacético investigador se le recuerda principalmente por sus trabajos sobre anatomía, pero su descubrimiento de este parásito, muy común en el hombre, constituye un hecho culminante en la historia de la parasitología.

△○ **1838:** *von Liebig, Justus. Nacimiento de la bioquímica.*

La idea de que la actividad vital se puede explicar en términos físico-químicos constituyó un concepto importante para los investigadores que estudiaban la naturaleza de la vida.

△ **1838-1839:** *Schleiden, M.J. y T. Schwann. Formulación de la teoría celular.*

La doctrina celular, cuya idea básica es que tanto plantas como animales están

constituidos por unidades similares, representa uno de los mayores hitos en el progreso biológico. Muchos biólogos consideran que el trabajo de Schleiden y Schwann ha sido ensalzado por encima de lo que se merece si consideramos lo que otros han hecho en pro del desarrollo del concepto celular. R. Dutrochet (1824) y H. von Mohl (1831) describieron todos los tejidos como constituidos por células.

△ **1838**: Mulder, G. J. *Concepto de la naturaleza de las proteínas.*

Mulder propuso el nombre «proteína» para los constituyentes básicos de la materia protoplasmática.

△ **1839-1846**: Purkinje, J.E. y Hugo von Mohl. *Concepto establecido de protoplasma.*

Purkinje propuso el nombre de «protoplasma» para la materia viva y von Mohl realizó trabajos extensos sobre ella, pero habría que esperar a Max Schultze (1861) para obtener un concepto claro de las relaciones célula-protoplasma y su universalidad en todos los organismos.

□ **1839**: Verhulst, P.F. *Teoría logística del crecimiento de las poblaciones.*

De acuerdo con esta teoría, las poblaciones de animales tiene una tasa de crecimiento inicial lenta que aumenta gradualmente hasta alcanzar un máximo, disminuyendo entonces hasta un estado de equilibrio. Relacionando gráficamente el logaritmo del total de individuos con el tiempo, aparece una curva en forma de S, similar para todas las poblaciones.

□○ **1840**: von Liebig, J. y F.F. Blackman. *Ley de los requerimientos mínimos.*

Von Liebig interpretó el crecimiento de las plantas como dependiente de sustancias esenciales presentes en cantidades mínimas; algunas sustancias, incluso en cantidades ínfimas, son absolutamente necesarias para un crecimiento normal. Más tarde, Blackman descubrió que la tasa de fotosíntesis está restringida por el factor que actúa a intensidad limitante (por ejemplo, luz o temperatura). El concepto ha sido modificado en varios sentidos desde que fue formulado. Ahora conocemos que la interacción entre los factores juega también un papel importante.

○ **1840**: Müller, J. *Teoría de las energías nerviosas específicas.*

Esta teoría establece que la clase de sensación experimentada depende de la

naturaleza del órgano sensitivo al cual esté conectado el nervio estimulado. Por ejemplo, el nervio óptico transmite la impresión de visión, sea cual sea cómo se estimule.

○ **1842**: Bowman, William. *Estructura histológica de la nefrona (unidad renal).*

La descripción precisa de Bowman proporcionó a los fisiólogos la oportunidad de abordar el problema de cómo el riñón separa los desechos de la sangre.

* **1842**: Steenstrup, Johann J.S. *Descripción de la alternancia de generaciones.*

La metagénesis o alternancia de reproducción sexual y asexual en el ciclo vital existe en muchos animales y plantas. El concepto ya había sido introducido anteriormente por L.A. de Chamisso (1819).

× **1843**: Owen, Richard. *Conceptos de homología y analogía.*

La homología, como se entiende hoy, implica identidad de origen embrionario y desarrollo, mientras que la analogía significa semejanza entre dos órganos en cuanto a su funcionamiento. El concepto de homología de Owen se refería simplemente al mismo órgano en diferentes animales, bajo todas las variedades de forma y función.

○ **1844**: Ludwig, C. *Teoría de la excreción renal por filtración.*

Al mismo tiempo que Bowman describió el corpúsculo renal, Ludwig demostró que éste funcionaba como un filtro pasivo y que el filtrado que pasa a través de él desde la sangre transporta los productos de desecho a los túbulos urinarios, donde son concentrados por reabsorción del agua a medida que el filtrado desciende por dichos túbulos. Otros investigadores, Cushney, Starling y Richards, confirmaron y ampliaron estas observaciones.

○△ **1845**: von Helmholtz, H. Y.J.R. von Mayer. *Formulación de la ley de la conservación de la energía.*

Este hito del pensamiento humano muestra que en todo sistema, viviente o no, la capacidad de producir trabajo mecánico siempre tiende a disminuir a menos que se suministre energía desde el exterior. La investigación fisiológica pudo entonces avanzar en la hipótesis de que el organismo viviente es una máquina de energía que obedece las leyes energéticas.

‡ **1848**: Hofmeister, W. *Descubrimiento de los cromosomas.*

Este investigador describió corpúsculos, más tarde conocidos como cromosomas, en el núcleo de la célula madre de polen (*Tradescantia*). Schneider posteriormente estudió estos elementos en 1873 y Waldeyer les dio nombre en 1888.

□ **1848**: von Siebold, Carl T.E. *Establecimiento de la posición de los protozoos.*

Von Siebold puso de relieve la naturaleza unicelular de los protozoos, incluyéndolos dentro de la recientemente desarrollada teoría celular y considerándolos como filo básico del Reino Animal.

○ **1851**: Bernard, Claude. *Descubrimiento del sistema vasomotor.*

Bernard explicó cómo la cantidad de sangre distribuida por las pequeñas arteriolas a los diversos tejidos está regulada por nervios vasomotores del sistema nervioso simpático, según demostró en la oreja de un conejo blanco.

* **1851**: Waller, A.V. *Importancia del núcleo en la regeneración.*

Cuando se cortan fibras nerviosas, las partes periféricas de dichas fibras degeneran de forma característica. Esta degeneración walleriana permite seguir el curso de las fibras a través del sistema nervioso. En el proceso de regeneración el cuerpo de la neurona (con su núcleo) es necesario para el crecimiento de la fibra a partir del segmento proximal.

○ **1852**: von Helmholtz, Herman. *Determinación del valor del impulso nervioso.*

Este acontecimiento en la fisiología nerviosa fue una prueba de que el fenómeno de la actividad nerviosa se podía medir experimentalmente y expresar de forma numérica.

○△ **1852**: von Kölliker, Albrecht. *Nacimiento de la histología como ciencia.*

Este gran investigador describió muy perspicazmente muchas estructuras histológicas comenzando por la publicación del primer texto de histología (*Handbuch der Gewebelehre*).

○ **1852**: Stannius, H.F. *Experimento de Stannius en el corazón.*

Produciendo una constricción mediante una ligadura entre el seno aurículo-ventricular, Stannius fue capaz de demostrar que los tejidos musculares de las aurículas y los ventrículos poseen ritmos independientes y espontáneos. Sus observaciones también indicaron que el seno marca el ritmo del latido cardíaco.

†□ **1852:** *Küchenmeister, G.F.H. Relación entre cisticercos y tenias adultas.*

Esta fue la primera prueba de que los cisticercos constituyen las formas larvarias de las tenias adultas, a lo que rápidamente siguieron numerosos estudios sobre los ciclos vitales de los cestodos.

* **1854:** *Newport, G. Descubrimiento de la entrada de un espermatozoide en un óvulo de rana.*

Este fue un avance significativo en la embriología celular que, sin embargo, no alcanzó todo su significado hasta que se formuló el concepto de fecundación como la unión de los pronúcleos, aproximadamente 20 años más tarde (Hertwig, 1875).

†○ **1855:** *Addison, T. Descubrimiento de las enfermedades adrenales.*

La importancia de las glándulas adrenales en el mantenimiento de las funciones normales del organismo se puso de manifiesto cuando Addison describió un síndrome de desórdenes generales asociado a la patología de estas glándulas.

× **1856:** *Descubrimiento del homínido fósil de Neanderthal (Homo sapiens).*

Se han descubierto muchos fósiles de este tipo de homínido fósil (Europa, Asia, África) desde que se encontró el primero de ellos cerca de Düsseldorf, Alemania. Perteneció a la cultura musterense (100 000 a 40 000 años atrás) y, aunque de pequeña estatura, su capacidad craneana era tan grande o más que la de los humanos actuales.

○ **1857:** *Bernard, Claude. Descubrimiento de la formación de glucógeno en el hígado.*

La demostración de Bernard de que el hígado sintetiza glucógeno a partir de sustancias aportadas por la sangre probó que el organismo puede producir sustancias complejas, así como degradarlas.

□ **1858:** *Sclater, P.L. Distribución de los animales según regiones zoológicas.*

Este fue el primer intento serio de estudiar la distribución geográfica de los organismos, que eventualmente condujo a la Zoogeografía actual. A.R. Wallace orientó sus trabajos según directrices parecidas.

*△ **1858:** *Virchow, Rudolf. Aforismo de Virchow: Omnis cellula e cellula (toda célula proviene de otra célula).*

△ **1858:** *Virchow, Rudolf. Formulación del concepto de enfermedad desde el punto de vista de la estructura celular.*

Virchow sentó las bases de la patología moderna al dar importancia al papel de la célula en el tejido enfermo.

× **1859:** *Darwin, Charles. Concepto de la selección natural como factor de la evolución.*

Aunque Darwin no formuló el concepto de evolución orgánica, nadie ha influido más en el desarrollo del pensamiento evolutivo. La publicación del *Origen de las Especies* representa el mayor hito individual en la historia de la biología.

○ **1860:** *Bernard, Claude. Concepto de la estabilidad del medio interno (homeostasis).*

Bernard estableció que existen mecanismos en los organismos que tienden a mantener las condiciones internas entre límites relativamente estrechos con independencia de cambios exteriores, con lo que enunció una de las generalizaciones más valiosas de la fisiología.

* **1860:** *Pasteur, Louis. Aforismo de Pasteur: Omne vivum e vivo (todo ser vivo proviene de otro ser vivo).*

* **1860:** *Pasteur, Louis. Refutación de la generación espontánea.*

El experimento de Pasteur con el frasco abierto en forma de S probó, concluyentemente, que la fermentación y la putrefacción son obra de los microorganismos, lo que puso fin a la larga controversia sobre la generación espontánea.

□ **1860:** *Wallace, A.R. La frontera faunística de Wallace.*

Tal como propuso originalmente Wallace, existía una frontera definida («línea de Wallace») entre las regiones faunísticas oriental y australiana de manera que, trazando una línea a través de ciertas islas del archipiélago malayo, por el estrecho de Makassar entre Borneo y las Célebes, y entre las Filipinas y las islas Sanghir, se separaban dos regiones zoológicas distintas y contrastadas. En un lado predominaban formas australianas; en el otro las formas orientales. Zoogeógrafos posteriores han puesto en duda la validez de esta división basándose en un conocimiento más profundo de la fauna de ambas regiones.

△ **1861:** *Graham, Thomas. Estados coloidales de la materia.*

Este trabajo sobre las soluciones coloidales ha resultado ser uno de los descubrimientos más fructíferos en el terreno de los sistemas protoplásmicos.

□ **1862:** *Bates, H.W. Concepto de mimetismo.*

El mimetismo consiste en el parecido ventajoso de una especie con otra para su protección frente a los depredadores. Implica a especies comestibles o de sabor agradable que imitan a especies peligrosas o de mal sabor, que emplean una coloración o diseño de aviso ante enemigos potenciales.

□ **1864:** *Haeckel, Ernst. Clasificación zoológica moderna.*

Los aspectos generales de la clasificación zoológica, tal como se conocen en la actualidad, fueron perfilados por Haeckel y otros, especialmente R.R. Lankester, a finales del siglo XIX. B. Hatschek fue otro de los zoólogos que proporcionó prestigio al nuevo esquema, el cual se somete a revisión continua. Otros esquemas de clasificación de principios del siglo XIX contribuyeron a resolver el difícil problema de la clasificación, como son los de Cuvier, de Lamarck, Leuckart, Ehrenberg, Vogt, Gegenbauer y Schimkevitch.

△ **1864:** *Schultze, Max. Puentes protoplásmicos intercelulares.*

La conexión entre dos células por medio de puentes protoplásmicos se ha demostrado tanto en plantas como en animales. Técnicas modernas, como la microscopía electrónica, han probado que muchas células se comunican entre sí por medio de uniones estrechas, las cuales poseen canales que permiten el paso de moléculas de hasta 1000 daltons de peso molecular.

‡ **1866:** *Haeckel, Ernst. Control nuclear de la herencia.*

En el momento en que fue formulada esta hipótesis no existía prueba alguna que apoyara el hecho de que el núcleo es portador de la información hereditaria.

□ **1866:** *Kovalevski, A. Posición taxonómica de los tunicados.*

El gran embriólogo ruso puso de manifiesto la semejanza que existe entre el anfibio y las larvas de los tunicados en los primeros estados del desarrollo y cómo estos últimos se pueden considerar como una rama del filo de los Cordados.

‡ **1866:** *Mendel, Gregor. Formulación de las dos primeras leyes de la herencia.*

La primera expresión clara y concisa de la herencia biológica hizo posible ana-

lizar los patrones hereditarios con precisión matemática. Redescubierto en 1900, su trabajo confirmó los datos experimentales que los genetistas estaban obteniendo en esos momentos. Desde entonces la genética mendeliana se considera como la piedra angular de las investigaciones sobre la herencia.

○ **1866:** *Schultze, Max. Estudio histológico de la retina.*

Schultze descubrió que la retina contiene dos tipos de células visuales —conos y bastones—, lo que contribuyó a explicar las diferencias fisiológicas entre la visión a altas y bajas intensidades lumínicas.

×* **1867:** *Kovalevski, A. Capas embrionarias de los invertebrados.*

Este investigador extendió a los invertebrados el concepto de capas embrionarias establecido por Pander y von Baer. Encontró que las mismas tres capas germinales se formaban de igual manera que en los vertebrados con lo cual se estableció una unidad embriológica para todo el Reino Animal.

○ **1869:** *Langerhans, P. Descubrimiento de los islotes celulares del páncreas.*

Estos islotes primeramente se encontraron en el conejo, y desde su descubrimiento ha sido uno de los tejidos más investigados en los animales. La hipótesis de que surgieran como transformación de las células de los acinos del páncreas ha dado lugar a pensar que se han originado a partir de túbulos embrionarios del conducto pancreático.

△ **1869:** *Miescher, F. Aislamiento de nucleoproteínas.*

Miescher demostró a partir de un producto patológico, las células del pus, que en su núcleo existían ciertas sustancias ricas en fósforo, los ácidos nucleicos, los cuales se encuentran unidos a proteínas para formar nucleoproteínas. Recientemente estas moléculas complejas han sido objeto de importantes investigaciones bioquímicas sobre las propiedades químicas de los genes, con las consiguientes implicaciones de un mejor conocimiento del crecimiento, la herencia y la evolución.

□ **1871:** *Quetelet, Lambert A. Fundación de la biometría.*

Se denomina Biometría a la aplicación de la Estadística a los problemas biológicos. Trabajando en la curva de distribución

de la altura de soldados, Quetelet enseñó a los biólogos cómo el estudio sistemático de las relaciones entre datos numéricos puede convertirse en un poderoso instrumento para el análisis de los datos en evolución genética y otras áreas biológicas.

□ **1872-1876:** *Expedición del Challenger.*

Con esta expedición no solamente se estableció la ciencia de la Oceanografía, sino que también se recogió una gran cantidad de material que amplió enormemente el conocimiento de la variedad de formas de vida animal.

□ **1872:** *Dohrn, Anton. Fundación de la Estación Biológica de Nápoles.*

El establecimiento de este famoso centro marcó el comienzo de las grandes estaciones biológicas, y rápidamente alcanzó importancia internacional como centro de investigación biológica.

○ **1872:** *Ludwig, C. y E.F.W. Pflüger. Intercambio gaseoso en la sangre.*

Mediante la bomba sanguínea de mercurio estos investigadores separaron los gases de la sangre, con lo que aclararon la duda del intercambio gaseoso y la localización del lugar donde se produce la oxidación (en los tejidos).

×□ **1874:** *Haeckel, Ernst H. Posición taxonómica del filo Cordados.*

El gran evolucionista alemán basó muchas de sus conclusiones en el trabajo del embriólogo ruso Kovalevski, el cual, en 1886, puso de manifiesto que los tunicados y el anfibio poseen afinidades con los vertebrados.

× **1874:** *Haeckel, Ernst H. Hipótesis de la gástrica de los metazoos ancestrales.*

De acuerdo con esta hipótesis, el antecesor hipotético de todos los metazoos estaba formado por dos capas (ectodermo y mesodermo) de forma similar al estado de gástrula del desarrollo embrionario, mediante el cual surgiría el endodermo como una invaginación de la blástula. Según esto, el estado diblástico de la ontogenia ha sido considerado como la repetición de esta forma ancestral. Este concepto, si bien en una forma modificada, ha tenido amplia aceptación.

×* **1875:** *Hertwig, Oskar. Concepto de la fecundación como la conjugación de dos células sexuales.*

La fusión de los pronúcleos de los dos gametos en el proceso de la fecundación allanó el camino al concepto de que el núcleo contiene el material hereditario,

y que los factores materno y paterno se transmiten juntos en el cigoto.

△ **1875:** *Strasburger, Eduard. Descripción de la división celular mitótica.*

La minuciosa descripción que realizó Strasburger de los procesos de la división celular en las plantas representa un trabajo pionero en el rápido desarrollo de la citología a finales del siglo XIX.

△ **1876:** *Pasteur, Louis. Efecto Pasteur.*

En sus estudios de los procesos de fermentación en la fabricación de vino, Pasteur descubrió que las células consumían mucha más glucosa y producían mucho más ácido láctico en ausencia de oxígeno que en su presencia. Ahora se conoce que este efecto se produce en muchos tipos diferentes de células y que es consecuencia del bajo nivel energético de la glicolisis, comparada con la fosforilación oxidativa.

○ **1877:** *Pfeffer, Wilhelm. Concepto de ósmosis y presión osmótica.*

Los experimentos de Pfeffer sobre la presión osmótica y su determinación a diferentes concentraciones contribuyeron a la comprensión de un fenómeno general en todos los organismos.

○ **1878:** *Balfour, Francis M. Relación entre la médula adrenal y el sistema nervioso simpático.*

Al probar que la médula adrenal tiene el mismo origen que el sistema nervioso, Balfour cimentó el concepto de la semejanza entre la acción de la epinefrina y la medición nerviosa simpática.

○△ **1878:** *Kühne, Willy. Naturaleza de las enzimas.*

El estudio de la acción de los catalizadores químicos se ha incrementado con los avances biológicos y hoy representa uno de los aspectos más importantes de la Bioquímica.

△ **1879:** *Flemming, Walther. Descripción y denominación de la cromatina.*

Flemming participó junto a unos pocos (especialmente Strasburger, 1875) en la descripción de los detalles de la división celular mitótica y denominó **cromatina** (coloreada) a la parte del núcleo que se tiñe fuertemente y de la cual se forman los cromosomas.

* **1879:** *Fol, Hermann. Descripción de la penetración del espermatozoide en el óvulo.*

Fol fue el primero en describir una estructura en forma de cono, sobresa-

liendo al exterior desde el óvulo para recibir al espermatozoide. Compárese con la reacción acrosómica de Dan (1945).

△ **1879:** Kossel, Albrecht. *Aislamiento de nucleoproteínas*.

Las nucleoproteínas se aislaron a partir de las cabezas de los espermatozoides de peces; éstas constituyen la mayor parte de la cromatina. Son combinaciones de proteínas con ácidos nucleicos y su investigación fue una de las primeras sobre un tema que interesa aún hoy a los bioquímicos.

Premio Nobel (1910).

† **1880:** Laveran, C.L.A. *Los protozoos como agentes patógenos*.

Este investigador francés fue el primero en demostrar que el organismo causante de la malaria es un protozoo. Este descubrimiento condujo a otros investigadores a revelar el papel de los protozoos como causantes de afecciones como la enfermedad del sueño y el kala-azar. Habría que esperar hasta Sir Ronald Ross para descubrir el papel de los mosquitos en la transmisión de la malaria.

Premio Nobel (1907).

○ **1880:** Ringer, S. *Influencia de los iones sanguíneos en la contracción cardíaca*.

El trabajo pionero de este investigador determinó los iones inorgánicos necesarios para la contracción del corazón de la rana e hizo posible una valoración del metabolismo cardíaco y de la renovación de los líquidos corporales.

△ **1882:** Flemming, Walther. *Primer recuento preciso de los filamentos nucleares (cromosomas)*.

△ **1882:** Flemming, Walther. *Denominación de mitosis y espirema*.

†△ **1882:** Metchnikoff, Elie. *Papel de la fagocitosis en la inmunidad*.

La teoría de que los microorganismos son ingeridos y destruidos por ciertos corpúsculos blancos (fagocitos) junto con la teoría de los cuerpos químicos (anticuerpos) constituye la principal explicación para la inmunidad natural del organismo. Metchnikoff fue el primero en estudiar la fagocitosis en células de estrella de mar y pulgas de agua (*Daphnia*).

Premio Nobel (1908).

△ **1882:** Strasburger, Eduard. *Denominación de citoplasma y nucleoplasma*.

○ **1882-1924:** El «Albatross» de la Comisión Pesquera.

El *Albatross*, bajo la dirección de la Comisión Pesquera de los EE.UU., sólo fue superado por el *Challenger* en impulsar el conocimiento científico sobre la Oceanografía.

○△ **1883:** Golgi, Camillo y S. Ramón y Cajal. *Técnicas del nitrato de plata para elementos nerviosos*.

El desarrollo y perfeccionamiento de esta técnica proporcionó una visión completamente nueva de las intrincadas relaciones de las neuronas. Las modificaciones de este método han supuesto la obtención de información muy valiosa sobre el orgánulo celular denominado «aparato de Golgi».

Premios Nobel (1906).

* **1883:** Hertwig, Oskar. *Origen del término «mesénquima»*.

Este tejido importante puede surgir embriológicamente de cualquiera de las tres capas embrionarias, pero lo hace preferentemente a partir del mesodermo. Se trata de una red protoplásmica cuyos espacios se encuentran ocupados por una sustancia intercelular fluida. El mesénquima da lugar a una gran variedad de tejidos y tanto sus células como la sustancia intercelular se pueden modificar variamente. Su derivado más común es el tejido conjuntivo.

†□ **1883:** Leuckart, Rudolph, y A.P. Thomas. *Ciclo vital de las duelas del hígado de la oveja*.

Este descubrimiento representa la primera vez que se completó el ciclo vital de un trematodo digenético. Trabajando independientemente, estos investigadores encontraron que el trematodo utiliza un molusco como hospedador intermediario.

‡ **1883:** Roux, Wilhelm. *Asignación de funciones hereditarias a los cromosomas*.

Esta hipótesis podía haber sido nada más que una conjetura cuando Roux la formuló, pero resultó una idea fructífera a la luz de la enorme cantidad de pruebas acumuladas desde entonces.

△ **1884:** Flemming, W., E. Strasburger, y E. Van Beneden. *Demostración de que los filamentos nucleares (cromosomas) se duplican por división longitudinal*.

Este concepto representó un gran adelanto en la comprensión del proceso de división celular indirecta.

○ **1884:** Rubner, Max. *Determinación cuantitativa del valor energético de los alimentos*.

Aunque Liebig y otros habían estimado valores calóricos de los alimentos, las investigaciones de Rubner colocaron estos datos sobre una base sólida. Gracias a su trabajo fue posible encontrar una explicación científica para el metabolismo y una base para el estudio de la nutrición comparada.

‡ **1885:** Hertwig, Oskar y E. Strasburger. *Concepto del núcleo como base de la herencia*.

El desarrollo de esta idea se verificó antes de que se redescubrieran las leyes de la herencia de Mendel en 1900, pero anticipa el importante papel del núcleo con sus cromosomas en la transmisión hereditaria.

‡ **1885:** Rabl, Karl. *Concepto de la individualidad de los cromosomas*.

Todos los citólogos admiten la idea de que los cromosomas mantienen su individualidad en todas las fases del ciclo celular, y existen muchas pruebas en favor de esta hipótesis. Sin embargo, ha sido virtualmente imposible demostrar la individualidad de los cromosomas en todas las fases.

* **1885:** Roux, Wilhelm. *Teoría del mosaico en el desarrollo*.

Al comienzo del desarrollo del huevo de rana, Roux puso de relieve que los determinantes de la diferenciación se segregan en las primeras fases de la segmentación, y que cada célula o grupo de células forman sólo ciertas partes del embrión en desarrollo (desarrollo en mosaico o desarrollo determinado). Posteriormente, otros investigadores comprobaron que, en muchas especies, blastómeros separados precozmente pueden dar lugar a embriones completos (desarrollo indeterminado).

*‡ **1885:** Weismann, August. *Formulación de la teoría del plasma germinal*.

La gran teoría de Weismann del plasma germinal destaca la idea de que hay dos tipos de protoplasma: el plasma germinal, que da lugar a las células reproductoras o gametos, y el somatoplasma, que da lugar a las demás células. Según esta teoría, el plasma germinal se continúa de generación en generación, en tanto que el somatoplasma muere en cada generación y no influye sobre el plasma germinal.

1886: Establecimiento de la Estación Biológica de Woods Hole en Massachusetts.

Esta estación, con todas sus particularidades, es el centro más importante de su tipo en el mundo. En él han estudiado la mayoría de los biólogos de América, y la estación ha atraído cada vez más a los investigadores de muchas partes del mundo. La influencia de Woods Hole sobre el progreso de Biología no puede ser desestimada.

△ **1887:** Fischer, Emil. *Estructura de las proteínas*.

La importancia de las proteínas en los sistemas biológicos ha hecho de su estudio el tema central de mucha investigación bioquímica moderna.

Premio Nobel (1902).

* **1887:** Haeckel, Ernst H. *Concepto de forma orgánica y simetría*.

La simetría se refiere a las relaciones espaciales y a las disposiciones de las partes, de modo que constituyan diseños geométricos. Aunque otros autores, antes de la época de Haeckel, habían estudiado y descrito tipos de formas animales, Haeckel estableció nuestros conceptos actuales de simetría orgánica, que reveló en su monografía sobre los radiolarios recogidos en la expedición del *Challenger*.

‡ **1889:** Hertwig, R. y E. Maupas. *Verdadera naturaleza de la conjugación en el paramecio*.

El proceso de conjugación ya había sido descrito muchas veces (incluso por van Leeuwenhoek) y se le había dado una interpretación sexual, pero estos dos investigadores mostraron los detalles de las divisiones progámicas y el intercambio mutuo de micronúcleos durante el proceso.

†○ **1889:** von Mering, J., y O. Minkowski. *Efecto de la pancreotomía*.

El experimento clásico de extirpar el páncreas estimuló la investigación que condujo al aislamiento de la hormona pancreática, la insulina, por Banting (1922).

† **1890:** Smith, Theobald. *Papel de los artrópodos en la transmisión de enfermedades*.

La transmisión del esporozoo *Babesia*, agente activo que causa la fiebre de Texas del ganado, por la garrapata *Boophilus*, representó la primera demostración del papel de un artrópodo en la transmisión de enfermedades.

* **1891:** Driesch, Hans. *Descubrimiento de la segmentación totipotente*.

El descubrimiento de que cada uno de los primeros blastómeros, si se separa de los restantes al comienzo de la segmentación de un óvulo fecundado, puede desarrollar un embrión completo, estimuló la investigación sobre el desarrollo totipotente y sobre otros tipos de desarrollo.

× **1890 - 1891:** Dubois, Eugene. *Descubrimiento del homínido fósil Pithecanthropus erectus (boy, Homo erectus)*.

Aunque no haya sido el primer fósil humano descubierto, el hombre de Java constituye uno de los primeros hombres primitivos importantes.

× **1893:** Dollo, I. *Concepto de la irreversibilidad de la evolución*.

En general, el proceso evolutivo global es unidireccional e irreversible, ya que está implicado un complejo sistema genético, aunque de vez en cuando pueden ocurrir mutaciones regresivas y variaciones restringidas.

○ **1893:** His, Wilhelm. *Anatomía y fisiología del nodo y el fascículo aurículo-ventricular*.

El tejido conductor especializado del corazón ha dado lugar a muchas investigaciones, entre las cuales las de His no fueron las menos importantes, habiéndose dado su nombre al complicado sistema de ramificaciones de la superficie interna de los ventrículos.

* **1894:** Driesch, Hans. *Constancia de la potencialidad nuclear*.

El punto de vista de Driesch es que todos los núcleos de un organismo son equipotentes, pero que la actividad de los núcleos varía de acuerdo con la diferenciación de los tejidos. Algunas pruebas más recientes han puesto de manifiesto la crucial importancia del citoplasma del embrión en la determinación de la expresión del genoma nuclear.

□ **1894:** Merriam, C.H. *Concepto de zonas bióticas en Norteamérica*.

El esquema se basa en criterios de temperatura y sobre la importancia de ésta en la distribución de plantas y animales. Según su idea, los animales y las plantas se restringen en su distribución hacia el Norte por la cantidad total de calor durante la estación del crecimiento y reproducción, y hacia el Sur por la temperatura media durante la parte más calurosa del año.

†□ **1895:** Bruce, D. *Ciclo vital del protozoo parásito de la sangre (Trypanosoma)*.

La relación de este parásito con la mosca tsé-tsé y con la infección de animales salvajes y domésticos en África fue una de las primeras demostraciones del papel de los artrópodos como vectores de enfermedades.

†○ **1895:** Roentgen, W. *Descubrimiento de los rayos X*.

A este gran descubrimiento le siguió rápidamente su aplicación a la interpretación de las estructuras y procesos corporales y representó uno de los más grandes instrumentos en la investigación biológica.

Premio Nobel (1901).

× **1896:** Baldwin, J.M. *Efecto evolutivo de Baldwin*.

Se trata de la opinión de que la selección genética de los genotipos se puede canalizar en la misma dirección que las modificaciones adaptativas que primeramente no fueron hereditarias. Actualmente se sabe que la capacidad para responder a las condiciones ambientales es hereditaria por sí misma.

× **1896:** Servicio Hidrográfico Ruso. *Biología del lago Baikal*.

Este lago de Siberia tiene más de 800 km de largo y 80 de ancho y una profundidad máxima de más de kilómetro y medio (el lago más profundo del mundo). Su fauna singular es un ejemplo sorprendente de resultados evolutivos a consecuencia de un aislamiento prolongado. Casi todas las especies de ciertos grupos son endémicas (no se encuentran en ningún otro lugar). Esta fauna notable representa la supervivencia de animales antiguos de agua dulce que se han extinguido en las zonas circundantes.

○ **1897:** Abel, J.J., y A.C. Crawford. *Aislamiento de la primera hormona (epinefrina)*.

La purificación y aislamiento de uno de los principios activos de la médula adrenal condujo al descubrimiento de su naturaleza química y a su denominación por J. Takamine (1901) y a su síntesis por F. Stolz (1904).

△○ **1897:** Buchner, E. *Descubrimiento de la zimaasa*.

El descubrimiento de Buchner de que una enzima (una sustancia no viva), fabricada por las células de la levadura es responsable de la fermentación, resolvió

muchos problemas que habían desconcertado a Pasteur y otros investigadores. Hoy se sabe que la zimasa consta de una serie de enzimas.

Premio Nobel (1907).

× **1897:** *Servicio Geológico Canadiense. Fauna de dinosaurios de Alberta, Canadá.*

El descubrimiento y exploración de los yacimientos fósiles del Cretácico Superior a lo largo del río Red Deer, en Alberta, reveló uno de los yacimientos más ricos en dinosaurios.

†○ **1897:** *Eijkman, Christian. Descubrimiento de la causa de una enfermedad por carencia dietética.*

Eijkman realizó los primeros trabajos sobre las causas del beriberi, que condujeron al aislamiento de la vitamina antineurítica (tiamina). Este trabajo se puede considerar como el descubrimiento clave que se tradujo en el desarrollo del importante concepto de vitamina.

Premio Nobel (1929).

†□ **1897:** *Ross, Ronald. Ciclo vital del parásito de la malaria (Plasmodium).*

Este notable hecho constituye un gran hito en la Parasitología y la cima del trabajo de muchos investigadores sobre el problema.

Premio Nobel (1902).

△○ **1897:** *Sherrington, C.S. Concepto de sinapsis en el sistema nervioso.*

Si el sistema nervioso está compuesto por unidades discretas o neuronas deben existir conexiones funcionales entre ellas. Sherrington demostró cómo células nerviosas individuales pueden ejercer influencias integradoras sobre otras células nerviosas mediante acciones sinápticas, excitadoras o inhibitorias. El microscopio electrónico ha contribuido mucho en los últimos años al conocimiento de la estructura sináptica.

Premio Nobel (1932).

△ **1898:** *Benda, C. y C. Golgi. Descubrimiento de las mitocondrias y del aparato de Golgi.*

Estas interesantes inclusiones citoplasmáticas habían sido vistas por varios observadores antes de esa fecha, pero recibieron nombre en 1898 y fue a partir de entonces cuando comenzó su verdadero estudio. W. Flemming y R. Altmann fueron los primeros en observar las mitocondrias. El aparato de Golgi lo descubrieron V. St. George (1867) y G. Platner (1855), pero Camillo Golgi, con su méto-

do de impregnación por nitrato de plata hizo la primera descripción clara del aparato en las células nerviosas. Se sabe que las mitocondrias representan un papel importante en la respiración celular y en la producción de energía.

× **1898:** *Oshorn, Henry F. Concepto de radiación adaptativa en la evolución.*

Este concepto afirma que partiendo de un tipo ancestral común se pueden producir muchas formas diferentes de adaptaciones evolutivas. De este modo se puede dar una divergencia evolutiva y resulta posible la ocupación de muchos nichos ecológicos, según la naturaleza adaptativa de la especie invasora.

× **1900:** *Chamberlain, T.C. Hipótesis del origen dulciacuícola de los vertebrados.*

Las pruebas de esta hipótesis tal y como se propuso inicialmente se basaban principalmente en el hecho de que los primeros fósiles de vertebrados se encontraban en sedimentos a los que se les atribuía un origen dulciacuícola, como la arenisca de Old Red. Algunos investigadores actuales han vuelto a estudiar los restos fósiles y, con una nueva interpretación, se reafirman en un origen marino de los vertebrados.

‡ **1900:** *Correns, Karl E., Erick Tschermak von Seysenegg, y Hugo De Vries. Redescubrimiento de las leyes de Mendel de la herencia.*

Estos tres investigadores, de manera independiente, lograron resultados similares a los de Mendel en sus experimentos genéticos con plantas, y en su revisión de la bibliografía, comprobaron que Mendel había publicado sus leyes, hoy famosas, en 1866. Pocos años después, W. Bateson y otros autores observaron que las mismas leyes se aplican a los animales.

× **1900:** *Andrews, C. F. Descubrimiento de yacimientos fosilíferos en la depresión de Fayum, en Egipto.*

Andrews y otros descubrieron en este lugar numerosos fósiles de prosimios del Eoceno y Oligoceno, reconocidos como antecesores de los monos del Viejo Mundo y, por tanto, pertenecientes al tronco que condujo a los homínidos.

‡○ **1900:** *Landsteiner, Karl. Descubrimiento de los grupos sanguíneos.*

Este descubrimiento fundamental hizo posible practicar con éxito las transfu-

siones sanguíneas e inició la enorme labor sobre la bioquímica de la sangre.

Premio Nobel (1930).

* **1900:** *Loeb, Jacques. Descubrimiento de la partenogénesis artificial.*

La posibilidad de que óvulos que normalmente se desarrollan por fecundación puedan hacerlo mediante estímulos químicos y mecánicos, se comprobó en una serie de animales distintos, desde los huevos de erizo de mar y de rana (Loeb, 1900) al conejo (Pincus, 1936). Este fenómeno ha constituido una herramienta de trabajo útil para el estudio de la biología de la fecundación.

‡ **1901:** *Montgomery, T.H. Emparejamiento homólogo de los cromosomas materno y paterno en el cigoto.*

Montgomery demostró que en las sinapsis, antes de la división reductora, cada par se constituye con un cromosoma materno y otro paterno. Este fenómeno, confirmado un año más tarde por Sutton, es de fundamental importancia en la segregación de los factores hereditarios (genes).

×‡ **1901:** *De Vries, Hugo. Teoría mutacional de la evolución.*

De Vries dedujo de su estudio sobre la hierba del asno, *Oenothera lamarckiana*, que existen caracteres nuevos que aparecen bruscamente y son hereditarios. Aunque las variaciones en *Oenothera* probablemente no fueron en absoluto mutaciones, sino la mayoría recombinaciones por hibridación, la prueba de que las mutaciones son, en último término, la fuente de toda nueva variación se ha asentado firmemente.

‡ **1902:** *McClung, Clarence E. Descubrimiento de los cromosomas sexuales.*

El descubrimiento, en el saltamontes, de que un cierto cromosoma (X) tiene una pareja sináptica (Y) de aspecto distinto o incluso que carece de pareja, dio lugar a la teoría de que ciertos cromosomas determinan el sexo. De hecho, H. Henking había descubierto el cromosoma X en 1891.

○ **1903:** *Bayliss, William M., y Ernest H. Starling. Acción de la hormona secretina.*

La demostración de la acción de la secretina, hormona producida por la mucosa del estómago, marcó el verdadero nacimiento de la endocrinología. Fue la primera demostración inequívoca de que las funciones fisiológicas se pue-

den integrar químicamente, sin participación del sistema nervioso.

‡ **1903:** *Boveri, Theodor, y W.S. Sutton. Paralelismo entre el comportamiento de los cromosomas y la segregación mendeliana.*

Este concepto afirma que la conjugación sináptica en la meiosis corresponde a los caracteres alternativos mendelianos, y que la fórmula de la herencia de los caracteres de Mendel se puede explicar por la conducta de los cromosomas durante la maduración. Se trata, pues, de una demostración citológica de la genética mendeliana.

‡ **1903:** *Sutton, W.S. constitución del grupo diploide de cromosomas.*

Sutton relacionó la transmisión mendeliana de los caracteres hereditarios con la citología, al mostrar que el grupo diploide de cromosomas está constituido por pares de cromosomas reconocibles por su tamaño, uno de los cuales procede del padre y el otro de la madre.

○ **1904:** *Cannon, Walter B. Mecánica de la digestión observada mediante películas de rayos X.*

La inteligente aplicación de los rayos X a un estudio de los movimientos y otros aspectos del aparato digestivo facilitó una gran cantidad de información sobre la fisiología del tubo digestivo. Cannon utilizó por primera vez esta técnica en 1898.

○ **1904:** *Carlson, Anton J. Control del ritmo cardíaco en los corazones neurológicos.*

Los latidos cardíacos se pueden originar en el músculo o en células ganglionares (corazones miogénicos y neurológicos, respectivamente) Carlson demostró que en el artrópodo *Limulus*, el marcapasos está localizado en ciertos ganglios de la superficie dorsal del corazón y que alteraciones experimentales de estos ganglios por medio de la temperatura u otros factores alteran el ritmo cardíaco. Los corazones neurológicos existen sólo en ciertos invertebrados.

□ **1904:** *Jennings, Herbert S. Pautas de conducta en los protozoos.*

Las cuidadosas observaciones de este investigador, que estudió durante toda su vida la conducta de estos organismos inferiores, sugirió conceptos como los de la conducta de ensayo y error y muchos de nuestros más importantes conoci-

mientos sobre las diversas formas de taxis y tropismos.

□ **1904:** *Nutall, George H. F. Relaciones serológicas entre animales*

Este método de determinar las relaciones entre animales constituye una prueba sorprendente de la evolución. Se ha utilizado recientemente como método auxiliar para establecer la posición taxonómica de los animales.

○ **1905:** *Haldane, John B.S., y John G. Priestley. Papel del dióxido de carbono en la regulación de la respiración.*

Con su ingenioso método de obtención de muestras de aire de los alvéolos pulmonares, estos investigadores mostraron como la constancia de la concentración de dióxido de carbono y su relación con la concentración en la sangre eran los principales reguladores del mecanismo de la respiración.

‡ **1906:** *Bateson, William, y Reginald C. Punnett. Descubrimiento del ligamiento de factores hereditarios.*

Aunque Bateson y Punnett lo descubrieron primero en el guisante de olor, fueron Morgan y colaboradores quienes interpretaron correctamente este importante concepto genético. Cada uno de los siete pares de caracteres alternativos estudiados por Mendel se encontraban en cromosomas separados, lo que simplificó su interpretación.

○ **1906:** *Einthoven, W. Mecanismo del electrocardiograma.*

La invención del galvanómetro de hilo (1903) por Einthoven proporcionó una herramienta precisa para medir la actividad bioeléctrica del corazón y condujo rápidamente al electrocardiograma, el cual proporcionó información precisa de las alteraciones del ritmo cardíaco.

Premio Nobel (1924).

○ **1906:** *Hopkins, Frederick G. Análisis de una deficiencia dietética.*

Hopkins intentó explicar las deficiencias dietéticas mediante una investigación bioquímica de la falta de aminoácidos esenciales en la dieta, intento que inició muchas investigaciones importantes sobre las necesidades alimentarias.

△ **1906:** *Tswett, M. Principio de la cromatografía.*

Consiste en la separación de los componentes químicos de una mezcla por migración diferencial de las sustancias, de acuerdo con sus propiedades estructurales, en un medio especial, absorben-

te y poroso. Se perfeccionó 30 ó 40 años más tarde (Martin y Singe, 1941). Tswett fue el primero en utilizar la técnica para separar pigmentos vegetales.

† **1906-1913:** *Gorgas, William C. Control de la malaria y fiebre amarilla.*

Mediante una inteligente y laboriosa aplicación del conocimiento de que ciertos mosquitos son vectores de la malaria y la fiebre amarilla, Gorgas salvó 71 000 vidas e hizo posible la construcción del canal de Panamá.

* **1907:** *Boveri, Theodor. Diferencias cualitativas de cromosomas.*

Boveri puso de manifiesto con su experimento clásico con huevos de erizo de mar que los cromosomas tienen distintos efectos cualitativos sobre el desarrollo. Observó que sólo se desarrollan produciendo larvas aquellas células que tienen un cromosoma de cada tipo: los animales que no poseen representantes de cada tipo de cromosoma no consiguen desarrollarse.

○△ **1907:** *Harrison, Ross. Técnica del cultivo de tejidos.*

El cultivo de tejidos vivos in vitro, es decir, fuera del organismo, ha proporcionado a los biólogos un importante instrumento para estudiar el crecimiento y la estructura de los tejidos. Harrison superó graves dificultades técnicas hasta conseguir cultivar con éxito tejidos vivos en medios adecuados.

○ **1907:** *Hopkins, Frederick G. Relación entre el ácido láctico y la contracción muscular.*

Hopkins probó que, después de haberse formado en la contracción muscular, una parte del ácido láctico, se oxida para facilitar energía para la resíntesis del resto del ácido láctico en glucógeno. Este descubrimiento aclaró parte de las reacciones metabólicas implicadas en el complejo proceso de la contracción muscular.

Premio Nobel (1929).

* **1907:** *Wilson, H.V. Reorganización de las células de las esponjas.*

En este experimento clásico, Wilson demostró que la disgregación de las esponjas, forzándolas a pasar a través de un paño de seda fino de forma que se separen en diminutos agregados de células, da como resultado la reunión entre sí de las células supervivientes y su reorganización como diminutas esponjas al ser colocadas de nuevo en agua de mar.

‡ **1908:** *Garrod, A.E. Descubrimiento de las proteínas como productos de los genes.*

Ciertas alteraciones hereditarias se producen por deficiencias enzimáticas, de manera que las mutaciones de un único gen pueden ser responsables del control de la especificidad de una enzima concreta en determinados trastornos. El trabajo de Garrod pasó casi totalmente inadvertido hasta 1940.

×‡ **1908:** *Hardy, Godfrey H., y W. Weinberg, Ley de Hardy-Weinberg sobre poblaciones.*

Este importante teorema afirma que, en ausencia de factores (como la mutación y la selección) que causen cambios en la frecuencia génica, la frecuencia de un determinado gen en una población grande alcanza un equilibrio en una generación dada y después se mantendrá estable, independientemente de que los genes sean dominantes o recesivos. Su expresión matemática constituye la base de los cálculos de la genética de poblaciones.

○△ **1909:** *Arrhenius, S., y S.P.L. Sörensen. Teoría de la disociación.*

La sensibilidad de la mayoría de los sistemas biológicos a las condiciones de acidez y alcalinidad ha conferido a la determinación de los valores de pH, una máxima importancia en la investigación biológica.

Arrhenius, Premio Nobel (1903).

‡ **1909:** *Castle, William E., y J.C. Phillips. Imalterabilidad de las células germinales ante las influencias de las células somáticas.*

Sustituyendo el ovario de una cobaya hembra blanca por el de una cobaya hembra negra se originó una descendencia de cobayas negras en el cruce con un macho negro, lo que demuestra que las células germinales están relativamente libres de la influencia de las células somáticas.

× **1909:** *Johannsen, W.L. Limitaciones de la selección natural en razas puras.*

Este investigador observó que cuando un grupo de caracteres hereditarios se hace genéticamente homogéneo, la selección natural no puede cambiar la constitución genética con respecto a estos caracteres. La selección, según demostró Johannsen, no puede crear nuevos genotipos y solo tiene eficacia aislando geno-

tipos ya existentes en el grupo; por ello no puede dirigir directamente los cambios evolutivos.

†□ **1909:** *Nicolle, Charles J.H. Descripción del piojo como vector del tifus exantemático.*

La demostración de que el tifus exantemático se transmitía de paciente en paciente por la picadura de piojos, allanó el camino al control de esta fatal enfermedad mediante el despiojamiento de la población con DDT.

Premio Nobel (1928).

○ **1910:** *Dale, Henry H. Naturaleza de la histamina.*

Dale y su equipo encontraron que el extracto del cornezuelo del centeno tenía las propiedades de la histamina (beta-imidazol etilamina), que se puede producir sintéticamente separando dióxido de carbono del aminoácido histidina. También es un constituyente de todas las células tisulares, que la liberan al ser lesionadas o por otras causas. Los efectos de la histamina como dilatador de pequeños vasos sanguíneos, estimulador de la contracción del músculo liso y de ciertas glándulas, han sugerido su asociación con muchos fenómenos fisiológicos tales como la anafilaxia, el choque anafiláctico y las alergias.

Premio Nobel (1936).

† **1910:** *Ehrlich, Paul. Quimioterapia en el tratamiento de enfermedades.*

El descubrimiento del salvarsan para curar la sífilis representa el primer gran paso en este campo. Otro descubrimiento importante fue el de la tintura de sulfanilamida por Domagk en 1935.

Premio Nobel (1908).

□ **1910:** *Heinroth, O. Concepto de impronta como tipo de conducta.*

Se trata de un tipo especial de aprendizaje que se ha observado en las aves (aunque es posible que exista en otros animales). Se basa en el hecho de que, en muchas especies de aves, a los polluelos les atrae el primer objeto grande que ven al salir del cascarón, objeto que seguirán a continuación, con exclusión de los restantes.

‡ **1910:** *Morgan, Thomas H. Descubrimiento del ligamiento al sexo.*

Morgan y su equipo descubrieron que los resultados de un cruzamiento entre un macho de ojos blancos con una hembra de ojos rojos, en *Drosophila*, difiere de los obtenidos del cruce recíproco de

un macho de ojos rojos con una hembra de ojos blancos. Se trata de un experimento crucial, porque mostró por primera vez un carácter que se comporta de modo distinto en la herencia según el sexo del progenitor que lo lleve, en contraste con la mayoría de los caracteres mendelianos, que se comportan genéticamente del mismo modo cuando son transmitidos por cualquiera de los dos parientes.

‡ **1910-1920:** *Morgan, Thomas H. Establecimiento de la teoría del gen.*

El extenso trabajo de Morgan y su equipo sobre la localización de los factores hereditarios (por medio de experimentos genéticos) en los cromosomas de la mosca de la fruta (*Drosophila*) constituye el trabajo más importante efectuado hasta ahora en el campo de la herencia.

Premio Nobel (1933).

□ **1910:** *Murray, J., y J. Hjort. Expedición a los grandes fondos marinos del Michael Sars.*

De las numerosas expediciones para explorar los fondos oceánicos conviene destacar entre las más importantes la llevada a cabo por el barco *Michael Sars* en las regiones del Atlántico Norte. La expedición consiguió una inmensa cantidad de información sobre los animales que viven en las profundidades del mar, así como datos importantes respecto a los patrones ecológicos de la distribución de los animales en el mar.

□ **1910:** *Pavlov, Ivan P. Concepto de reflejo condicionado.*

La idea de que los reflejos adquiridos desempeñan un papel importante en los patrones de reacción nerviosa de los animales ha influido mucho en el desarrollo de la Psicología moderna.

Premio Nobel (1904; por trabajos anteriores en fisiología de la digestión).

* **1911:** *Child, Charles M. Hipótesis del gradiente axial.*

Esta hipótesis intenta explicar las respuestas metabólicas a partir del punto de vista de las diferencias regionales localizadas a lo largo de los ejes de los organismos. Las diferencias en la tasa metabólica de diferentes zonas ha permitido comprender ciertos aspectos de la regeneración, el desarrollo y el crecimiento.

× **1911:** *Cuénnot, L. Concepto de preadaptación.*

Este concepto se refiere a caracteres, morfológicos o fisiológicos, que han sur-

gido o han sido seleccionados en un determinado ambiente, pero que, por coincidencia, son adaptativos en un nuevo medio. Este hecho se considera como un importante factor en la evolución progresiva (evolución oportunista).

† **1911:** Funk, Casimer. *Hipótesis de la vitamina*.

Las enfermedades por carencia de vitaminas son aquellas relacionadas con la falta de algún componente esencial de la dieta. Así, el beriberi está producido por la carencia de cantidad suficiente de tiamina, el escorbuto, por deficiencia de vitamina C, etc.

* **1911:** Harvey, E.B. *Cambios en la superficie del huevo durante la fecundación*.

En el óvulo maduro, los gránulos corticales se acumulan en su superficie, pero en la activación del óvulo estos gránulos desaparecen en forma de oleadas alrededor del huevo, comenzando a partir del punto de contacto con el espermatozoide. Se cree que estos gránulos, al romperse, liberan material que contribuye a la formación de la membrana de fecundación.

Δ **1911:** Rutherford, Ernest. *Concepto de núcleo atómico*.

Esta piedra angular de la Física moderna debe ser de igual interés para el biólogo a la luz de los rápidos avances de la biología molecular. Rutherford también descubrió el protón (1920), una de las partículas con carga en el núcleo atómico.

Premio Nobel (1908).

× **1911:** Walcott, Charles D. *Descubrimiento de los fósiles en los esquistos de Burgess*.

El descubrimiento de un gran conjunto de invertebrados magníficamente conservados en los esquistos de Burgess de la Columbia Británica y su cuidadoso estudio por parte de un paleontólogo norteamericano, constituye un hito en el registro fósil de los invertebrados. Estos fósiles datan del Cámbrico Medio y, entre ellos, destaca un ejemplar de *Aysheata*, que guarda cierta semejanza con el *Peripatus* actual.

○* **1912:** Gudernatsch, J.F. *Papel de la glándula tiroidea en la metamorfosis de la rana*.

Este investigador descubrió que la extirpación de la glándula tiroidea en el renacuajo impide su metamorfosis en

rana y, también, que la administración de extracto de tiroidea a los renacuajos adelanta la metamorfosis. En 1919, W.W. Swingle demostró que la presencia o ausencia de yodo inorgánico produce los mismos resultados.

□ **1912:** Wegener, Alfred L. *Concepto de deriva continental*.

Esta teoría sostiene que los continentes estaban originalmente unidos en una o dos grandes masas que se fueron rompiendo durante las eras geológicas y los fragmentos resultantes se fueron desplazando hasta constituir las masas terrestres actuales. La teoría ha cobrado auge nuevamente gracias a descubrimientos de paleomagnetismo, estudios sismográficos y de tectónica de placas y a un conjunto de pruebas biológicas, como por ejemplo, el hallazgo de un fósil anfibio en las regiones antárticas.

Δ **1913:** Michaelis, L. y M. Menten. *Complejo enzima-sustrato*.

Mediante razonamientos teóricos y matemáticos, estos investigadores demostraron que una enzima forma un compuesto intermedio con su sustrato (el complejo enzima-sustrato), que posteriormente se deshace para liberar la enzima inalterada y los productos de la reacción. D. Keilin, de la Universidad de Cambridge, y B. Chance, de la Universidad de Pennsylvania, han demostrado la existencia de este complejo por cambios de color y medidas de su velocidad de formación y destrucción que coinciden con las predicciones teóricas.

× **1913:** Reck, H. *Descubrimiento de los depósitos fósiles de la garganta de Olduvai*.

Esta región de África oriental ha proporcionado una inmensa cantidad de fósiles de mamíferos primitivos, así como herramientas del hombre de la Edad de Piedra, tales como hachas. Entre los interesantes fósiles descubiertos se encuentran elefantes con los colmillos en la mandíbula inferior, caballos con tres dedos, un ungulado perisodáctilo primitivo (chalicotero) con uñas (garras) en los dedos y, más recientemente, varios fósiles de homínidos (véase Leakey, Mary D. 1959).

□ **1913:** Shelford, Victor E. *Ley de la tolerancia ecológica*.

Esta ley establece que el éxito potencial de un organismo en un ambiente específico depende de su capacidad para

ajustar su margen de tolerancia a los distintos factores a los que estaba expuesto.

‡ **1913:** Sturtevant, A.H. *Creación del primer mapa cromosómico*.

Mediante el método de los porcentajes de sobrecruzamiento ha sido posible localizar los genes en sus posiciones relativas en los cromosomas, uno de los descubrimientos más fructíferos de la genética, que ha permitido la confección de extensos mapas cromosómicos en *Drosophila*.

○ **1913:** Tashiro, Shiro. *Actividad metabólica del impulso nervioso propagado*.

El descubrimiento de un ligero aumento en la producción de dióxido de carbono en los nervios estimulados, en comparación con los inactivos, demostró que la conducción nerviosa es un fenómeno químico. Posteriormente (1926), A.V. Hill consiguió medir el calor cedido durante el paso de un impulso. También se ha medido el consumo de oxígeno y otros cambios metabólicos en los nervios excitados.

○ **1914:** Kendall, Edward C. *Aislamiento de la tiroxina*.

El aislamiento de la tiroxina en forma cristalina constituyó un acontecimiento en el campo de la Endocrinología. Harrington la sintetizó artificialmente en 1927.

* **1914:** Lillie, Frank R. *Función de la fertilicina en la fecundación*.

Según esta teoría, la cubierta gelatinosa de los óvulos contiene una sustancia, la fertilicina, de la que hoy se sabe que es un mucopolisacárido ácido, que se combina con la antifertilicina de la superficie del espermatozoide y hace que éste se adhiera al óvulo.

‡ **1914:** Shull, Georges H. *Concepto de heterosis*.

Cuando dos estirpes o razas típicas se cruzan, la generación híbrida resultante puede ser notoriamente superior a ambos progenitores en cuanto a que posee más vigor, vitalidad y resistencia a condiciones ambientales desfavorables. En un principio se trabajó sobre el maíz, pero tal vigor híbrido también puede manifestarse en otro tipo de híbridos. Aunque su exacta naturaleza sigue oscura, el fenómeno puede deberse a que se reúnan en el híbrido muchos genes dominantes del crecimiento y vigor que están dispersos

entre los dos progenitores de raza pura, o se puede deber a que las acciones de los genes se refuerzan de modo complementario cuando se reúnen.

‡ **1916:** *Bridges, Calvin B. Descubrimiento de la no disyunción.*

Brigdes explicó un resultado genético aberrante por una fórmula que luego consiguió confirmar mediante examen citológico. Un par de cromosomas no se separan en la división reduccional de manera que ambos pasan a la misma célula. Este hecho proporcionó una prueba decisiva de que los genes están en los cromosomas.

□ **1917:** *Grinnell, Joseph. Concepto de nicho ecológico.*

El nicho es el papel de un animal en relación con todos los recursos de su ambiente, ya sean físicos o biológicos. C. Elton contribuyó en gran medida al desarrollo de este concepto.

○ **1918:** *Krogh, August. Regulación del mecanismo motor de los capilares.*

El mecanismo de distribución diferencial de la sangre a los tejidos había planteado muchos problemas desde los tiempos de Harvey y Malpighi, hasta que Krogh mostró que los capilares no permanecen pasivos en dicha distribución, sino que tienen el poder de dilatarse y contraerse activamente, de acuerdo con las necesidades de los tejidos. Están implicados controles tanto de tipo nervioso como químico.

Premio Nobel (1920).

□ **1918:** *Loeb, Jacques. Movimientos forzados, tropismos y conducta animal.*

Considerado como el fundador de la escuela mecanicista, Loeb se opuso a las interpretaciones antropomórficas y teleológicas de la conducta animal. Loeb llevó hasta el límite su teoría mecanicista, con lo que inspiró avances experimentales más rigurosos en los estudios sobre conducta animal.

○ **1918:** *Starling, Ernest H. La ley del corazón.*

Dentro de los límites fisiológicos, cuanto más se llenan los ventrículos con sangre que entra en ellos, mayor es la fuerza con la que se contraen en la sístole. Se trata de un mecanismo adaptativo para suministrar más sangre a los tejidos cuando es necesario. Hoy se sabe que sólo los corazones de los vertebrados inferiores siguen la Ley de Starling; el corazón de los mamíferos se regula

principalmente por controles nerviosos y hormonales.

1919: *Aston, Francis W. Descubrimiento de los isótopos.*

Los isótopos radiactivos han resultado una ayuda inapreciable en la investigación biológica, ya que hacen posible seguir el curso de diversos elementos en los organismos vivos.

Premio Nobel (1922)

△ **1920:** *Herzog, R.O., y W. Jancke. Desarrollo de la difracción de rayos X.*

Cuando un haz paralelo de rayos X atraviesa material biológico cristalino, los rayos se separan, pudiéndose obtener una imagen del espectro de difracción (en forma de anillos, puntos, etc.). Esto permite, mediante cálculos matemáticos, obtener información acerca de la estructura de la materia de estudio.

△ **1921:** *Hopkins, Frederick G. Aislamiento del glutatión.*

El descubrimiento de este compuesto azufrado dio gran impulso al estudio de la complicada naturaleza de la oxidación y metabolismo celulares.

Premio Nobel (1929).

○ **1921:** *Langley, John N. Concepto funcional del sistema nervioso autónomo.*

El concepto de Langley de los aspectos funcionales del sistema nervioso autónomo se centra principalmente en el de los mamíferos, pero los principios fundamentales del sistema han sido también aplicados, con ciertas modificaciones, a otros grupos de animales. Se reconocen dos divisiones —simpático y parasimpático— antagónicas según la interpretación funcional de la excitación y la inhibición.

○ **1921:** *Loewi, Otto, y H.H. Dale. Aislamiento de la acetilcolina.*

Esta sustancia clave condujo al concepto neurohormonal de la transmisión de los impulsos nerviosos de los músculos.

Premio Nobel (1936).

○ **1921:** *Richards, A.N. Obtención y análisis del filtrado glomerular del riñón.*

Este experimento proporcionó una prueba directa del papel de los glómerulos como filtros mecánicos de un líquido exento de células, y constituyó una notable confirmación de la teoría de la excreción renal de Ludwig-Cushny.

* **1921:** *Spemann, Hans. Concepto de organizador en Embriología.*

Ciertas partes del embrión en desarrollo, conocidas como organizadores,

ejercen una influencia determinante sobre las pautas del desarrollo del organismo. Aunque muchos aspectos de la inducción permanezcan oscuros, el trabajo de Spemann fue importante al mostrar que el desarrollo es una secuencia de estados programados, y que cada uno de ellos es necesario para que se produzca el siguiente.

Premio Nobel (1935).

†○ **1921, 1922:** *Banting, Frederick, C.H. Best, y J.J.R. Macleod. Aislamiento de la insulina.*

El gran éxito de esta hormona como remedio de una enfermedad gravísima, la diabetes mellitus, y el modo espectacular de obtener los extractos activos, hizo de su aislamiento el hecho más conocido de la Endocrinología.

Banting y Macleod, Premios Nobel (1923).

○ **1922:** *Erlanger, Joseph y H.S. Gasser. Conducción diferencial de los impulsos nerviosos.*

Usando el oscilógrafo de rayos catódicos, estos investigadores encontraron que había varios tipos diferentes de fibras nerviosas en los mamíferos, que se podían distinguir estructuralmente y que poseían diferentes velocidades de conducción de los impulsos nerviosos según el grosor de sus vainas (más rápido en las más gruesas).

Premio Nobel (1994).

○ **1922:** *Kopeč, S. Concepto de sistema neurosecretor.*

Este concepto ha surgido del trabajo de varios investigadores. S. Ramón y Cajal (1889) descubrió que las fibras nerviosas de la neurohipófisis son prolongaciones de las neuronas del hipotálamo. Kopeč encontró que la sustancia responsable de la metamorfosis de la larva de la polilla se producía en el cerebro, donde ciertos ganglios cerebrales funcionan como glándulas de secreción interna. Los estudios de Kopeč fueron ignorados por los endocrinólogos hasta la década de los cincuenta, cuando a través de las investigaciones de B. Scharrer, E. Scharrer, E. Hanström, G. W. Harris y otros, se llegó a la conclusión de que los vertebrados poseen un sistema neurosecretor (hipotálamo-hipofisiario) análogo al sistema de los invertebrados.

□ **1922:** *Schjelderup-Ebbe, T. Jerarquías sociales de dominación y subordinación.*

Este investigador encontró cierto tipo de jerarquía social en las aves, en las que los individuos de rangos superiores podían picotear a los de rangos inferiores, sin ser picoteados a su vez. Los del primer rango dominaban a los del segundo, quienes dominaban a los del tercero, y así sucesivamente. Tal organización, una vez constituida, puede ser permanente.

□ **1922:** *Schmidt, Johann. Ciclo vital de la anguila de agua dulce.*

La larga y paciente obra de este oceanógrafo resolvió el misterio de la emigración de las anguilas desde las corrientes de agua dulce de Europa a sus lugares de desove en el mar de los Sargazos, cerca de las Islas Bermudas, y constituye una de las hazañas más románticas de la historia natural.

△ **1923:** *de Hevesy, George. Primer método de isótopos marcadores.*

La metodología de los marcadores ha resultado especialmente útil en Bioquímica y Fisiología. Por ejemplo, el uso de estas sustancias marcadas ha permitido determinar el destino de una molécula a través de todos los pasos de un proceso metabólico, así como la naturaleza de muchas reacciones enzimáticas. El método ha permitido, asimismo, localizar exactamente muchos elementos en el organismo.

Premio Nobel (1943).

△ **1923:** *Warburg, Otto. Métodos manométricos para estudiar el metabolismo de las células vivas.*

El aparato de Warburg se ha usado mucho para medir el intercambio gaseoso y otros procesos metabólicos de los tejidos vivos. Ha resultado de gran valor en el estudio de las reacciones enzimáticas de los sistemas vivos y, durante muchos años, ha sido un instrumento típico de los laboratorios de Bioquímica.

Premio Nobel (1931).

○ **1924:** *Cleveland, L.R. Relaciones simbióticas entre termitas y flagelados intestinales.*

Este estudio reveló uno de los más notables ejemplos de mutualismo que se conocen en el Reino Animal. Igualmente importantes fueron las investigaciones de éste y otros autores sobre la simbiosis entre la carcoma de la madera (*Cryptocercus*) y sus protozoos intestinales.

○ **1924:** *Houssay, Bernardo A. Función de la hipófisis en la regulación del metabolismo de los hidratos de carbono.*

Este investigador demostró que cuando un perro se vuelve diabético por extirpación del páncreas, la hipoglucemia y glucosuria que resultan se pueden eliminar extirpando el lóbulo anterior de la hipófisis.

Premio Nobel (1947).

× **1925:** *Dart, Raymond. Descubrimiento del Australopithecus africanus.*

Este importante fósil, a veces denominado «el eslabón perdido», presenta muchas características humanas, si bien su capacidad cerebral es sólo ligeramente mayor que la de muchos monos superiores. La mayoría de las autoridades en la materia sitúan a este homínido en el punto de origen de la rama humana o muy cerca de él.

△ **1925:** *Mast, S.O. Naturaleza del movimiento ameboide.*

Al estudiar la transformación reversible sol-gel en el citoplasma de una ameba, Mast no sólo proporcionó una interpretación lógica del movimiento ameboide, sino que inició muchos conceptos fructíferos sobre la naturaleza contráctil de los sistemas citoplasmáticos en estado de gel, como los movimientos de estrangulación (citocinesis) en las divisiones celulares.

○ **1925:** *Minot, G.R.; M.W.P. Murphy y G.H. Whipple. Tratamiento con hígado de la anemia perniciosa.*

Estos investigadores descubrieron que la alimentación con hígado poseía un efecto pronunciado en el tratamiento de la anemia perniciosa (una enfermedad grave de la sangre). Investigaciones posteriores de diversos autores han conducido a una cierta comprensión del factor implicado, la vitamina B₁₂, cuyo nombre químico es cianocobalamina. Esta complicada vitamina contiene, entre otros componentes, una porfirina con un átomo de cobalto en vez de hierro o magnesio.

Premios Nobel (1934).

□ **1925:** *Rowan, William. Hipótesis fotoperiódica de la migración de las aves.*

Rowan demostró que las aves sometidas a un incremento artificial de las horas de luz en invierno aumentan el tamaño de sus gónadas y muestran una acusada tendencia a emigrar fuera de estación. Otros investigadores, estimulados por los experimentos de Rowan, han encontrado que el aumento natural de la duración de los días en primavera actúa,

a través del sistema neurosecretor del encéfalo, poniendo en marcha la tendencia migratoria de las aves.

△ **1926:** *Sumner, James B. Aislamiento de la enzima ureasa.*

El aislamiento en forma cristalina de la primera enzima constituye un descubrimiento clave, seguido de otros que han contribuido a desentrañar la compleja naturaleza de estas sustancias biológicas.

Premio Nobel (1946).

○ **1927:** *Bozler, E. Análisis de los componentes de los plexos nerviosos.*

La demostración de Bozler de que el plexo nervioso de los celentéreos está constituido por células separadas y contiene contactos sinápticos, resolvió el antiguo problema de si el plexo de estos animales era o no una verdadera red.

○ **1927:** *Eggletton, P., G.P. Eggletton, C.H. Fiske e Y. Subbarow. Papel del fosfágeno (fosfocreatina) en la contracción muscular.*

La demostración de que el fosfágeno se rompe durante la contracción muscular y se resintetiza durante la recuperación ha facilitado un concepto enteramente nuevo de la energía inicial necesaria para los procesos de contracción muscular. La confirmación de este hecho recibió un gran impulso a partir del descubrimiento de E. Lungsgaard (1930) de que los músculos envenenados con ácido monoyodoacético, que inhibe la producción de ácido láctico a partir del glucógeno, siguen contrayéndose, y de que la cantidad de fosfocreatina escindida es proporcional a la energía liberada. Hoy en día se sabe que la fosfocreatina es un compuesto de almacenamiento de fosfato de alta energía, que cede su grupo fosfato al ADP para formar ATP.

○ **1927:** *Heymans, Corneille. Papel de los reflejos de la carótida y de la aorta en el control respiratorio.*

El seno carotídeo y ciertas zonas de la aorta contienen receptores de presión y quimiorreceptores, de los que los primeros responden a estímulos mecánicos, como la presión sanguínea, y los segundos a la falta de oxígeno. Cuando se estimulan los receptores de presión se inhibe la respiración; cuando se estimulan los quimiorreceptores se acelera la velocidad respiratoria. (Un estimulador de la respiración mucho más potente, sin embargo,

es el efecto del dióxido de carbono sobre el centro respiratorio encefálico.)

Premio Nobel (1938).

‡ **1927:** *Muller, Hermann J. Inducción artificial de las mutaciones.*

Sometiendo larvas de la mosca del vinagre (*Drosophila*) a dosis suaves de rayos X, Mueller observó que la tasa de mutación se podía elevar ciento cincuenta veces sobre la tasa normal.

Premio Nobel (1946).

× **1927:** *Stensiö, E.A. Estudio del pez fósil Cephalaspida (Ostracodermo).*

La sustitución del anfibio como prototipo de ancestro de los vertebrados por la larva ammocete de la lamprea, de gran interés, se ha debido en gran parte a la cuidadosa reconstrucción de este fósil. Hoy se acepta generalmente que los agnatos actuales (lampreas y mixines) descienden de estas formas ancestrales.

× **1928:** *Garstang, Walter. Hipótesis de las ascidias como antecesores de los cordados.*

Según esta hipótesis, los primitivos cordados eran organismos marinos sésiles, que filtraban el alimento, muy semejantes a las ascidias actuales. El prevertebrado nadador, de vida libre, era considerado un estado posterior en la evolución de los cordados. La larva de las ascidias, semejante a un renacuajo y con la organización básica propia de un vertebrado, evolucionó progresivamente dentro del grupo y, por neotenia, se hizo sexualmente madura, sin llegar a transformarse en ascidia sésil, y se convirtió en un verdadero vertebrado.

‡Δ **1928:** *Griffith, F. Descubrimiento del principio transformador (DNA) en las bacterias (transducción génica).*

Inyectando a ratones bacterias vivas no encapsuladas y bacterias encapsuladas muertas de una cepa de *Pneumococcus*, se encontró que las primeras adquirían la capacidad de desarrollar una cápsula, y que esta capacidad se transmitía a las sucesivas generaciones. Posteriormente, en el tipo encapsulado, otros investigadores aislaron este agente activo o principio transformador y resultó ser DNA.

De hecho, F. Sanfelice (1893) había observado el mismo fenómeno cuando descubrió que bacilos no patógenos cultivados en un medio que contenía los productos metabólicos de los verdaderos bacilos del tétanos, producían toxinas y lo hacían durante muchas generaciones.

Δ○ **1928:** *Weiland, H. y A. Windaus. Estructura de la molécula de colesterol.*

La química de los esteroides ha constituido uno de los principales temas en la investigación de los productos biológicos, como las vitaminas, las hormonas sexuales, la cortisona, etc. El colesterol es el precursor de los ácidos biliares y de las hormonas esteroideas en los animales.

○ **1929:** *Berger, Hans. Descubrimiento de las ondas cerebrales.*

La ciencia de la electroencefalografía, o registro eléctrico de la actividad cerebral, ha aportado mucha información tanto del cerebro sano como del enfermo.

○ **1929:** *Butenandt, A. y E.A. Doisy. Aislamiento de estrona.*

Este descubrimiento constituyó el primer aislamiento de una hormona sexual, al que ambos investigadores llegaron independientemente. La estrona resultó ser el producto urinario originado por la transformación del estradiol, la verdadera hormona. En 1931, Butenandt y L. Ruzicka sintetizaron la hormona masculina, la testosterona. La segunda hormona femenina, la progesterona, se aisló de los cuerpos lúteos de cerda en 1934.

Doisy, Premio Nobel (1943).

† **1929:** *Fleming, Alexander. Descubrimiento de la penicilina.*

El descubrimiento fortuito de este fármaco, procedente de mohos, y su desarrollo por H. Florey, pocos años después, nos proporcionó el primero de una línea de antibióticos que ha revolucionado la Medicina.

Premio Nobel (1945).

○ **1929:** *Heymans, Corneille. Papel de los cuerpos y senos carotídeos en la regulación del centro respiratorio y de la presión sanguínea arterial.*

Heymans descubrió que el seno carotídeo contiene receptores sensibles a la presión (barorreceptores), que, actuando a través de un reflejo nervioso hacia la médula, contribuyen a estabilizar la presión sanguínea. También descubrió quimiorreceptores sensibles al oxígeno en los cuerpos carotídeos y aórticos. Estos son el origen de un reflejo que responde a una caída en la tensión de oxígeno en la sangre incrementando la tasa respiratoria y la presión sanguínea.

Premio Nobel (1938)

Δ **1929:** *Lohmann, K.C. Fiske y Y. Subbarow. Descubrimiento del ATP.*

El descubrimiento del ATP (adenosín trifosfato) fue la culminación de una larga investigación sobre las fuentes de energía directa en reacciones bioquímicas muy diversas, tales como la contracción muscular, la acción de las vitaminas y muchos sistemas enzimáticos.

× **1930:** *Fisher, R.A. Análisis estadístico de las variaciones evolutivas.*

Con Sewall Wright y J.B.S. Haldane, Fisher analizó matemáticamente las interacciones de los factores de las tasas de mutación, de los tamaños de población, de los valores de la selección y otras variables del proceso evolutivo. Aunque muchas de sus teorías están aún en una fase empírica, los evolucionistas, en general, coinciden en suponerles gran importancia en la interpretación evolutiva.

‡ **1931:** *Stern, C.H. Creighton y B. McClintock. Demostración citológica del sobrecruzamiento en los genes.*

Stern en *Drosophila* y Creighton y McClintock en el maíz demostraron que el sobrecruzamiento en los genes está relacionado con intercambios de material entre cromosomas homólogos. Cruzando estirpes cuyos cromosomas homólogos se distinguían individualmente, demostraron citológicamente que el sobrecruzamiento genético estaba acompañado por intercambio cromosómico.

○□ **1932:** *Bethe, A. Concepto de ectohormona (feromona).*

Un organismo secreta estas sustancias al exterior, donde actúan sobre la fisiología o el comportamiento de otro individuo de la misma especie. Se ha descrito en insectos donde funciona dejando rastros, en la atracción sexual, control del desarrollo, etc.

× **1932:** *Expedición científica danesa. Descubrimiento de anfibios fósiles (ictiostegidos).*

Estos fósiles se encontraron en los sedimentos devónicos en el este de Groenlandia y parecen intermedios entre los crossopterigios (*Osteolepis*) y los anfibios primitivos. Se trata de las formas más antiguas que pueden ser consideradas como anfibios. Muchos de sus caracteres manifiestan rasgos correspondientes a anfibios primitivos.

× **1932:** *Lewis, G. Edward. Descubrimiento del fósil *Ramapithecus*.*

Ramapithecus brevirostris fue un pequeño primate humanoide del Mioceno y el homínido más antiguo que se conoce. Desde el hallazgo de Lewis en la India se han descubierto otros fragmentos fósiles de este género en África, Grecia, Turquía y Hungría.

× ‡ **1932:** Wright, Sewall. *La deriva genética como factor evolutivo*.

En poblaciones pequeñas no se puede aplicar la ley de Hardy-Weinberg de la frecuencia génica, debido al «error de muestreo». El azar puede provocar la presencia o ausencia de ciertos genotipos, lo cual determina que se alteren las frecuencias génicas de la población.

○ **1933:** Goldblatt, M. y U.S. von Euler. *Descubrimiento de las prostaglandinas*.

Estos compuestos derivados de ácidos grasos se han aislado a partir de muchos tejidos de mamíferos (plasma seminal, páncreas, vesícula seminal, cerebro y riñón). Poseen una gran variedad de acciones farmacológicas o semejantes a las de las hormonas, como es la estimulación de la contracción del músculo liso, el descenso de la presión sanguínea y la inhibición de hormonas y enzimas.

× **1933, 1938:** Haldane, John B.S. y A.I. Oparin. *Hipótesis heterotrófica del origen de la vida*.

Esta hipótesis se basa en la idea de que la vida se generó a partir de la materia inerte bajo condiciones existentes antes de la aparición de la vida, y que no se han vuelto a producir desde entonces. La hipótesis destaca la idea de que los sistemas vivientes actuales impiden que una forma de vida incipiente se pueda desarrollar y evolucionar, como lo hizo en un principio la vida primitiva.

‡ **1933:** Painter, T.S., E. Heitz y H. Bauer. *Redescubrimiento de los cromosomas salivales gigantes*.

En 1881, Balbiani descubrió estos interesantes cromosomas pero su verdadera importancia no se comprobó hasta que estos investigadores los redescubrieron. En gran parte, ha sido posible establecer la teoría cromosómica de la herencia comparando los mapas cromosómicos citológicos, reales, de los cromosomas salivales con los mapas del ligamiento, obtenidos mediante experimentación genética.

○ **1933:** Wald, George. *Descubrimiento de la vitamina A en la retina*.

El descubrimiento de que la vitamina A forma parte del pigmento visual de los bastones no sólo contribuyó a comprender mejor una vitamina importante, sino que mostró también cómo se puede producir ceguera nocturna cuando existe carencia de esta vitamina en la dieta.

○ **1934:** Dam, Carl P.H. y E.A. Doisy. *Identificación de la vitamina K*.

El aislamiento y la síntesis de esta vitamina tiene importancia no sólo por su valor práctico en ciertos tipos de hemorragia, sino por la luz que arrojan sobre el mecanismo fisiológico de la coagulación de la sangre.

Premios Nobel (1943).

△ **1934-35:** Danielli, J.F. y H. Davson. *Concepto de membrana celular*.

Danielli propuso su hipótesis de que la membrana celular consistía en dos capas de moléculas de lípidos rodeadas interna y externamente por una capa de moléculas de proteína. El microscopio electrónico pone de manifiesto que la membrana plasmática posee un grosor de 7,5 a 10 nm, y que consta de dos membranas oscuras (proteínas, 2,5 a 3 nm de grosor). Estudios recientes confirman el modelo de Danielli y Davson, aunque concediendo un papel más dinámico a las proteínas periféricas.

○ **1934:** Wigglesworth, V.B. *Papel de los corpora allata en la metamorfosis de los insectos*.

Esta pequeña glándula se encuentra junto al cerebro de los insectos y se ha demostrado que, durante la fase larvaria, segrega una hormona juvenil que puede hacer que se mantengan los caracteres larvarios. La metamorfosis y la maduración se producen cuando la glándula va dejando de segregar la hormona. La extirpación de la glándula produce una metamorfosis precoz en la larva; el injerto de la glándula en una larva madura hace que siga creciendo, produciendo una forma larvaria gigante. Nabert describió la glándula por primera vez en 1913.

○ **1935:** Hanström, B. *Descubrimiento del órgano X en los crustáceos*.

Este órgano junto con la glándula del seno relacionada con él, constituye un complejo anatómico que ha resultado de gran interés para entender la endocrinología de los crustáceos. Las células neurosecretoras del órgano-X (parte del cerebro) producen una hormona inhibidora de la muda que se almacena en la glán-

dula del seno del pedúnculo ocular, mientras que la hormona de la muda se produce en el órgano-Y. Las interrelaciones de estas dos hormonas son responsables del proceso de la muda.

○ **1935-1936:** Kendall, Edward C. y P.S. Hench. *Descubrimiento de la cortisona*.

Kendall aisló por primera vez esta sustancia, a partir de las cápsulas adrenales, y la denominó compuesto E. La purificación del producto la llevó a cabo Hench posteriormente, mediante un largo y tedioso proceso químico. En 1943 se aisló una hormona que controla la síntesis y liberación de la cortisona y esteroides similares a partir de la hipófisis, y se la llamó adrenocorticotrófica (ACTH).

Premios Nobel (1950).

△ **1935:** Stanley, Wendell M. *Aislamiento de un virus en forma cristalina*.

El aislamiento de un virus (virus del mosaico del tabaco) es notable no sólo porque facilita datos sobre estos diminutos agentes, responsables de muchas enfermedades, sino porque proporciona una base especulativa sobre las diferencias entre la materia viva y la inerte.

Premio Nobel (1946).

○ **1936:** Young, J.Z. *Descubrimiento de las fibras gigantes en la sepiá*.

Estas fibras gigantes se forman por la fusión de varias neuronas cuyos cuerpos celulares se encuentran en un ganglio cerca de la cabeza. Cada fibra es realmente un tubo de más de un milímetro de diámetro, compuesto por una vaina externa llena de axoplasma líquido. Debido a su tamaño, han sido objeto de numerosos estudios en Neurofisiología.

△ **1937:** Findley, G.W.M. y E.O. McCullum. *Descubrimiento del interferón*.

Estas sustancias proteicas, producidas por las células en respuesta a la presencia de virus y otras sustancias extrañas, inhiben selectivamente la replicación vírica y constituyen una de las defensas corporales más importantes frente a la acción vírica. También juegan cierto papel en la regulación de la respuesta inmunitaria.

△○ **1937:** König, P. y A. Tiselius. *Desarrollo de la electroforesis*.

La electroforesis es un método muy útil para separar proteínas de una disolución que, tras numerosos refinamientos, se usa profusamente en la actualidad. Se basa en la migración diferencial de las

proteínas sobre un soporte inerte al aplicar un campo eléctrico.

△ **1937:** *Krebs, Hans A. Ciclo de Krebs, del ácido cítrico (de los ácidos tri-carboxílicos).*

En un brillante ejemplo de razonamiento y deducción, Krebs mostró la existencia de un ciclo central de reacciones en la producción aeróbica de energía. En el ciclo, dos fragmentos carbonados de un carbohidrato, ácidos grasos o aminoácidos son oxidados a dióxido de carbono. Los electrones derivados de las reacciones de oxidación en el ciclo, pasan a través de otra serie de reacciones (sistema transportador de electrones), en la cual la energía se almacenan en forma de ATP, funcionando el oxígeno como aceptor final de electrones para producir agua.

Premio Nobel (1953).

× **1937:** *Sonneborn, T.M. Descripción de los tipos de conjugación en los paramecios.*

Sonneborn descubrió que sólo individuos de clases fisiológicas complementarias (tipos de conjugación) se pueden conjugar, lo que ha abierto una nueva era en el estudio de los protozoos que promete arrojar una nueva luz sobre los problemas del concepto de especie y de evolución.

□ **1938:** *Remane, A. Descubrimiento del nuevo filo Gnatostomúlidos.*

Este filo de animales marinos fue descrito por primera vez por P. Ax en 1956. Los miembros del filo son animales pequeños, vermiformes (de aproximadamente 0,5 mm de longitud) y muestran gran diversidad entre las diferentes especies. Una de sus principales características son sus complicadas mandíbulas dentadas. Viven en sustratos arenosos, con una distribución muy amplia.

○ **1938:** *Schoenheimer, R. Uso de los isótopos radiactivos para investigar la síntesis de las sustancias componentes del cuerpo.*

Marcando aminoácidos, grasas, hidratos de carbono, etc., con isótopos radiactivos, ha sido posible comprobar cómo se incorporan éstos en los diversos constituyentes corporales. Tales experimentos demuestran que partes de la célula se sintetizan y se desintegran constantemente, y que el organismo se debe considerar como un equilibrio dinámico.

□ **1938:** *Skinner, B.F. Medida de la motivación en la conducta animal.*

Skinner ideó una técnica para medir el efecto de respuesta a un estímulo o los efectos del aprendizaje sobre la conducta voluntaria. Sus animales experimentales (ratas) se colocaron en una caja especial (caja de Skinner), que contenía una palanca que el animal podía manipular. Cuando la rata hace presión sobre la palanca, puede o no liberar pequeñas cantidades de alimento, según las condiciones experimentales.

○△ **1938:** *Svedberg, Theodor. Desarrollo de la ultracentrífuga.*

Este instrumento se ha usado mucho en la investigación biológica y médica para la purificación de sustancias, la determinación de los tamaños de las partículas en los sistemas coloidales, las densidades relativas de los materiales de las células vivas, la producción de desarrollos anormales y el estudio de muchos problemas acerca de los electrolitos.

Premio Nobel (1926).

○ **1939:** *Brown, Frank A. Jr. y O. Cunningham. Descubrimiento de la hormona inhibidora de la muda en el pedúnculo ocular de los crustáceos.*

Aunque C. Zeleny (1905) y otros habían comprobado que la extirpación del pedúnculo ocular acortaba el período entre dos mudas en los crustáceos, Brown y Cunningham fueron los primeros en demostrar que el efecto se debe a una hormona inhibidora de la muda, existente en la glándula del seno.

× **1939:** *Descubrimiento del celacanto.*

La captura de un ejemplar vivo de este pez primitivo (*Latimeria*) seguida más tarde por la de otros, ha permitido una revisión completa de este «fósil viviente» con respecto a su ascendencia sobre los anfibios y otras formas terrestres.

* **1939:** *Hörstadius, S. Análisis del esquema básico de la segmentación regular y en mosaico.*

El trabajo magistral de este investigador ha ayudado mucho a resolver las diferencias entre los huevos con segmentación regular (en los que cada uno de los primeros blastómeros puede dar lugar a un embrión completo) y los huevos con segmentación en mosaico (en los que los blastómeros aislados sólo producen fragmentos de embrión; también se denomina desarrollo determinado). Se ha observado que los huevos con segmentación

regular poseen dos tipos de sustancias que deben estar en las proporciones convenientes para producir embriones normales. Cada blastómero primario posee esta proporción adecuada, por lo que puede desarrollar un embrión completo. En los huevos con segmentación en mosaico, la capacidad reguladora está restringida a estados muy tempranos del desarrollo (anteriores a la segmentación), por lo que cada blastómero aislado sólo da lugar a un fragmento.

×□ **1939:** *Huxley, Julian. Concepto de clina en la variación evolutiva.*

Este concepto se refiere a variaciones graduales y continuas de los caracteres en un área extensa debido a adaptaciones a condiciones variables. La idea de los caracteres en gradiente ha resultado muy útil en el análisis de los mecanismos del proceso evolutivo, ya que tal variabilidad ayuda a explicar las fases iniciales en la transformación de una especie.

†‡ **1940:** *Landsteiner, Karl. y A.S. Wiener. Descubrimiento del factor Rh de la sangre.*

El conocimiento del factor Rh no sólo tiene importancia al resolver una enfermedad infantil antes mortal, sino que también ha facilitado muchos datos sobre las relaciones entre las razas humanas.

Landsteiner, Premio Nobel (1930).

△‡ **1941:** *Beadle, George W. y E.L. Tatum. Mutación bioquímica.*

Sometiendo el moño rojo del pan *Neurospora* a los rayos X se observó que los genes responsables de la síntesis de ciertas vitaminas y aminoácidos se inactivaban (mutaban), de modo que una estirpe de este moño que lleve genes mutantes ya no puede crecer si no se añaden las vitaminas y aminoácidos concretos al medio de crecimiento. Este descubrimiento —que las alteraciones de ciertos genes producen la falta de la correspondiente enzima biosintética— reveló por primera vez de forma precisa la relación entre los genes y las enzimas.

Premios Nobel (1958).

○ **1941:** *Cori, Carl F. y Gerty T. Cori. Ciclo metabólico del ácido láctico.*

La regeneración de las reservas musculares de glucógeno en los mamíferos, supone el paso de ácido láctico desde los músculos al hígado a través de la sangre, su conversión en glucógeno, la producción de glucosa sanguínea a partir del

glucógeno hepático y la síntesis de glucógeno muscular a partir de la glucosa sanguínea.

Premios Nobel (1947).

△○ **1941:** *Martin, A.J.P. y R.L.M. Synge. Desarrollo de la cromatografía.*

Valioso método para separar sustancias químicamente similares que se encuentran mezcladas. Se basa en la solubilidad diferente de un compuesto en las fases estática y móvil de un solvente. Las variantes del método incluyen la cromatografía de columna, en papel y en capa fina.

○ **1941:** *Szent-Györgyi, Albert. Papel del ATP en la contracción muscular.*

La demostración de que los músculos consiguen la energía necesaria para la contracción del ATP (adenosin trifosfato) ha contribuido a explicar muchos aspectos de la fisiología del músculo.

Premio Nobel (1937).

* **1942:** *McClellan, D. e I. M. Rowlands. Descubrimiento de la enzima hialuronidasa en los espermatozoides de mamífero.*

Esta enzima disuelve la sustancia cementante de las células foliculares que rodean al óvulo de los mamíferos y facilita la penetración del espermatozoide. Este descubrimiento no sólo ayuda a resolver algunos problemas del proceso de la fecundación, sino que también ofrece una explicación lógica en casos de esterilidad en los que una cantidad demasiado pequeña de espermatozoides puede no llevar la cantidad de enzima necesaria para abrir el paso a través de las células foliculares.

△ **1943:** *Claude, A. Aislamiento de los constituyentes celulares.*

Por centrifugación diferencial, Claude consiguió separar determinados componentes en forma relativamente pura, tales como mitocondrias, microsomas y núcleos. Estas investigaciones facilitaron inmediatamente un conocimiento más preciso de la naturaleza química de estos constituyentes celulares y contribuyeron a aclarar la estructura y fisiología de las mitocondrias, uno de los mayores triunfos de la Bioquímica celular.

Premio Nobel (1974).

* **1943:** *Holifreter, J. Síntesis de tejidos a partir de células aisladas.*

Disociando células de tejidos embrionarios de anfibios (disolviendo enzimáticamente o mediante otros agentes el cemento intercelular que mantiene uni-

das a las células) y formando con ellas una masa, se observó que, con el tiempo, las células se reúnen y forman el tipo de tejido del que procedían. Es una aplicación de los vertebrados del descubrimiento de Wilson con células de esponjas. Ello demuestra que, mediante algún mecanismo, las células son capaces de reconocer a otras células del mismo tipo.

‡ **1943:** *Sonneborn, T.M. Herencia extracelular.*

La opinión de que en el citoplasma del paramecio hay determinantes (plasmagenes) que son autorreproducibles y capaces de mutación que produzca variabilidad genética ha arrojado nueva luz sobre el papel del citoplasma en las pautas hereditarias.

△‡ **1944:** *Avery, O.T.C., C.M. MacLeod y M. McCarty. Hallazgo del agente responsable de la transformación bacteriana.*

Estos investigadores fueron capaces de demostrar que la transformación de bacterias no encapsuladas en bacterias con cápsula, era debida a fracciones de DNA procedentes de los desechos de bacterias encapsuladas destruidas, a las que se expusieron bacterias sin cápsula. Este descubrimiento clave probó, por primera vez, que el material básico de la herencia eran los ácidos nucleicos y no las proteínas y dio comienzo al estudio de la Genética molecular. Sin embargo, el profundo significado de las conclusiones de Avery sólo se reconoció de manera gradual.

△ **1945:** *Cori, Carl F. Influencia de las hormonas sobre la actividad enzimática.*

El delicado equilibrio que la insulina y la hormona diabética de la hipófisis ejercen sobre la actividad de la enzima hexoquinasa en el metabolismo de los hidratos de carbono ha abierto un nuevo campo sobre la acción reguladora de las hormonas sobre las enzimas.

Premio Nobel (1947).

□ **1945:** *Griffin, D. y R. Galambos. Desarrollo del concepto de ecolocación.*

La ecolocación es un tipo de percepción de objetos a distancia, en la que el eco de los sonidos es devuelto por los obstáculos y se percibe acústicamente. Estos investigadores observaron que los murciélagos generan sus propios ultrasonidos que se reflejan hacia sus propios oídos, de modo que son capaces de evi-

tar obstáculos en vuelo sin ayuda de la visión. Este trabajo constituye la culminación de una interesante serie de experimentos iniciada en 1793 por Spallanzani, quien pensó que los murciélagos evitaban los obstáculos en la oscuridad por reflexión de las ondas sonoras hacia sus oídos. Otros precursores del nuevo concepto fueron: C. Jurine (1794), quien probó que los oídos eran los principales órganos en la percepción; H.S. Maxin (1912), quien adelantó la idea de que los murciélagos utilizan sonidos de baja frecuencia, inaudibles para el oído humano; y H. Hartridge (1920), quien formuló la hipótesis de que los murciélagos emiten sonidos de alta frecuencia y de corta longitud de onda (ultrasonidos).

△ **1945:** *Lipmann, Fritz A. Descubrimiento de la coenzima A.*

El descubrimiento de esta importante coenzima hizo posible una mejor comprensión de la ruptura de las cadenas de ácidos grasos y posteriores conocimientos de las reacciones del ciclo de los ácidos tricarbónicos.

△ **1945:** *Porter, Keith R. Descripción del retículo endoplásmico.*

El retículo endoplásmico es una estructura citoplásmica muy compleja, que consiste en una red de túbulos y expansiones vesiculares anastomosados en el interior de la matriz citoplásmica. Asociado con el retículo existe un conjunto de gránulos densos de ribonucleoproteína y otros gránulos pequeños conocidos como microsomas, que son fragmentos del propio retículo. Este complejo retículo tiene una función importante en la síntesis de proteínas.

‡ **1946:** *Lederberg, J. y E.L. Tatum. Recombinación sexual en las bacterias.*

Estos investigadores encontraron que dos cepas diferentes de la bacteria *Escherichia coli* se podían conjugar e intercambiar material genético, produciendo una cepa que heredaba características de las dos cepas parentales. W. Hayes (1952) encontró que la recombinación se producía incluso después de que una de las cepas parentales hubiese muerto.

Premios Nobel (1958).

× **1946:** *Libby, Willard F. Datación de los fósiles por radiocarbono.*

La determinación de la edad por carbono radiactivo se basa en el hecho de que el carbono 14 en el organismo muerto se desintegra a la velocidad de 5560

años la primera mitad de los átomos; la mitad restante lo hace en los próximos 5560 años y así sucesivamente. Se da por supuesto que el isótopo está mezclado uniformemente en todas las células vivas y que los rayos cósmicos (que forman los isótopos) no han variado apreciablemente en períodos de muchos miles de años. El método posee una limitación de alrededor de 40 000 años.

Premio Nobel (1960).

× **1946:** *White, E. I. Descubrimiento del primitivo cordado fósil* *Jaymoytius*.

El descubrimiento de este fósil en los depósitos de las rocas del Silúrico en Escocia, arroja alguna luz sobre los primeros antepasados de los vertebrados, especialmente del origen de los agnatos actuales (mixines y lampreas). Hallazgos más recientes de otros fósiles de anápsidos, como *Mayomizon*, resultan ser muy similares a las actuales lampreas.

○ **1947:** *Holtz, P. Descubrimiento de la norepinefrina (noradrenalina)*.

Esta hormona (de efectos vasoconstrictores) se ha encontrado en la mayoría de los vertebrados y comparte con la epinefrina (de efectos metabólicos) las funciones de la parte cromafín de la glándula adrenal.

‡ **1947:** *McClintock, Barbara. Concepto de elementos genéticos móviles*.

Al estudiar el patrón de ciertas mutaciones en el maíz, McClintock dedujo que debían estar producidos por el movimiento de elementos genéticos («genes saltadores») en el genoma. Sus observaciones se ignoraron o se discutieron durante años, hasta que se descubrieron elementos genéticos móviles en bacterias en la década de los sesenta y en muchas clases de eucariontes en los setenta. Hoy sabemos que los genes transponibles contribuyen a explicar la enorme diversidad de anticuerpos en los vertebrados.

Premio Nobel (1983).

× **1947:** *Sprigg, R.C. Descubrimiento de un yacimiento fósil del Precámbrico*.

En las colinas de Ediacara, en el sur de Australia, se descubrió un depósito rico en fósiles del Precámbrico, que ha sido de particular interés debido a que la escasez de estos fósiles había producido interpretaciones vagas y dudosas acerca de la vida en el Precámbrico. Lo

más importante fue que los fósiles descubiertos correspondían a formas de cuerpos blandos, como medusas, corales blandos y gusanos segmentados, incluido el sorprendente *Spriggina*, que presenta relaciones con los trilobites. Los fósiles son preartrópodos, pero no preanélidos.

△ **1947:** *Szent-Györgyi, Albert. Concepto de la sustancia contráctil actinomio-sina*.

Este complejo proteico está constituido por dos componentes, actina y miosina, y se considera la fuente de la contracción muscular cuando se activa por el ATP. Ni la actina ni la miosina pueden contraerse aisladamente.

Premio Nobel (1937).

□ **1948:** *von Frisch, Karl. Mecanismos de comunicación en las abejas*.

Después de muchos años de paciente trabajo, von Frisch descifró el significado de las «danzas» de las abejas, que son patrones de conducta de los individuos que regresan a la colmena. Las danzas proporcionan información a las otras abejas sobre la localización del alimento y el agua y de posibles lugares para una nueva colmena, entre otras cosas.

Premio Nobel (1973).

□ **1948:** *Hess, Walter R. Localización de las pautas de impulso instintivo en el cerebro*.

Insertando electrodos a través del cráneo, fijándolos en ciertos lugares y manteniéndolos después de curada la herida, fue posible estudiar el cerebro de un animal en sus actividades ordinarias. Cuando una rata pudo autoestimularse automáticamente a voluntad, presionando una palanca, lo hizo con mucha frecuencia cuando el electrodo se situaba en la región hipotalámica del cerebro, lo que indicaba un centro de placer. De este modo, situando electrodos en diferentes centros, las ratas pueden satisfacer impulsos como la sed, el sexo y el hambre.

Premio Nobel (1949).

△ **1948:** *Hogeboom, G.H., W.C. Schneider y G.E. Palade. Aislamiento de las mitocondrias a partir de la célula*.

Se trata de un descubrimiento importante porque reveló la notable actividad enzimática de las mitocondrias en el ciclo de los ácidos tricarbóxicos. El papel que desempeñan las mitocondrias en la transferencia de energía ha justificado que se

denomine a estos corpúsculos de forma cilíndrica «la dinamo» de la célula.

Palade, Premio Nobel (1974).

△ **1949:** *de Duve, C. Descubrimiento de los lisosomas*.

Estas pequeñas partículas se identificaron primero químicamente y, más tarde (1955) morfológicamente por medio del microscopio electrónico. Contienen las enzimas necesarias para la digestión de los materiales captados por pinocitosis y fagocitosis y para la autodigestión del citoplasma. Cuando la célula muere, también se liberan sus enzimas que la destruyen (autólisis).

Premio Nobel (1974).

† **1949:** *Enders, J.F., F.C. Robbins y T.H. Weller. Cultivo celular de virus animales*.

Estos investigadores descubrieron que el virus de la poliomielitis puede crecer en cultivos de tejidos no nerviosos en lugar de estar restringido a sistemas hospedadores de animales de laboratorio o huevos de gallina fecundados.

Premios Nobel (1954).

○ **1949:** *von Euler, U.S. Papel de la norepinefrina como neurotransmisor*.

Von Euler aisló e identificó la norepinefrina como neurotransmisor del sistema nervioso simpático (1940). Más tarde, aisló y caracterizó gránulos de almacenamiento de norepinefrina en nervios y describió cómo estos gránulos captaban, almacenaban y liberaban esta sustancia.

Premio Nobel (1970).

‡ **1949:** *Pauling, Linus. Control genético de la estructura de las proteínas*.

Pauling y su equipo demostraron la existencia de una vinculación directa entre diferencias químicas específicas en las moléculas proteicas y las alteraciones de los genotipos. Usando hemoglobina de enfermos con anemia falciforme (producida por el estado homocigótico de un gen anormal), Pauling consiguió comprobar, mediante la electroforesis, una marcada diferencia en la conducta de esta hemoglobina en un campo eléctrico comparada con la de un heterocigoto o una persona normal.

Premio Nobel (1954).

○ **1949:** *Selye, Hans. Concepto del síndrome del estrés*.

En 1937, Selye comenzó sus experimentos, que condujeron a lo que denominó «síndrome de adaptación general». Esto implica las reacciones en cadena de

varias hormonas, tales como la cortisona y la ACTH, al luchar contra las condiciones de estrés a las que se enfrenta el organismo. Siempre que el nivel de estrés sobrepase los límites de estas defensas corporales, se pueden producir serios trastornos degenerativos.

△ **1950:** *Caspersson, T. y J. Brachet. Biosíntesis de las proteínas.*

Las investigaciones para resolver el problema vital de la síntesis proteica a partir de aminoácidos libres se llevaron a cabo a partir de los trabajos de Emil Fischer (1887) sobre la estructura de las proteínas. Muchos investigadores importantes como Bergmann, Lipmann y Schoenheimer habían contribuido al conocimiento de la síntesis proteica, pero Caspersson y Brachet fueron los primeros en señalar el relevante papel del ácido ribonucleico (RNA) en el proceso. La mayoría de las investigaciones en este campo han seguido desde entonces esta línea.

△ **1950:** *Chargaff, Erwin. Composición de bases del DNA.*

El descubrimiento de que la cantidad de purinas en el DNA es igual a la de pirimidinas, que la cantidad de adenina es igual a la de timina y que la cantidad de citosina es igual a la de guanina, allanó el camino al modelo de Watson y Crick. Las principales funciones del DNA son la replicación y el almacenamiento de la información genética.

□ **1950:** *Lorenz, Konrad. Desarrollo de la Etología.*

Lorenz es considerado como el fundador de la Etología, un enfoque biológico para el análisis de la conducta mediante el uso de un método comparativo y dando importancia a los factores innatos en el desarrollo del comportamiento. Sus clásicos estudios sobre el ganso gris llamaron la atención a la comunidad científica de habla inglesa en la década de los cincuenta, aunque el trabajo había comenzado en los años treinta.

Premio Nobel (1973).

□ **1950:** *von Frisch, Karl. Descubrimiento de la percepción de la luz polarizada por las abejas.*

Las abejas son capaces de detectar y dirigirse hacia la luz polarizada solar que llega a la Tierra por medio de células retinulares especializadas de un área pequeña y específica de sus ojos compuestos. Posteriormente, se ha demostrado que

algunos crustáceos, moluscos cefalópodos y peces teleosteos, así como diversos artrópodos terrestres, se pueden orientar según la luz polarizada.

△ **Década de los 50:** *Fischer, Edmond y Edwin Krebs. El papel de la fosforilación en la activación enzimática.*

Fischer y Krebs demostraron que la glucógeno fosforilasa se activaba y desactivaba con al añadir un grupo fosfato de forma reversible. Se sabe ahora que la fosforilación controla la actividad de cientos de enzimas, regulando funciones tan diversas como las respuestas hormonales, la contracción muscular, la respuesta inmunitaria y el crecimiento y la división celulares.

Premios Nobel (1988).

‡ **1950-1970:** *Elion, Gertrude B., y George H. Hitchings. Uso de los antimitabólicos de purina en quimioterapia.*

Algunos compuestos análogos a las purinas pueden actuar como antagonistas en el metabolismo del ácido nucleico haciendo que se dividan rápidamente las células o los virus. Esto ha permitido llegar a tratamientos para la leucemia aguda, gota, infecciones por herpesvirus y la prevención del rechazo en los trasplantes de órganos.

Premios Nobel (1988).

* **1950-1970:** *Levi-Montalcini, Rita y Stanley Cohen. Descubrimiento de los factores de crecimiento específicos de tejidos.*

Levi-Montalcini y Cohen descubrieron y caracterizaron el factor de crecimiento nervioso y el epidérmico, los cuales son necesarios para el crecimiento, desarrollo y mantenimiento de las células nerviosas y epidérmicas, respectivamente. Desde entonces se han descubierto numerosos factores de crecimiento que actúan sobre muchos tipos celulares. Algunos oncogenes derivan de genes para factores de crecimiento o para receptores de factor de crecimiento.

Premios Nobel (1986).

* **1952:** *Briggs, Robert y Thomas J. King. Demostración de la posible existencia de genotipos nucleares diferentes.*

La creencia de que todas las células de un organismo poseen la misma dotación genética se ha puesto en duda como resultado del trabajo de estos investigadores, que transplantaron núcleos de distintas edades y procedencias de blástulas y gástrulas tempranas a cigotos

anucleados, donde observaron desarrollos variables y anormales.

□ **1952:** *Kramer, G. Orientación de las aves según los cambios de posición del Sol.*

Kramer probó que las aves (estorninos y palomas) pueden aprender a encontrar su alimento de acuerdo con la posición del Sol. Observó que la orientación general de las aves se desplaza (cuando son expuestas a un sol artificial constante) a una velocidad que se puede predecir sobre la base de la corrección que hacen las aves para la rotación normal de la Tierra. Las aves son capaces de orientarse en una dirección definida con respecto al Sol cuando la luz de éste les alcanza directamente o se refleja por espejos. También son capaces de descubrir alimento en todo momento del día, lo que indica una capacidad de compensar el movimiento del Sol a través del cielo.

□ **1952:** *Palade, G.E. Análisis de la ultraestructura de las mitocondrias.*

El importante papel de las mitocondrias en los sistemas enzimáticos y en el metabolismo celular ha provocado muchas investigaciones sobre la estructura de estos orgánulos citoplasmáticos. Cada mitocondria posee dos membranas: la exterior es lisa y la interior presenta pequeños pliegues o crestas que se hunden hacia el interior de una matriz homogénea. Se han encontrado algunas modificaciones de este modelo.

Premio Nobel (1974).

△ **1952:** *Zinder, N. y J. Lederberg. Descubrimiento del principio de la transducción.*

La transducción es la transferencia de DNA de una célula bacteriana a otra por medio de un fago. Ocurre cuando un fago infectivo es portador de un pequeño fragmento de DNA de su desintegrado hospedador y lo traspassa a un nuevo hospedador, donde formará parte de la dotación genética de la nueva célula bacteriana.

Lederberg, Premio Nobel (1958).

‡△ **1953:** *Crick, Francis H.C., James D. Watson y Maurice H.F. Wilkins. Estructura química del DNA.*

Basándose en el conocimiento de la naturaleza química del DNA y en los estudios de difracción de rayos X realizados por Wilkins, Watson y Crick formularon la hipótesis de que el DNA está consti-

tuido por dos cadenas enrolladas una sobre la otra en una estructura helicoidal, con los pares de bases nitrogenadas unidas entre sí -adenina con timina y citosina con guanina-. Los genes se consideran como segmentos de estas moléculas, cuya secuencia de bases codifica los aminoácidos de una proteína. Cada una de estas cintas complementarias actúa como molde para formar una nueva cinta antes de la división celular. La hipótesis ha sido ampliamente aceptada y hoy en día está plenamente confirmada.

Premios Nobel (1962).

△ **1953:** *Palade, G.D. Descripción de los ribosomas citoplasmáticos.*

La descripción de estos orgánulos ricos en ácido ribonucleico (normalmente existentes en el retículo endoplásmico) representa uno de los descubrimientos clave en el desciframiento del proceso de la síntesis proteica. Los ribosomas (de aproximadamente 250 Å de diámetro), constituyen el lugar donde se produce la síntesis de proteínas. El número de ribosomas (polisomas) implicados en la síntesis de una proteína depende de la longitud del RNA mensajero y de la proteína que se está sintetizando.

Premio Nobel (1974).

○† **1953:** *Sperry, R.W. Independencia funcional de los hemisferios cerebrales.*

Separando los dos hemisferios corticales mediante la sección del haz de fibras nerviosas que los separa, Sperry desarrolló la técnica del «cerebro dividido», que utilizó para demostrar que las dos mitades cerebrales controlan grupos de actividades diferentes. Este investigador además aportó importantes contribuciones a la Neurobiología del desarrollo.

Premio Nobel (1981).

× **1953:** *Urey, Harold y Stanley Miller. Demostración de los posibles elementos primordiales de la vida.*

Exponiendo una mezcla de vapor de agua, amoníaco, metano e hidrógeno gaseoso a una descarga eléctrica (para simular la iluminación) durante varios días, estos investigadores observaron que se obtenían varias sustancias orgánicas complejas, como los aminoácidos glicina y alanina, al condensarse el vapor de agua. Esta demostración ofrece una teoría muy plausible para explicar cómo las primeras sustancias vitales surgieron a partir de la formación de compuestos orgánicos a partir de otros inorgánicos.

* **1954:** *Dan, J.C. Reacción acrosómica.*

En equinodermos, anélidos y moluscos se ha observado que la región acrosómica de los espermatozoides forma un filamento y libera en el momento de la fecundación una sustancia desconocida. Hay pruebas que parecen indicar que el filamento está asociado a la formación del cono de fecundación. Otros investigadores han descrito filamentos similares antes de que Dan publicara sus detalladas descripciones. El filamento (de 1 a 75 µm de longitud) puede desempeñar un papel importante en la penetración del espermatozoide dentro del citoplasma ovular.

△ **1954:** *Del Castillo, J. y B. Katz. Transmisión del impulso en la sinapsis.*

Estos investigadores demostraron que una sustancia química neurotransmisora se libera por el terminal presináptico en grupos multimoleculares discretos, o quantos, cada uno de los cuales contiene varios miles de moléculas.

Katz, Premio Nobel (1970).

○ **1954:** *Du Vigneaud, V. Síntesis de las hormonas de la hipófisis.*

Este investigador aisló las hormonas oxitocina y vasopresina del lóbulo posterior de la hipófisis. Ambas resultaron ser polipéptidos, y la oxitocina fue la primera hormona sintetizada artificialmente. La oxitocina contrae el útero durante el parto y estimula la producción de leche materna, y la vasopresina eleva la presión sanguínea y disminuye la producción de orina.

○ **1954:** *Huxley, H.E. y A.F. Huxley y J. Hanson. Modelo de los filamentos deslizando de la contracción muscular.*

Mediante el microscopio electrónico y la difracción de rayos-X, estos investigadores mostraron que las proteínas actina y miosina se encuentran como filamentos aislados que aparentemente producen la contracción por deslizamiento en presencia de ATP. El concepto ha sido ampliamente aceptado.

A.F. Huxley, Premio Nobel (1963).

△ **1954:** *Sanger, Frederick. Estructura de la molécula de insulina.*

La insulina es una hormona importante que se usa en el tratamiento de la diabetes. Fue la primera proteína de la que se conoció la secuencia completa de aminoácidos. Se observó que la molécula está constituida por 17 aminoácidos

distintos en 51 unidades. Aunque es una de las proteínas más pequeñas, su fórmula contiene 777 átomos.

Premio Nobel (1958).

* **1955:** *Kettlewell, H.B.D. La selección natural en acción: melanismo industrial de las mariposas.*

Utilizando técnicas de campo, Kettlewell fue capaz de demostrar una ventaja selectiva de los mutantes oscuros (melánicos) de una especie críptica de mariposa en áreas industriales de Gran Bretaña, donde los troncos de los árboles se habían ennegrecido por el hollín. Esta demostración significó una explicación evolutiva al aumento del melanismo en las polillas crípticas, que había sido detectado en las regiones industrializadas de todo el mundo, y constituye un ejemplo clásico de una fuerte presión selectiva.

△ **1955-1957:** *Kornberg, Arthur y S. Ochoa. Síntesis extracelular de ácidos nucleicos (in vitro).*

Añadiendo la enzima polimerasa, extraída de la bacteria *Escherichia coli*, a una mezcla de nucleótidos y a una pequeña cantidad de DNA, Kornberg fue capaz de producir DNA sintético. Ochoa sintetizó RNA de forma similar usando la enzima polinucleótido fosforilasa de la bacteria *Azotobacter vinelandii*. Ese significativo trabajo proporciona un conocimiento mayor del mecanismo de duplicación de los ácidos nucleicos en el interior de la célula.

Premios Nobel (1959).

○ **1956:** *von Békésy, Georg. Teoría ondulatoria de la audición.*

Helmholtz (1868) había propuesto la teoría de la resonancia para audición basándose en que cada fibra de la membrana basilar, que se ensancha desde la base de la cóclea al ápice, resuena en una frecuencia diferente. Von Békésy demostró que en la membrana basilar se inicia una onda móvil de vibración y que alcanza una vibración máxima en la zona apropiada de la membrana para esa frecuencia.

Premio Nobel (1961).

△ **1956:** *Borsook, H. y P.C. Zamecnik. Localización de la síntesis de proteínas.*

Al inyectar aminoácidos radiactivos en un animal encontraron que los ribosomas del retículo endoplásmico son el lugar donde se localiza la síntesis de proteínas.

‡ **1956:** Ingram, V.M. *Naturaleza de la mutación.*

Rastreado el cambio en una unidad de aminoácido entre más de trescientas unidades que constituyen la molécula de la hemoglobina, Ingram consiguió precisar la diferencia entre la hemoglobina normal y la forma mutante que produce la anemia de los hematíes falciformes (o *siklemia*).

△ **1956:** Sutherland, Earl W. y T.W. Rall. *Descubrimiento del AMP cíclico.*

Se trata de un agente mediador intracelular (adenosín-3'5'-monofosfato cíclico o AMP cíclico) presente en todos los tejidos animales. Los cambios en los niveles de AMP cíclico (por efecto de las hormonas) provocan diferentes efectos hormonales según el tipo de célula en el que se encuentren. El AMP cíclico se origina en una reacción metabólica en la que la enzima adenilciclase convierte ATP en AMP cíclico.

Sutherland, Premio Nobel (1971).

‡ **1956:** Tijo, J.H. y A. Levan. *Revisión del número cromosómico humano.*

Mediante cuidadosas técnicas citológicas se descubrió que el número diploide de cromosomas de la especie humana era 46, y no 48 como se había creído durante mucho tiempo.

△ **1957:** Calvin, Melvin. *Rutas químicas de la fotosíntesis.*

Mediante la utilización de carbono 14 radiactivo, Calvin y cols. fueron capaces de analizar paso a paso la incorporación de dióxido de carbono y la identidad de cada producto intermedio implicado en la formación de carbohidratos y proteínas por las plantas.

Premio Nobel (1961).

△ **1957:** Holley, Robert W. *Papel del RNA de transferencia en la síntesis de proteínas.*

Los nucleótidos de los RNA de transferencia difieren uno de otro sólo en sus bases. Holley ideó métodos que establecen con precisión los RNA de transferencia que transportan determinados aminoácidos al lugar de la síntesis proteica.

Premio Nobel (1968).

□ **1957:** Ivanov, A.V. *Análisis del filo Pogonóforos (gusanos barbudos).*

En 1900 se recogieron los primeros ejemplares de este filo, uno de los más recientemente descubiertos y evaluados en el Reino Animal. Las capturas se llevaron a cabo en aguas de Indonesia, mar

de Okhotsk, mar de Bering y océano Pacífico. Se encuentran principalmente en profundidades abisales. Inicialmente, se pensó que pertenecían a los deutérostomos, pero pruebas recientes indican que son protóstomos. Hasta el momento, se han descrito 80 especies agrupadas en dos órdenes.

△ **1957:** Perutz, Max F. y J.C. Kendrew. *Estructura de la hemoglobina.*

El análisis estructural de una molécula proteica globular compleja de 600 aminoácidos y 100 átomos dispuestos en una estructura tridimensional representa uno de los mayores triunfos de la Bioquímica. La mioglobina del músculo, que actúa como almacén de oxígeno y que presenta un único grupo hemo en vez de cuatro (hemoglobina), sólo contiene 150 aminoácidos.

Premio Nobel (1962).

□ **1957:** Sauer, E. *Navegación celeste de las aves.*

Sometiendo a las currucas del Viejo Mundo a diversos cielos nocturnos artificiales, con distintas posiciones de estrellas, Sauer fue capaz de demostrar que las aves usan las estrellas para guiarse en sus migraciones.

○ **1958:** Lerner, A.B. *Descubrimiento de la melatonina en la glándula pineal.*

Lerner y su equipo descubrieron que la producción de melatonina en la glándula pineal aumenta en la oscuridad y disminuye con la luz. La actividad de esta hormona es importante en la regulación de las funciones gonadales, influidas por el fotoperíodo, y su descubrimiento supone un gran avance en la comprensión del funcionamiento de la glándula pineal.

△ **1958:** Meselson, M. y F.W. Stahl. *Confirmación «in vivo» del mecanismo de duplicación del DNA.*

En realidad fue una confirmación del proceso autocopiativo del DNA de acuerdo con el esquema estructural de Watson y Crick. Estos investigadores descubrieron que transfiriendo bacterias marcadas con nitrógeno 15 pesado a un medio de cultivo con nitrógeno 14 ligero, las bacterias resultantes poseían un DNA intermedio entre el pesado y el ligero, como cabría esperar según la hipótesis de Watson y Crick.

○ **1959:** Burnet, F. Macfarlane. *Hipótesis inmunitaria de la selección clonal.*

Uno de los aspectos más difíciles de resolver de la respuesta inmunitaria

adquirida ha sido cómo explicar genéticamente la capacidad de generar anticuerpos específicos contra la enorme variedad de antígenos potenciales. N.K. Jerne sugirió que la información necesaria para producir los anticuerpos estaba presente en el hospedador antes de la exposición de los antígenos. Burnet sugirió que poseemos una gran variedad de células productoras de anticuerpos, cada una de las cuales existe en número tan reducido que sus productos no pueden ser detectados. Al quedar el organismo expuesto a una sustancia extraña (antígeno), se selecciona el clon de células que puede fabricar anticuerpos específicos, clon que se multiplica rápidamente de manera que el anticuerpo aumenta hasta niveles detectables. Un corolario a la teoría lo constituye el hecho de que, si el organismo se encuentra en estado embrionario o es joven, puede reconocer los antígenos como propios y el sistema inmunitario no responde. Esto fue confirmado por P. Medawar.

Burnet y Medawar, Premios Nobel (1960); Jerne, Premio Nobel (1984).

○ **1959:** Butenandt, A.F.J. *Identificación química de una feromona.*

Butenandt y su equipo analizaron químicamente la primera feromona, una sustancia de atracción sexual en la mariposa de la seda (*Bombyx mori*). Denominada bombykol, se trata de un alcohol doblemente insaturado con 16 átomos de carbono. Desde entonces, se ha determinado la naturaleza química de numerosas feromonas.

‡ **1959:** Ford, C.E., P.A. Jacobs y J.H. Tijo. *Bases cromosómicas de la determinación del sexo en el hombre.*

Al descubrir que ciertos defectos genéticos estaban asociados a una constitución anormal de los cromosomas somáticos, fue posible determinar que los genes masculinos de la especie humana estaban situados en el cromosoma Y. Según esto, una combinación XXY (47 cromosomas en vez de 46) produce varones estériles (síndrome de Klinefelter) y una combinación XO (45 cromosomas) da lugar al síndrome de Turner, de mujeres inmaduras.

× **1959:** Leakey, Mary D. *Descubrimiento del homínido fósil Australopithecus (Zinjanthropus) boisei.*

Este fósil es una forma robusta del género *Australopithecus*, de cerebro pequeño y mandíbulas grandes, descu-

bierto por Dart (1925). Actualmente, su posición es motivo de controversia: algunos lo consideran como una especie distinta de *A. africanus*, mientras que otros opinan que *A. africanus* y *A. boisei* son respectivamente las hembras y los machos de una especie politépica.

△† **Años cincuenta a la actualidad:** Bennacerraf, B., J. Dausset y G. Snell. *Genética y función del complejo de histocompatibilidad principal (MCH)*.

Este complejo de genes codifica antígenos de la superficie celular. Estos antígenos tienen una importancia crítica en diversas interacciones entre células, como el rechazo de órganos transplantados y la cantidad de inmunorrespuesta. Aún queda mucho trabajo por hacer antes de que podamos conocer completamente el papel del MCH en la inmunidad.

Premios Nobel (1980).

Premios Nobel (1986).

○ **1959-1960:** Yalow, Rosalyn y S.A. Berson. *Desarrollo de los radioinmunoensayos*.

El desarrollo de esta técnica hizo posible por primera vez la medida directa de pequeñas cantidades de hormona en una mezcla compleja de proteínas, como por ejemplo, un suero. Una hormona marcada radiactivamente se mezcla con un anticuerpo específico para dicha hormona, junto con una muestra del problema. El compuesto marcado compite con el no marcado para formar el complejo antígeno-anticuerpo, y la cantidad a medir se obtiene por comparación con una curva estándar preparada a partir de cantidades conocidas de hormona no marcada. La técnica fue descrita originariamente para la insulina, pero se ha extendido rápidamente a otras hormonas, revolucionando la Endocrinología.

Yalow, Premio Nobel (1977).

△ **1960:** Hurwitz, J., A. Stevens y S. Weiss. *Síntesis enzimática del RNA mensajero*.

El conocimiento del código de DNA y su relación con la síntesis de proteínas (ribosomas) fue posible cuando se descubrió que una enzima, la RNA polimerasa, era responsable de la síntesis de RNA a partir de un molde de DNA.

△ **1960:** Jacob, François y Jacques Monod. *Hipótesis del operón*.

La hipótesis del operón es un modelo para la regulación de la síntesis enzimática en los procariontes. El modelo

propone que la sutileza de la regulación supone un sistema inductor que permite a los genes estructurales sintetizar las enzimas necesarias y un sistema represor que interrumpa o impida la síntesis de enzimas no necesarias.

Premios Nobel (1965).

△ **1960:** Strell, M. y R.B. Woodward. *Síntesis de la clorofila A*.

Strell y Woodward, con la ayuda de varios colaboradores, resolvieron este problema, que había sido el objetivo de los químicos orgánicos durante generaciones.

Woodward, Premio Nobel (1965).

□ **1960:** Tinbergen, Niko. *Desarrollo del concepto de imágenes de reconocimiento específico en predadores*.

Los estudios de Tinbergen sobre las aves canoras de los bosques de coníferas de Alemania supusieron mucho en la fundación de la ciencia de la Etología.*

Premio Nobel (1973).

† **Década de los 60:** Thomas, E. Donall y Joseph Murray. *Primeros trasplantes de órganos y tejidos realizados con éxito en donantes no emparentados*.

Anteriormente, los trasplantes de órganos entre donantes que no fueran gemelos idénticos eran imposibles debido al rechazo inmunitario de los tejidos. El descubrimiento de métodos para suprimir el rechazo inmunitario y la tipificación de los tejidos basados en el complejo de histocompatibilidad principal (para encontrar a los donantes adecuados) incrementó notablemente la tasa de trasplantes realizados con éxito.

Premios Nobel (1990).

△ **1961:** Hurwitz, J., A. Stevens y S.B. Weiss. *Confirmación del RNA mensajero*.

El RNA mensajero transcribe directamente el mensaje genético del DNA nuclear y se traslada al citoplasma, donde se asocia a cierto número de ribosomas, partículas submicroscópicas que contienen proteínas y un RNA estructural no específico. Aquí, las moléculas de RNA mensajero sirven de patrón para la disposición de los aminoácidos, según la secuencia correspondiente a las instrucciones codificadas transportadas por aquél.

* N. del T. La palabra *Etología* había sido introducida en el lenguaje biológico (1884) por el francés E. Geoffroy Saint-Hilaire, aunque este autor la empleaba con un significado similar al de Ecología, como estudio del «ambiente y costumbres» de un animal.

‡△ **1961:** Jacob, François y Jacques Monod. *Papel del RNA mensajero en el código genético*.

La transmisión de información desde el código del DNA, en los genes, hasta los ribosomas representa un importante paso en el desciframiento del código, y estos investigadores establecieron ciertos supuestos para confirmar la hipótesis que, en general, han sido apoyados por la mayoría de los científicos.

Premios Nobel (1965).

○ **1961:** Miller, J.F.A. *Función de la glándula timo*.

Conocida desde hace tiempo como un órgano transitorio, que persiste durante las primeras etapas del crecimiento de los animales, el timo se considera hoy como un centro vital de la producción y el desarrollo de ciertos linfocitos (células-T). Estas células son muy importantes en la respuesta inmunitaria en vertebrados.

△ **1961:** Mitchell, Peter. *Hipótesis del enlace quimiosmótico para la formación del ATP*.

Aunque se sabe que la oxidación de la moléculas alimenticias en la célula produce la síntesis de ATP a partir de ADP y fosfato inorgánico, el mecanismo molecular de la reacción todavía no está claro. Las pruebas actuales apoyan la hipótesis quimiosmótica que sugiere que la energía derivada del transporte electrónico sirve para bombear iones hidrógeno a través de la membrana mitocondrial interna, iniciando activamente un gradiente electroquímico. El gradiente de iones hidrógeno se conecta entonces con un complejo ATP-ásico en la membrana interna, proporcionando la energía libre necesaria para formar el enlace fosfato de alta energía.

‡△ **1961:** Nirenberg, Marshall W. y J.H. Matthaei. *Desciframiento del código genético*.

Añadiendo un RNA sintético, compuesto únicamente por nucleótidos de uracilo, a una mezcla de aminoácidos, estos investigadores obtuvieron un polipéptido formado solamente por fenilalanina. Suponiendo un código basado en tripletes, se llegó a la conclusión de que el código del RNA para la fenilalanina era UUU, y su complementario en el DNA, AAA. Este fue el comienzo de la decodificación.

Nirenberg, Premio Nobel (1968).

○ **1962:** *Copp, Harold. Descubrimiento de la calcitonina.*

Esta hormona peptídica se produce en las glándulas ultimobranquiales (vertebrados inferiores) o sus derivados embrionarios, las células parafoliculares de la glándula tiroides (mamíferos), disminuye los niveles de calcio en sangre e incrementa su captación por las células hepáticas, oponiéndose a la acción de la paratohormona.

Δ‡ **1962-1972:** *Arber, W., H.P. Smith y D. Nathans. Descubrimiento, aislamiento y caracterización de las endonucleasas restrictivas.*

El uso de estas enzimas bacterianas ha resultado esencial en el reciente avance espectacular de la genética molecular y la tecnología del DNA recombinante. Arber tiene el mérito de haber predicho la existencia de estas enzimas; Smith, el de aislar la primera endonucleasa restrictiva y describir su reacción y Nathans, el de aplicar estas enzimas en estudios de regulación y organización génica.

Premios Nobel (1978).

× **1964:** *Hamilton, W.D. Conceptos de selección de la prole y adaptación completa.*

El problema de las castas neutras en los insectos sociales había destruido o desaharado las hipótesis evolutivas de Lamarck y Darwin. Sin embargo, Hamilton demostró que el peculiar sistema de reproducción de la mayoría de los insectos sociales con castas neutras (haplodiploidía, con machos haploides) producía una situación en la que individuos hermanos podían mostrar más genes comunes entre sí que comparándose con su propia progenie. Por consiguiente, el ayudar a criar a la «prole» (hermanas) puede resultar más adaptativo, desde el punto de vista de los propios genes (adaptación completa), que criar los propios descendientes (adaptación individual). Estas ideas se han extendido a los comportamientos sociales de varias especies —tanto de vertebrados como de invertebrados— y suponen un núcleo fundamental en el naciente campo de la Sociobiología.

× **1964:** *Hoyer, B.H., B.J. McCarthy y E.T. Bolton. Filogenia y secuencia del DNA.*

Estos investigadores presentan pruebas de que existen ciertas homologías entre las secuencias de nucleótidos del DNA entre formas tan diferentes como

los peces y el hombre. Estas secuencias pueden representar genes que se han mantenido con pocos cambios a lo largo de la historia de los vertebrados. Posibles expresiones fenotípicas pueden ser la simetría bilateral, la notocorda, la hemoglobina y otras.

Δ‡ **1966:** *Khorana, H.G. Prueba de las asignaciones en el código genético.*

Usando codones alternos (CUC y UCU) en una cadena de RNA artificial, Khorana fue capaz de sintetizar un polipéptido de aminoácidos alternos (leucina y serina) para los que codifican, respectivamente, estos codones.

Premio Nobel (1968).

Δ **1967:** *Katz, Bernard y R. Miledi. Entrada de calcio en las sinapsis nerviosas.*

Estos investigadores propusieron que la llegada de un potencial de acción a un terminal presináptico produce un flujo de calcio que facilita la unión de las vesículas sinápticas con la membrana presináptica.

□ **1967:** *Mac Arthur, Robert H. y E.O. Wilson. Ecología teórica.*

La base de la teoría ecológica la constituyen modelos matemáticos junto con estudios de campo. Esto está bien expuesto en la «Teoría de la Biogeografía de las islas» por McArthur y Wilson. Mediante los métodos de su libro y los trabajos de muchos otros científicos ha sido posible determinar el equilibrio de las especies, el número de extinciones y otros factores en las islas. Este punto de vista ha supuesto una revelación en los estudios ecológicos.

Δ‡ **1967:** *Plashne, M. Aislamiento del primer represor.*

Los represores son sustancias proteicas, supuestamente formadas por genes reguladores, que funcionan impidiendo a un gen estructural fabricar sus productos cuando la célula no los necesita.

□ **1968:** *Goodall, Jane. Comportamiento de los chimpancés en libertad.*

Se llevó a cabo un estudio completo a largo plazo de la conducta social de los primates en el campo, proporcionando ímpetu y estímulo para un gran número de estudios similares sobre otros primates.

Δ† **Décadas de los 60 y 70:** *Bergström, S., B. Samuelsson y J. Vane. Caracterización de las prostaglandinas.*

Las prostaglandinas son transmisores químicos de señales intra e intercelula-

res. Están implicadas en una gran variedad de funciones fisiológicas y patológicas. Bergström aisló prostaglandinas y determinó sus estructuras, Samuelsson estableció su síntesis y metabolismo y Vane encontró que el endotelio vascular produce una prostaglandina (prostaciclina) que inhibe la agregación de las plaquetas.

Premios Nobel (1982).

Δ **Décadas de los 60 y 70:** *Gilman, Alfred y Martin Rodbell. Descubrimiento de las proteínas G.*

Muchos señalizadores químicos (como las hormonas, factores de crecimiento o los neurotransmisores), se unen a receptores específicos en la superficie celular. El efecto en la célula de muchos de estos señalizadores tiene lugar durante la síntesis del AMP cíclico. La transducción de la señal viene mediada por una proteína que requiere GTP para ser activa (proteína G).

Premios Nobel (1994).

○ **Décadas de los 60 y 70:** *Hubel, D.H. y T.N. Wiesel. Comprensión de la visión estereoscópica.*

El análisis del procesamiento de la imagen en el ojo y el cerebro ha abierto un nuevo campo en la fisiología de la visión.

Premios Nobel (1981).

○Δ **1970:** *Edelman, Gerald M. y R.R. Porter. Estructura de la gammaglobulina.*

Usando tumores de mieloma (los cuales contienen inmunoglobulinas proteicas puras), estos investigadores trabajaron durante varios años hasta obtener un análisis completo de la gran molécula de gammaglobulina formada por 1320 aminoácidos y 19 996 átomos, con un peso molecular de 150 000.

Premios Nobel (1972).

Δ **1970:** *Temin, H.M. y D. Baltimore. Demostración de la síntesis de DNA a partir de moldes de RNA.*

Muchos virus poseen RNA en vez de DNA como material genético y no se conocía cómo el RNA vírico podía entrar en la célula huésped e inducir a fabricar más moléculas de RNA vírico. Independientemente, Temin y Baltimore encontraron una DNA polimerasa dependiente de RNA en virus con RNA: según esto, los virus con RNA se reproducen penetrando en la célula huésped y produciendo una copia de DNA a partir del

molde de RNA; entonces los mecanismos celulares producen nuevas partículas víricas a partir del molde de DNA.

Premios Nobel (1975).

‡* **Décadas de los 70 y 80:** Tonegawa, Susumu. *Mecanismo de la diversidad de anticuerpos*.

El sistema inmunitario del cuerpo puede producir cantidades enormes de anticuerpos diferentes contra la multitud de antígenos con los que se puede encontrar. Explicar genéticamente esta diversidad de anticuerpos ha sido el principal reto de la Inmunología. Las mutaciones somáticas, las copias múltiples de segmentos génicos y las redistribuciones de los genes tienen cada uno su papel en la diversidad de los anticuerpos.

Premio Nobel (1987).

Δ **1971:** Berg, P., D. Jackson y R. Symons. *DNA recombinante*.

Una molécula de DNA de un virus bacteriano y otra de un virus de un tumor animal fueron abiertas por una endonucleasa restrictiva y después empalmadas entre sí. Este fue el primer DNA recombinante obtenido de dos organismos distintos.

Berg, Premio Nobel (1980).

ΔO **1971:** Cheung, W.Y. *Descubrimiento de la calmodulina*.

Esta proteína ligada al calcio interacciona reversiblemente con el calcio intracelular para formar un complejo que regula un amplio espectro de actividades celulares.

† **1971-1973:** Cormack, A.M. y G.N. Hounsfield. *Invencción de la tomografía axial computarizada (TAC escáner)*.

Esta técnica de diagnóstico por rayos X produce imágenes claras de las estructuras corporales internas. Un problema básico fue cómo obtener medidas exactas del coeficiente de atenuación de los rayos para todos los puntos de la región que es objeto de examen. Tanto Cormack como Hounsfield desarrollaron soluciones matemáticas al problema.

Premios Nobel (1979).

× **1972:** Gould, Stephen J. y J. Eldridge. *Concepto de equilibrio interrumpido*.

Esta hipótesis propone que las especies permanecen sin alterarse durante largos períodos de tiempo, hasta que, repentinamente, un proceso evolutivo rápido produce una especie distinta. Dado que la hipótesis supone una alternativa (puntualismo) al ortodoxo gra-

dualismo darwiniano, ha provocado un vivo debate entre los evolucionistas.

○Δ **1972:** Jerne, Niels K. *Hipótesis de la regulación antidiotipo del sistema inmunitario*.

Tras el descubrimiento de J. Oudin y H. Kunkel de que los propios anticuerpos llevan sitios específicos (idiotipos) que estimulan la producción de otros anticuerpos contra ellos (antiidiotipos), Jerne propuso que la regulación del sistema inmunitario estaba mediada por una compleja red de anticuerpos. La unión de los anticuerpos entre sí puede ser estimulante o supresora. Actualmente hay evidencias considerables que apoyan este concepto.

Premio Nobel (1984).

Δ **1972:** Singer, S.J. y G.L. Nicolson. *Modelo del mosaico fluido de las membranas biológicas*.

La membrana plasmática de las células contiene una capa bimolecular de lípidos, cuya superficie está interrumpida por proteínas. Algunas proteínas, denominadas extrínsecas, están unidas a la superficie lipídica, mientras que otras, llamadas intrínsecas, penetran en la bicapa, atravesando completamente la membrana. Este modelo continúa siendo el más ampliamente aceptado para la estructura de la membrana.

○ **1972:** Woodward, R.B. y A. Eschenmoser. *Síntesis de la vitamina B₁₂*.

La vitamina B₁₂ es la última vitamina que se ha sintetizado. Su compleja molécula no está constituida por polímeros; han sido necesarios nuevos métodos de química orgánica antes de poder proceder a su síntesis. Contiene iones cobalto.

□ **1973:** *Ley de las especies amenazadas*.

Esta legislación general, creada en 1966 y ampliada en 1973, es la primera ley nacional de los Estados Unidos que concierne exclusivamente a la vida silvestre, decretada con fines puramente altruistas. La ampliación consiste en la prohibición específica de proyectos con fondos federales que amenacen especies en peligro de extinción o sus hábitat. Aproximadamente 400 especies de animales y plantas han sido incluidas en la lista de especies amenazadas.

Δ **1974:** Brown, M. y J. Goldstein. *Descubrimiento del receptor LDL en la superficie celular*.

Las células del cuerpo captan el colesterol, componente esencial de las mem-

branas celulares, asociado a una lipoproteína de baja densidad (LDL). El descubrimiento de la presencia de un receptor para LDL en la superficie celular fue esencial, ya que este proceso tuvo importantes implicaciones para la comprensión de la endocitosis de otras macromoléculas. Brown y Goldstein también descubrieron la regulación intracelular del metabolismo del colesterol y clonaron el gen para el receptor LDL, con lo que fueron capaces de deducir la estructura molecular del receptor.

Premios Nobel (1985).

Δ **1975:** Miller, J. y P. Lu. *Alteración de la secuencia de aminoácidos*.

Reemplazando los aminoácidos naturales por otros conocidos en la proteína represora lac, estos investigadores fueron capaces de determinar qué aminoácidos eran necesarios para las diversas funciones de este represor.

Δ† **1975:** Milstein, Cesar y G. Köhler. *Técnica del hibridoma y anticuerpos monoclonales*.

Los hibridomas son células formadas por hibridación de células de mieloma (de tumores del sistema inmunitario) con linfocitos. Cada hibridoma produce un clon de células hijas idénticas, que fabrican los mismos anticuerpos. Los anticuerpos monoclonales son de gran utilidad en la investigación y en el diagnóstico y poseen un gran potencial para el tratamiento de las enfermedades.

Premios Nobel (1984).

Δ **1975:** Sanger, J.W. *Migración de los cromosomas en las fibras del huso acromático*.

Se descubrió que las proteínas del músculo contráctil (actina y miosina) estaban implicadas en la migración de los cromosomas a lo largo de las fibras del huso. Se han encontrado haces de actina en las fibras del huso acromático.

Δ **1975-1977:** Gilbert, W., A. Maxam y F. Sanger. *Métodos para la determinación de la secuencia de bases del DNA*.

Los métodos prácticos para la determinación de la secuencia de bases en el DNA tienen muchas aplicaciones en genética molecular y en la tecnología del DNA.

Gilbert y Sanger, Premios Nobel (1980).

Δ **1976-1980:** Neher, Erwin y Bert Sakmann. *Desarrollo de la técnica de "patch clamp"*.

El «patch clamp» es una técnica para medir los movimientos de los iones a través de áreas muy pequeñas de la membrana celular. Se extrae un trozo de membrana celular con una pipeta de 0,5 µm de diámetro y se pueden registrar los cambios producidos por canales de iones individuales. Esta técnica ha revolucionado la Neurología y la Biología celular.

Premios Nobel (1991).

† 1976: Bishop, J. Michael y Harold E. Varmus. *Descubrimiento de los oncogenes*.

Los genes que producen cáncer (oncogenes) derivan de genes normales (protooncogenes) que desempeñan funciones en la células sanas.

Premios Nobel (1989).

*†Δ 1977: Roberts, Richard, Philip Sharp y otros. *Descubrimiento de los intrones y exones en el DNA*.

Roberts y Sharp, junto con otros miembros de sus equipos de investigación, demostraron que los genes sufren interrupciones de largos fragmentos de DNA que no especifican ninguna estructura proteica. Las secciones que codifican una proteína fueron denominadas exones, y las tiras no codificantes que intervenían, intrones.

Premios Nobel (1993).

*† 1978: Lewis, Edward B. *Descubrimiento de los genes homeóticos*.

Lewis identificó una serie de genes de control en *Drosophila* que parecían regular la actividad de otros genes. Más tarde conocidos como genes homeóticos, ahora sabemos que tienen un alto grado de conservación y que desempeñan funciones similares en una amplia gama de organismos.

Premio Nobel (con C. Nüsslein-Volhard y E. Wieschaus) (1995).

1979: Álvarez, W., L. W. Álvarez, F. Asaro y H. V. Michel. *Se observa en el registro fósil como los impactos de asteroides causan extinciones masivas*.

Niveles anormales de iridio en los estratos de rocas del Cretácico/Terciario sugieren que los impactos en la Tierra de los asteroides han estimulado la extinción masiva que se produjo en dicha época. Estudios posteriores con cuarzo tratado, hollín y esférulas en las capas del Cretácico/Terciario en todo el mundo, mantuvieron los pronósticos sobre la hipótesis del impacto de asteroides. Los impactos de asteroides pueden haber mandado

una gran cantidad de polvo a la atmósfera produciendo oscuridad y temperaturas frías, ocasionalmente lluvia ácida, incendios, efecto invernadero etc., poniendo por ello en peligro a muchas especies. La hipótesis del asteroide se puede tener en cuenta para otras extinciones masivas del registro fósil, pero ésta permanece aún en controversia.

*† 1980: Nüsslein-Volhard, Christiane y Eric Wieschaus. *Descubrimiento de los genes que controlan la activación de los genes homeóticos*.

Grupos de genes a los que denominaron genes «espacio», «pareados» y «de polaridad», descubiertos en *Drosophila*, y que fueron denominados genes homeóticos. Como los homeóticos, estos genes están altamente conservados. Miles de investigadores están ahora analizando estos genes y genes de la misma familia en ratones, pollos, cebras, peces, humanos y otros organismos.

Premio Nobel (con E. B. Lewis) (1995).

*†Δ Década de los 80: Smith, Michael. *Mutagénesis localizada*.

Smith logra una técnica por medio de la cual un investigador podría producir un DNA con una mutación específica en un lugar determinado codificada por un cierto aminoácido, y así produciría una proteína concreta. Esta técnica es utilizada, virtualmente, por todo el mundo en ingeniería proteica y biología molecular.

Δ 1981: *Análisis secuencial del DNA mitocondrial humano*.

Esta investigación de un equipo del England Medical Research Council reveló que el genoma mitocondrial humano contiene 16 569 pares de bases. En este genoma se encuentra la información para producir dos RNA ribosómicos, 22 RNA de transferencia y 13 proteínas distintas.

× 1982-1986: Vrba, Elisabeth, Stephen J. Gould, Niles Eldredge y otros. *Expansión jerárquica de la teoría evolutiva darwiniana*.

La explicación causal del cambio evolutivo se extiende para incluir los procesos selectivos que actúan a los distintos niveles de complejidad biológica (los genes, el organismo, las especies) y a diferentes escalas del tiempo evolutivo. El fenómeno de la segregación (supervivencia diferencial y reproducción de individuos que varían) está conceptualmente separado de la selección, una causa de segregación basada en la interacción de

individuos que cambian (genes, organismos, especies) y sus respectivos entornos. Este descubrimiento refina y amplía nuestro conocimiento sobre los procesos evolutivos.

Δ* 1982-1984: Altman, Sidney y Thomas R. Cech. *Descubrimiento de la catálisis del RNA*.

Un dogma anterior mantenía que las proteínas eran responsables de toda la actividad enzimática. El descubrimiento de que los intrones de RNA podían ser traducidos en ausencia de RNA precursor y que algunos RNA tenían propiedades catalíticas en ausencia de proteína, ha dado paso a la creencia de que la mayoría o todo el RNA se sintetiza mediante RNA catalítico (ribozimas).

Premios Nobel (1989).

□Δ†× 1986: Mullis, Kary B. *Reacción en cadena de la polimerasa*.

Esta técnica bioquímica puede aumentar los genes seleccionados in vitro de una muestra de DNA genómico. Esto mejora en gran medida nuestra habilidad para obtener secuencias de DNA para genes de interés, incluso de muestras de DNA degradado. Las aplicaciones incluyen el análisis de secuencias de DNA en organismos fósiles y la obtención de DNA de muestras sanguíneas para estudios forenses.

Premio Nobel (con M. Smith) (1993).

LIBROS Y PUBLICACIONES QUE HAN INFLUIDO DE FORMA NOTABLE EN EL DESARROLLO DE LA ZOOLOGÍA

Aristóteles. 336-323 a. C. De anima, Historia animalium, De partibus animalium y De generatione animalium. Estas obras biológicas del pensador griego han ejercido una enorme influencia en el pensamiento biológico durante siglos.

Vesalius, Andreas. 1543. De fabrica corporis humani. Esta obra constituye la base de la anatomía moderna, y supuso una ruptura con la tradición de Galeno. Sus representaciones de los objetos anatómicos, como los músculos, no han sido superadas. Además trató la anatomía como un todo en acción, punto de vista aceptado por la mayoría de los actuales anatomistas.

Fabricius of Aquapendente. 1600-1621. De formato foetu y De formatione ovi pulli. Esta fue la primera obra ilustrada sobre

- embriología, y se puede decir que inicia el estudio moderno del desarrollo embrionario.
- Harvey, William. 1628. Essay on the motion of the heart and the blood. *Este gran trabajo constituye una de las primeras explicaciones exactas, en términos físicos, de un importante proceso fisiológico. Inició un método experimental de observación que dio impulso a la investigación en todos los campos de la Biología.*
- Descartes, René. 1637. Discurso del método. *Este ensayo filosófico proporcionó un gran estímulo para lograr una interpretación mecánica de los fenómenos biológicos.*
- Buffon, Georges. 1749-1804. Histoire naturelle. *Esta obra extensa, en muchos volúmenes, reunió hechos de la historia natural en un estilo popular y agradable. Impulsó grandemente el estudio de la naturaleza. Muchos grandes pensadores biológicos como Erasmo, Darwin y Lamarck fueron influidos por sus generalizaciones *.*
- Linnaeus, Carolus. 1758. Systema naturae. *Este trabajo constituye la base para la clasificación de animales y plantas. Con pocas modificaciones, los principios taxonómicos establecidos en ella se han adoptado universalmente por todos los biólogos.*
- Wolff, Caspar Friedrich. 1759. Theoria generationis. *En esta obra se propuso por primera vez la teoría de la epigénesis, opuesta a la de la preformación, tan ampliamente apoyada hasta el trabajo de Wolff.*
- von Haller, Albrecht. 1760. Elementa physiologiae. *Extenso resumen de diversos aspectos de la fisiología que influyó en el pensamiento fisiológico durante muchos años. Algunos conceptos básicos se siguen considerando válidos, especialmente los relativos al sistema nervioso.*
- Malthus, Thomas R. 1798. Essay on population. *Este trabajo estimuló el pensamiento evolutivo en personas como Darwin y Wallace.*
- De Lamarck, Jean Baptiste. 1809 Philosophie zoologique. *Esta publicación fue de gran importancia, porque llamó la atención de los biólogos sobre el problema del papel del ambiente como factor de evolución. La creencia de Lamarck de que todas las especies proceden de otra especie constituye una de las primeras afirmaciones claramente establecidas de la modificabilidad de las especies, aunque su teoría del uso y del desuso no sea aceptada por la mayoría de los biólogos.*
- Cuvier, Georges. 1817. Le règne animal. *Amplio trabajo que se ocupa de la clasificación y estudio comparativo de las estructuras animales. Sus láminas siguen teniendo valor, pero el plan general de la obra fracasa por no creer en la evolución, y por su fe en la doctrina de las catástrofes geológicas. El libro, sin embargo, ha ejercido una enorme influencia sobre el pensamiento zoológico contemporáneo.*
- von Baer, Karl Ernst. 1828-1837. Entwicklungsgeschichte der Thiere. *En esta importante obra se sientan los principios fundamentales de la formación de las capas germinales y de la semejanza de las correspondientes fases en el desarrollo de los embriones, principios que han resultado básicos para la embriología moderna.*
- Audubon, John J. 1827-1838. The birds of America. *La obra máxima de la ornitología que ha servido de modelo para todas las monografías que se ocupan de un grupo específico de animales. Las láminas, obra maestra de un artista, no han sido superadas.*
- Lyell, Charles. 1830-1833. Principles of geology. *Este trabajo ejerció una profunda influencia sobre el pensamiento biológico, ya que barrió la teoría del catastrofismo y preparó el camino para una interpretación evolutiva de los fósiles y de las formas surgidas de ellos.*
- Beaumont, William. 1833. Experiments and observations on the gastric juice and the physiology of digestion. *En esta obra clásica, las observaciones que hizo Beaumont sobre diversas funciones del estómago preparó el camino para las brillantes investigaciones de Pavlov, Cannon y Carlson, de generaciones posteriores.*
- Müller, Johannes. 1834-1840. Handbook of physiology. *Los principios expuestos en esta obra del mayor de los fisiólogos han sentado las bases para el desarrollo de la fisiología.*
- Darwin, Charles. 1839. Journal of researches (Voyage of the Beagle). *La obra descubre el entrenamiento y desarrollo del naturalista y el material que le condujo a la formulación de su concepto de la evolución.*
- Schwann, Theodor. 1839. Mikroskopische Untersuchungen über die Uebereinstimmung in der Struktur und dem Wachstum der Thiere und Pflanzen. *En esta obra clásica se presentan los principios básicos de la doctrina celular.*
- Kölliker, Albrecht. 1852. Mikroskopische Anatomie. *Fue el primer texto de Histología que contiene aportaciones de máxima importancia en este campo. Muchas de las descripciones histológicas de Kölliker no han necesitado corrección. Muchas de sus opiniones biológicas estaban muy por encima de su época.*
- Maury, Matthew F. 1855 The physical geography of the sea. *Este trabajo ha sido a menudo considerado como el primer texto de Oceanografía. Este tratado se esforzó en la integración del conocimiento que entonces se poseía sobre las mareas, vientos, corrientes, profundidades, circulación, etc. La obra de Maury representa un punto de partida para el fascinante estudio de los océanos y ha estimulado las investigaciones en este campo.*
- Virchow, R. 1858. Die Cellular pathologie. *En esta obra Virchow hizo por primera vez una clara distinción entre los tejidos normales y enfermos y demostró la naturaleza real de las células patológicas. La obra también representa el fin de la vieja patología humoral que se mantuvo durante tanto tiempo.*
- Darwin, Charles. 1859. On the origin of species. *Una de las obras más influyentes publicadas hasta hoy en Biología. Aunque basada en la idea de que la selección natural es el factor más importante en la evolución, la influencia del libro se debe a la gran cantidad de pruebas evolutivas que presenta. También estimuló el desarrollo de un conocimiento constructivo sobre un tema que era vago y confuso antes de Darwin.*
- Marsh, George P. 1864. Man and nature: physical geography as modified by human action. *Un trabajo que tuvo una pronta e importante influencia en el movimiento conservacionista en América.*
- Mendel, Gregor. 1866. Versuche über Pflanzenhybriden. *Cuidadosamente, mediante técnicas de control de polinización y análisis estadístico, dio una explicación científica que ha influido en todos los genetistas después*

*N. del T. Una obra notable, antecesora de la de Buffon, fue la «Historia Natural y Moral de las Indias» (Sevilla 1590), del jesuita español José de Acosta, en la que se emite una notable hipótesis evolucionista para explicar las diferencias faunísticas entre América y el Viejo Mundo. Además describió con precisión el "mal de altura", que padeció en sus ascensiones a los Andes del Perú, y que ha sido importante para comprender la adaptabilidad fisiológica del transporte de oxígeno por parte de la hemoglobina.

- del redescubrimiento, en 1900, de sus trabajos clásicos sobre las leyes básicas de la herencia.
- Owen, Richard. 1866. *Anatomy and physiology of the vertebrates. La obra contiene una gran cantidad de observaciones personales sobre la estructura y fisiología de los animales, y algunos de los conceptos básicos sobre la estructura y función, como los de homología y analogía, se definen en este libro por vez primera.*
- Brehm, Alfred E. 1869. *Tierleben. Las numerosas ediciones de esta obra durante varios años dan idea de su importancia como una historia natural general.*
- Bronn, Heinrich G. (editor). 1873 hasta hoy. *Klassen und Ordnungen des Tier-Reichs. Este gran trabajo está formado por monografías exhaustivas sobre varios grupos de animales realizados por numerosos especialistas. Su publicación ha durado muchos años y es uno de los trabajos zoológicos publicados más valiosos.*
- Balfour, Francis M. 1880. *Comparative embryology. Constituye un resumen completo de la labor embriológica, tanto sobre vertebrados como invertebrados, que se había publicado hasta la fecha. A menudo se considera como el comienzo de la Embriología moderna.*
- Semper, Karl. 1881. *Animal life as affected by the natural conditions of existence. Este trabajo fue el primero en plantear los puntos de vista de la ecología moderna y sentó las bases para muchos conceptos ecológicos que tienen probada importancia en el desarrollo posterior de este campo de estudio.*
- Bütschli, Otto. 1889. *Protozoen (Bronn's Klassen und Ordnungen des Tier-Reichs). Esta monografía ha sido de la máxima importancia para los investigadores de los protozoos. Ninguna obra a escala similar ha sido publicada desde entonces en este campo.*
- von Hertwig, Richard. 1892. *Lehrbuch der Zoologie. Este texto ha resultado ser una fuente de material incalculable para muchas generaciones de zoólogos. Sus ilustraciones se han utilizado en otras obras ampliamente.*
- Weismann, August. 1892. *Das Keimplasma. Weismann predijo, por razones puramente teóricas, la necesidad de la meiosis o reducción de los cromosomas en el ciclo de la célula germinal, postulado que fue rápidamente confirmado citológicamente por otros autores.*
- Hertwig, Oskar. 1893. *Zelle und Gewebe. En esta obra se establece una distinción clara entre la Histología como ciencia de los tejidos y la Citología como ciencia de la estructura y función celulares. La Citología como ciencia por derecho propio data realmente de esta época.*
- Korschelt, E. y K. Heider. 1893. *Lehrbuch der vergleichende Eientwicklungsgeschichte der wirbellosen Thiere, 4 vols. Tratado que ha constituido un valioso instrumento para todos los investigadores del difícil campo de la embriología de los invertebrados.*
- Wilson, Edmund B. 1896. *The cell in development and heredity. Esta obra y posteriores ediciones constituyen el trabajo más destacado en su género en lengua inglesa. Su influencia en el desarrollo de la citogenética nunca será apreciada en todo lo que vale y, como resumen de numerosas investigaciones en el campo de la citología, ha sido un instrumento de suma utilidad.*
- Pavlov, Ivan. 1897. *Le travail des glandes digestives. Esta obra constituye un hito fundamental en el estudio del aparato digestivo, pues describe muchos de los hoy clásicos experimentos efectuados por Pavlov, como son la técnica de la bolsa gástrica y la velocidad de las secreciones gástricas.*
- De Vries, Hugo. 1901. *Die Mutationstheorie. La creencia de que la evolución es el resultado de cambios bruscos o mutaciones la adelantó este autor, al que habitualmente se le atribuye la iniciación sobre las causas de la evolución.*
- Sherrington, Charles. 1906. *The integrative action of the nervous system. Los conceptos de neurofisiología sentados en esta obra, especialmente el concepto de la acción integradora del sistema nervioso, persisten como bases de la moderna neurofisiología.*
- Garrod, Archibald. 1909. *Inborn errors of metabolism. Este libro precursor demostró que ciertas enfermedades congénitas se producen por genes defectuosos que son incapaces de producir enzimas necesarias para el funcionamiento normal. Constituye la base de la genética bioquímica, la cual fue posteriormente impulsada por el trabajo de Beadle y Tatum.*
- Henderson, Lawrence J. 1913. *The fitness of the environment. Este libro ha destacado de modo específico la reciprocidad entre la naturaleza viva y no viva y cómo la materia orgánica se adapta a su medio inorgánico. Ha ejercido una influencia considerable en el estudio de los aspectos ecológicos de la adaptación.*
- Shelford, Victor E. 1913. *Animal communities in temperate America. Este trabajo fue pionero en el campo de la ecología de las comunidades bióticas.*
- Bayliss, William M. 1915. *Principles of genetic physiology. Si un libro clásico debe reunir las exigencias de un análisis y de una síntesis magistrales en la suma de los que se sabe sobre una disciplina determinada, esta gran obra merece ser mencionada.*
- Matthew, W.D. 1915. *Climate and evolution. Matthew, al contrario que Wegener, supuso la posición de los continentes como permanente. Explicó la distribución de plantas y animales por dispersión entre continentes a través de franjas de tierra, como el istmo de Bering entre Asia y Alaska y el istmo de Panamá entre América Central y América del Sur. Las ideas de Matthew dominaron el pensamiento biogeográfico hasta el restablecimiento de las hipótesis de Wegener en los 60 y 70.*
- Morgan, Thomas, H., A.H. Sturtevant, C.B. Bridges y H.J. Muller. 1915. *The mechanism of Mendelian heredity. Este libro lleva a cabo un análisis y una síntesis de la herencia mendeliana formulada desde el punto de vista de las investigaciones de estos autores, que hacen época. Esta obra clásica será siempre una pieza fundamental en nuestra interpretación moderna de la herencia.*
- Wegener, Alfred. 1915. *The origin of continents and oceans. En la primera edición (alemana) de este libro, Wegener desarrolló la idea de la deriva continental. La interpretación de Wegener de la historia de los continentes perdió sus adeptos durante varias décadas, pero resurgió con el apoyo de los trabajos geofísicos (tectónica de placas) en los años sesenta y setenta. Los biogeógrafos actualmente recurren a la hipótesis de Wegener para explicar la distribución de muchos grupos de plantas y animales.*
- Doflein, F. 1916. *Lehrbuch der Protozoenkunde, ed. 6 (revisado por E. Reichenow, 1949). Tratado modelo sobre los protozoos. Sus numerosas ediciones han resultado muy valiosas para todos los investigadores de este campo.*
- Thompson, D'arcy W. 1917. *Growth and form. En este trabajo pionero, el autor intentó reducir la gran diversidad de lo*

viviente a modelos y diseños de tipo general.

- Kukenthal, W. y T. Krumbach. 1923. Handbuch der Zoologie. *Extenso tratado moderno de zoología que estudia todos los filos. La obra ha constituido un instrumento inapreciable para todos los zoólogos que se han interesado en el estudio de un grupo particular.*
- Fisher, Ronald A. 1930. Genital basis of natural selection. *Este trabajo ha ejercido una enorme influencia en la síntesis moderna de los mecanismos evolutivos que surgieron en los años treinta.*
- Dobzhansky, Theodosius. 1937. Genetics and the origin of species. *El gran cambio en la explicación del mecanismo de la evolución que surgió hacia 1930 está bien analizado en este libro del maestro del evolucionismo. Desde que se publicó este trabajo han aparecido otras síntesis de esta nueva teoría biológica sobre problemas evolutivos pero ninguna ha superado en claridad y fina integración esta obra de Dobzhansky.*
- Spemann, Hans. 1938. Embryonic development and induction. *En esta publicación el autor recopila sus investigaciones, que han resultado muy fructíferas para la embriología experimental.*
- Hyman, Libbie H. 1940. The invertebrates: Protozoa through Ctenophora. 1951. Platyhelminthes and Rhynchocoela, The acoelomate Bilateria. 1951. Acanthocephala, Aschelminthes, and Entoprocta, the pseudocoelomate Bilateria. 1955. Echinodermata, the coelomate Bilateria. 1959. Smaller coelomate groups: Chaetognata, Hemichordata, Pogonophora, Phoronida, Ectoprocta, Brachiopoda, Sipunculida. The coelomate Bilateria. 1967. Mollusca I. *Esta serie de volúmenes es el trabajo monumental de un solo autor y es la única en su género escrita en inglés que abarca todos los invertebrados. Es un modelo por lo exhaustiva, por su exactitud y por su agudeza analítica; constituye una referencia esencial para todos los profesores e investigadores de zoología de los invertebrados.*
- Schrödinger, Erwin. 1945. What is life?. *La explicación de la vida desde el punto de vista físico y la popularidad de la idea de un "código" genético químico, proporcionaron una nueva perspectiva de los fenómenos biológicos, también expresada en las corrientes*
- revolucionarias de la biología molecular.*
- Lack, David. 1947. Darwin's finches. *Este clásico, escrito varios años después de la visita de Lack a las islas Galápagos, introduce la teoría de la competición en la ecología animal, enfatiza la importancia del aislamiento ecológico en la especiación y proporciona un modelo coherente para la radiación adaptativa.*
- Grassé, P.P. (ed.) 1948. Traité de Zoologie. *Comprende una serie de monografías realizadas por varios especialistas en invertebrados y vertebrados. Puesto que es relativamente reciente y comprensible, resulta una obra valiosa para todos los estudiantes que deseen información detallada de los diversos grupos animales.**
- Allee, W.C., A.E. Emmerson, O. Park, T. Park, y K.P. Schmidt. 1949. Principles of animal ecology. *Los principios básicos que se presentan en este exhaustivo tratado constituyen un hito dentro de la Ecología.*
- Blum, H.F. 1951. Time's arrow and evolution. *En este libro, Blum estudia la relación entre la segunda ley de la termodinámica (flecha del tiempo) y la evolución orgánica, y reconoce que la mutación y la selección natural han quedado restringidas a ciertas vías de acuerdo con la ley, aunque estos dos factores parezcan contravenir el principio de la orientación de la dirección de los sucesos en el tiempo.*
- Tinbergen, Niko. 1951. The study of instinct. *Presenta las perspectivas e interpretaciones teóricas clásicas de los primeros etólogos, especialmente K. Lorenz. Este trabajo orientó el interés de los científicos americanos sobre la conducta animal hacia la etología, dando lugar a enfoques tanto en contra como a favor de esos puntos de vista.*
- Crick, Francis H.C. y James D. Watson. 1953. Genetics implications of the structure of deoxyribonucleic acid. *El descubrimiento de la estructura de la molécula de DNA ha constituido la pieza angular para explicar la replicación genética y el control de las estructuras y funciones celulares.*
- Simpson, George G. 1953. The major features of evolution. *Dentro de una síntesis lógica de la teoría evolutiva moderna, el autor extrae sus pruebas de la paleontología, la genética de poblaciones y la sistemática. Este libro, junto con su obra anterior «Tempo and mode in evolution», ha influido grandemente en nuestro pensamiento sobre los mecanismos evolutivos dentro de los esquemas de la selección natural.*
- Burnet, F. MacFarlane. 1959. The clonal selection theory of acquired immunity. *Fue una importante teoría nueva para explicar la especificidad de la inmunorrespuesta adquirida, reemplazando en gran medida la teoría formulada por Haurowitz en 1930.*
- Carson, Rachel L. 1962. Silent spring. *Aunque dirigido a un público profano, este libro polémico ha sido muy útil al aumentar la conciencia pública sobre el peligro que supone para el ecosistema el uso indiscriminado de pesticidas.*
- Mayr, Ernst. 1963. Animal species and evolution. *Este lúcido y profusamente documentado hito en el estudio de la evolución, contribuyó a clarificar e integrar la emergente teoría sintética de la evolución.*
- Watson, James D. 1965. Molecular biology of the gene. *Con quizá el más claro tratamiento de lo que es la biología molecular, este importante libro introdujo este campo a la nueva generación de investigadores en genética molecular.*
- Williams, George C. 1966. Adaptation and natural selection. *Este didáctico y perspicaz trabajo, con su explicación razonada de la adaptación y su convincente defensa de la selección natural tuvo gran influencia al clarificar el papel de la selección natural en el cambio evolutivo.*
- MacArthur, R.H. 1972. Geographical ecology. *Uno de los libros más importantes de ecología teórica aparecido de los años setenta.*
- Gurdon, Jhon B. 1974. The control of gene expression in animal development. *Gurdon desarrolló un sistema experimental a partir de los primeros experimentos de trasplante nuclear de Briggs y King, que le capacitaban para transferir información genética de un animal a otro. Sus estudios resumidos en este influyente trabajo, postulan que el núcleo de las células embrionarias no experimenta alteraciones o pérdida del material genético durante el desarrollo.*
- Lewontin, Richard C. 1974. The genetic basis of evolutionary change. *Este libro*

*N. del T. El profesor Pierre-Paul Grassé, fallecido en 1985, con casi 90 años de edad, ha sido seguramente el último gran zoólogo de saber enciclopédico. Su enorme *Traité de Zoologie* se inició en 1948, concebido para desarrollarse en 17 volúmenes que se han transformado en 37 y aún quedan varios en período de impresión. Los trabajos de investigación de Grassé versan sobre termitas y otros insectos sociales, y también sobre los protozoos simbioses de termitas.

promocionó el estudio del polimorfismo proteico para medir la cantidad de variación genética presente en poblaciones naturales. El desarrollo de teorías alternativas de polimorfismo neutral según el balance de la selección natural está cubierto en detalle. Los métodos descritos en este libro por primera vez han hecho posible estudios a gran escala de genética de poblaciones en poblaciones naturales de animales.

Wilson, Edward O. 1975. *Sociobiology: the new synthesis. Revisión de campos en rápido desarrollo como la biología del comportamiento, la ecología de la conducta y la genética de poblaciones. Wilson intenta sentar bases para una nueva ciencia biológica utilizando conceptos desarrollados en estas disciplinas hasta ahora independientes, dedicándose a analizar comportamientos sociales a todos los niveles filogenéticos.*

Gould, Stephen Jay. 1977. *Ontogeny and phylogeny. Este libro reexamina el antiguo problema de las relaciones entre el desarrollo del organismo y la evolución, y revitaliza este campo. Numerosos estudios de heterocronía —cambios evolutivos en la coordinación del desarrollo del organismo— siguieron a la publicación de este libro, y proporcionó la mayor parte de nuestro conocimiento sobre evolución de la morfología e historia de vida en animales.*

APÉNDICE B

Estructura básica de la materia

En este Apéndice se proporciona una breve introducción para aquellos estudiantes que no hayan recibido un curso de química básica o para aquellos que deseen revisar la materia.

ELEMENTOS Y ÁTOMOS

Toda materia está compuesta de **elementos**, que son sustancias que no se pueden dividir subsiguientemente por medio de reacciones químicas ordinarias. Sólo se conocen 92 elementos naturales, pero éstos se pueden combinar mediante enlaces químicos para dar un número enorme de compuestos diferentes. Se designan los elementos por una o dos letras derivadas de su nombre latino o vulgar (Tabla B-1). Los elementos están formados por unidades simples, denominadas **átomos**, que son los componentes más pequeños en los que un elemento se puede subdividir por medios químicos normales. La combinación de los átomos de un elemento entre sí o con cada uno de los átomos de otros elementos, mediante enlaces químicos, forma las **moléculas**, que cuando están formadas por átomos de dos o más clases diferentes de elementos, constituyen un **compuesto**.

En una fórmula química, el símbolo de un elemento representa un átomo del elemento y los átomos adicionales se indican por números colocados de modo conveniente. Así, el nitrógeno atmosférico es N_2 (cada molécula está compuesta de dos átomos de nitrógeno) y el agua es H_2O (dos átomos de hidrógeno y uno de oxígeno en cada molécula), y así sucesivamente.

PARTÍCULAS SUBATÓMICAS

Un átomo está formado por partículas subatómicas, de las que hay tres que necesariamente nos conciernen: protones, neutrones y electrones. Cada átomo consta de un núcleo, cargado positivamente, rodeado de un grupo de electrones, cargados negativamente (Figura B-1). El núcleo, que

Tabla B-1		Algunos de los elementos más importantes en los organismos vivos	
Elemento	Símbolo	Número atómico	Peso atómico aproximado
Carbono	C	6	12
Oxígeno	O	8	16
Hidrógeno	H	1	1
Nitrógeno	N	7	14
Fósforo	P	15	31
Sodio	Na	11	23
Azufre	S	16	32
Cloro	Cl	17	35
Potasio	K	19	39
Calcio	Ca	20	40
Hierro	Fe	26	56
Yodo	I	53	127

contiene la mayor parte de la masa del átomo, está formado por protones y neutrones, juntos todos ellos en un volumen muy pequeño. Estas dos partículas tienen aproximadamente la misma masa, y cada una es aproximadamente 2000 veces más pesada que un electrón. Los protones llevan cargas positivas y los neutrones no tienen carga (son neutros). Aunque el número de protones en el núcleo es el mismo que el de electrones que le rodean, el número de neutrones puede variar. Para cada protón cargado positivamente en el núcleo hay un electrón de carga negativa. La carga total del átomo es neutra.

El **número atómico** de un elemento es igual al número de protones de su núcleo, mientras que la **masa atómica** es igual, aproximadamente, al número de protones más el número de neutrones (la explicación de por qué la masa atómica no es exactamente igual a los protones más los neutrones se puede encontrar en cualquier texto de introducción a la Química). La masa de los electrones se puede despreciar porque sólo es $1/1836$ de la masa de un protón o de un neutrón.

ISÓTOPOS

Es posible que dos átomos del mismo elemento tengan igual número de proto-

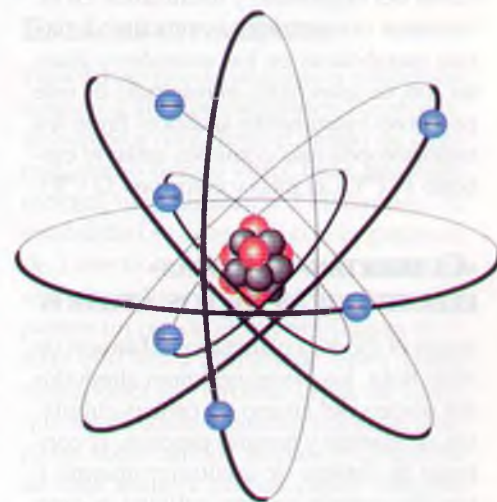


Figura B-1

Estructura de un átomo. Sistema planetario de electrones, con carga negativa, alrededor de un núcleo denso de protones positivos y neutrones sin carga.

nes en su núcleo, pero un número diferente de neutrones. Tales formas diferentes, con el mismo número de protones pero distinta masa atómica, reciben el nombre de **isótopos**. Por ejemplo, la forma del hidrógeno predominante en la Naturaleza tiene 1 protón y ningún neutrón (1H) (Figura B-2). Otra forma, el deuterio (2H) tiene 1 protón y 1 neutrón. El

**Figura B-2**

Tres isótopos del hidrógeno. De los tres isótopos, el hidrógeno 1 constituye un 99,98 % de todo el hidrógeno y el deuterio (hidrógeno pesado) es aproximadamente el 0,02 %. El tritio es radiactivo y únicamente se encuentran pequeñas cantidades en el agua. Los números indican los pesos atómicos aproximados. La mayor parte de los elementos son mezclas de isótopos (por ejemplo, el estaño tiene nada menos que diez).

tritio (^3H) tiene 1 protón y 2 neutrones. Algunos isótopos son inestables y sufren una desintegración espontánea, con emisión de una o más de tres tipos de partículas o radiaciones: rayos gamma (una forma de radiación electromagnética), rayos beta (electrones) y rayos alfa (núcleos de helio cargados positivamente al estar despojados de sus electrones). Estos isótopos inestables se dice que son **radiactivos**. Mediante el uso de radioisótopos, los biólogos son capaces de rastrear los movimientos de los elementos a través del organismo y localizarlos en él. Nuestros conocimientos actuales de las vías metabólicas en los animales y plantas son, en gran parte, el resultado de este poderoso instrumento analítico. Entre los radioisótopos más comunes están el carbono 14 (^{14}C), el tritio y el fósforo 32 (^{32}P).

«CUBIERTAS» O «CAPAS» ELECTRÓNICAS DE LOS ÁTOMOS

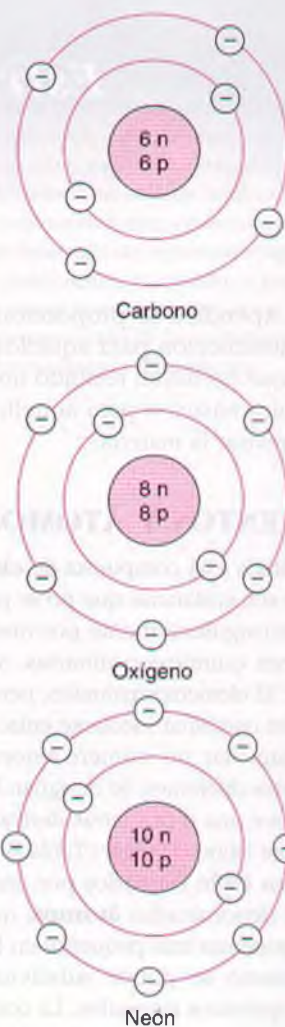
Según el modelo planetario del átomo de Niels Bohr, los electrones giran alrededor del núcleo del átomo en órbitas circulares, de energía y tamaño precisos. El conjunto de órbitas de cualquier energía y tamaño constituye una cubierta o capa electrónica. Esta representación simplificada del átomo se ha modificado grandemente por comprobaciones experimentales más recientes; ya no se supone que existan las trayectorias definidas de los electrones, y la cubierta electrónica se considera una ancha región difusa del espacio en torno al núcleo más que una estrecha cubierta externa de radio definido.

Sin embargo, el viejo modelo planetario todavía es útil para interpretar los fenómenos químicos. El número de capas concéntricas necesarias para contener los electrones de un elemento varía dependiendo del elemento. Cada capa contiene

un número máximo de electrones. La primera, la más próxima al núcleo, puede contener un máximo de 2 electrones, y la segunda capa también tienen un número máximo, pero el átomo no puede tener más de 8 electrones en su capa exterior. Las capas internas se llenan primero y, si no hay suficientes electrones para llenar todas las capas, la última queda incompleta. El hidrógeno tiene 1 protón en su núcleo y 1 electrón en su órbita única, pero ningún neutrón. Puesto que su cubierta puede contener 2 electrones, tiene una capa incompleta. El helio tiene 2 electrones en su única cubierta y su núcleo está formado por 2 protones y 2 neutrones. Como esa disposición de 2 electrones en la cubierta del helio es el número máximo para ella, la cubierta queda cerrada e impide toda actividad química. No se conoce compuesto alguno de helio. El neón es otro gas inerte (químicamente inactivo) debido a que su capa externa contiene 8 electrones, el número máximo (Figura B-3). Sin embargo, se pueden producir compuestos estables de xenón (otro gas inerte) con flúor y oxígeno, bajo condiciones especiales. El oxígeno tiene un número atómico de 8. Sus 8 electrones están situados: 2 en la primera capa y 6 en la segunda (Figura B-3). Es químicamente activo y forma compuestos con casi todos los elementos, exceptuando los gases inertes.

ENLACES QUÍMICOS

Según se ha dicho anteriormente, los átomos se unen entre sí mediante enlaces químicos para formar moléculas; los átomos de cada elemento forman moléculas entre sí o con átomos de otros elementos de manera determinada, que depende del número de electrones en sus órbitas externas.

**Figura B-3**

Capas electrónicas de tres átomos comunes. Puesto que ningún átomo puede tener más de 8 electrones en su capa más externa y 2 en la capa más interna, el neón es químicamente inactivo. Sin embargo, las segundas capas del carbono y del oxígeno, con 4 y 6 electrones, respectivamente, están abiertas, por lo que estos elementos son inestables electrónicamente y reaccionan cuando se ponen en contacto con átomos adecuados. Las propiedades químicas de los átomos vienen determinadas por su capa exterior de electrones.

ENLACES IÓNICOS

Los elementos reaccionan de forma que puedan alcanzar una configuración estable de electrones en sus capas externas. El número de electrones en la capa externa varía de 0 a 8. Tanto con 0 como con 8 en esa capa, el elemento es inactivo químicamente. Cuando hay menos de 8 electrones externos, el átomo tiende a perder o ganar electrones para tener una capa externa de 8. De ello resulta un

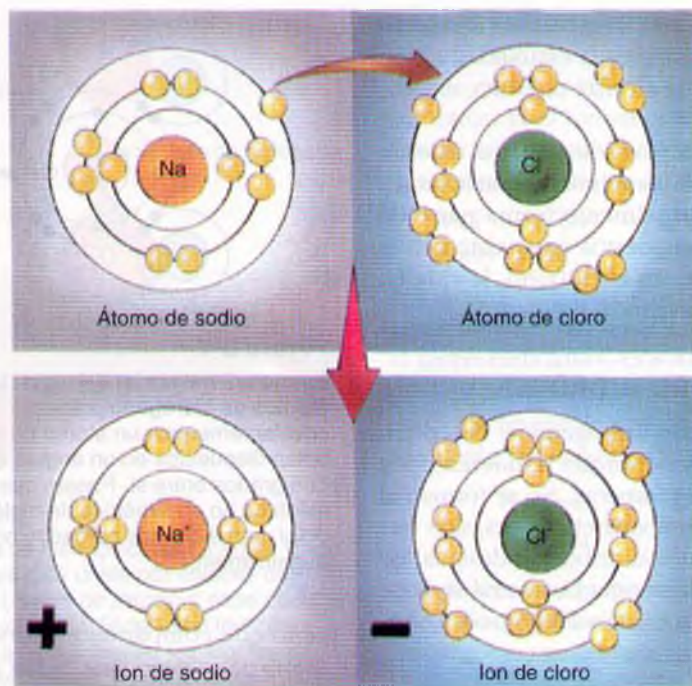


Figura B-4

Enlace iónico. Cuando un átomo de sodio y uno de cloro reaccionan para formar una molécula, se transfiere un único electrón de la capa externa del sodio a la capa externa del cloro. Esto de lugar a que la capa exterior o segunda (la tercera ahora está vacía) del sodio tenga 8 electrones y también tenga 8 electrones el cloro en su capa tercera o externa. El compuesto que se forma entonces es el cloruro sódico (NaCl). Por la pérdida de un electrón, el sodio se convierte en un ion positivo y por la ganancia de un electrón el cloro se convierte en un ion negativo. Este enlace iónico es la gran fuerza electrostática que actúa entre los iones cargados positiva y negativamente.

átomo con carga eléctrica neta, que se denomina **ion**. Los átomos con 1 a 3 electrones en la capa externa tienden a perderlos y se cargan positivamente debido al exceso de protones en el núcleo. Los átomos con 5 a 7 electrones en la órbita externa tienden a adquirir electrones de otros átomos, resultando cargados negativamente por tener mayor número de electrones que de protones. Los iones positivos y los negativos tienden a unirse.

Todo átomo tiende a completar su capa externa para aumentar su estabilidad en presencia de otros átomos. Examinemos cómo 2 átomos con órbitas externas incompletas, el sodio y el cloro, pueden interactuar para llenar sus capas externas. El sodio, con 11 electrones, tiene 2 en la primera capa, 8 en la segunda y solamente 1 en la tercera, que está muy incompleta; si se perdiera esta tercera capa de electrones, la segunda se convertiría en capa externa y produciría un átomo estable. El cloro, con 17 electrones, tiene 2 en la primera capa, 8 en la segunda y 7 en la tercera, incompleta. El cloro tiene que ganar

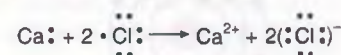
un electrón para completar su capa exterior y quedar estable. Claramente, la transferencia del electrón de la capa externa del sodio a la incompleta tercera capa del cloro proporciona la estabilidad simultánea a ambos átomos.

El sodio, ahora con 11 protones, pero con sólo 10 electrones, se hace electropositivo (Na^+). Al adquirir 1 electrón del sodio, el cloro contiene 18 electrones, pero sólo 17 protones, entonces el cloro se convierte en un ion cloro electronegativo (Cl^-). Puesto que las cargas distintas se atraen, se ha formado una gran fuerza electrostática, llamada **enlace iónico** (Figura B-4). El compuesto iónico formado, cloruro sódico, se puede representar en notación de puntos como:



El número de puntos muestra el número de electrones presentes en la capa externa del átomo: 7 en el caso del átomo de cloro neutro y 8 en el ion cloro; 1 en el caso del átomo neutro de sodio y ninguno en el ion sodio.

Si un elemento con 2 electrones en su capa externa, como el calcio, reacciona con el cloro, entonces tiene que cederlos ambos, uno a cada uno de dos átomos de cloro, y el calcio pasa a doblemente positivo:



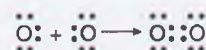
Los procesos que implican la **pérdida de electrones** se llaman reacciones de **oxidación**; los que implican **ganancia de electrones** son reacciones de **reducción**. Puesto que los dos tipos de reacciones de oxidación y reducción ocurren simultáneamente, cada uno de estos procesos es, en realidad, una «hemirreacción». La reacción completa se llama de **óxido-reducción** o, simplemente, reacción **redox**. La terminología se presta a confusión, por cuanto las reacciones de oxidación-reducción implican transferencia de electrones, más bien que (necesariamente) una reacción con el oxígeno. Sin embargo, es más fácil aprender el sistema que intentar cambiar lo establecido.

ENLACES COVALENTES

También se puede alcanzar la estabilidad cuando 2 átomos comparten electrones. Volvamos a considerar el átomo de cloro que, como hemos visto, tiene una capa externa incompleta de 7 electrones. La estabilidad se consigue con la ganancia de 1 electrón. Una de las vías para conseguirlo es que 2 átomos de cloro *compartan* un par de electrones (Figura B-5). Para ello, los 2 átomos de cloro deben superponer sus terceras capas de forma que los electrones puedan entonces solaparse sobre ambos átomos y completar de esta manera ambas capas. Muchos otros elementos pueden formar enlaces covalentes (o de pares de electrones). Son ejemplos el hidrógeno (H_2)

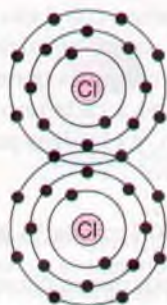


y el oxígeno (O_2)



En este caso, el oxígeno debe compartir dos pares de electrones para alcanzar la estabilidad. Cada átomo tiene, ahora, 8 electrones en su capa externa, el número estable.

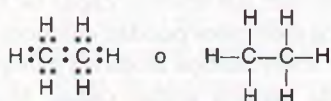
Los enlaces covalentes tienen gran significado en los sistemas vivientes, ya que la mayor parte de los bioelementos (car-

**Figura B-5**

Enlace covalente. Cada átomo de cloro tiene 7 electrones en su capa externa y, al compartir un par de electrones, cada átomo adquiere una capa exterior completa de 8 electrones, formando entonces una molécula de cloro (Cl_2).

bono, oxígeno, nitrógeno e hidrógeno) casi siempre comparten electrones en fuertes enlaces covalentes. La estabilidad de estos enlaces es esencial para la integridad del DNA y de otras macromoléculas, que si se disociasen fácilmente provocarían un desorden biológico.

La capa externa del carbono contiene 4 electrones. Este elemento está dotado de gran capacidad para formar diversidad de configuraciones atómicas, consigo mismo y con otras moléculas. Por ejemplo, puede compartir electrones con el hidrógeno para formar metano (Figura B-6). El carbono, entonces, alcanza la estabilidad con 8 electrones y cada átomo de hidrógeno se hace estable con 2 electrones. También el carbono se puede unir consigo mismo (y con hidrógeno) para formar, por ejemplo, etano:



El carbono también forma enlaces covalentes con el oxígeno



Esta configuración es un «doble enlace» que se escribe usualmente como $\text{O}=\text{C}=\text{O}$. El carbono incluso puede formar enlaces triples, como, por ejemplo, en el acetileno:



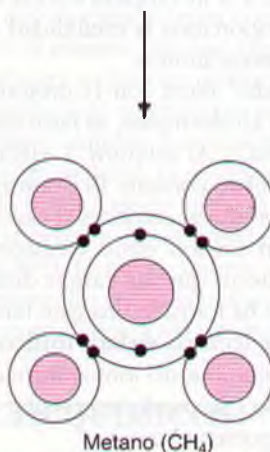
El aspecto significativo de cada una de esas moléculas es que cada carbono gana 4 electrones. Esta forma de compartir puede suceder con el carbono y otros

elementos o con otros átomos de carbono, y muchas veces la estabilidad de los 8 electrones se alcanza mediante enlaces múltiples.

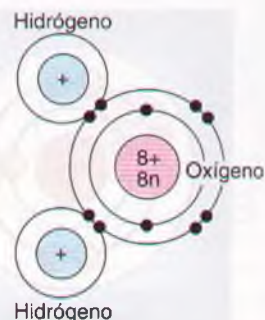
Estos ejemplos sólo son una muestra para ilustrar la asombrosa versatilidad del carbono. Virtualmente forma parte de todos los compuestos que existen en la materia viva; sin el carbono, la vida tal como la conocemos, no existiría.

ENLACES DE HIDRÓGENO

Los enlaces de hidrógeno se describen como «débiles» porque requieren poca energía para romperse. No se forman al transferir o compartir electrones, sino que resultan de una distribución desigual de la carga en la molécula, la cual se hace polar. Por ejemplo, los 2 átomos de hidró-

**Figura B-6**

En el metano, cada uno de los 4 átomos de hidrógeno comparte un electrón con el átomo de carbono. Están situados simétricamente alrededor del átomo de carbono y forman una pirámide tetraédrica, en la que cada uno de los átomos de hidrógeno es equidistante de los demás.

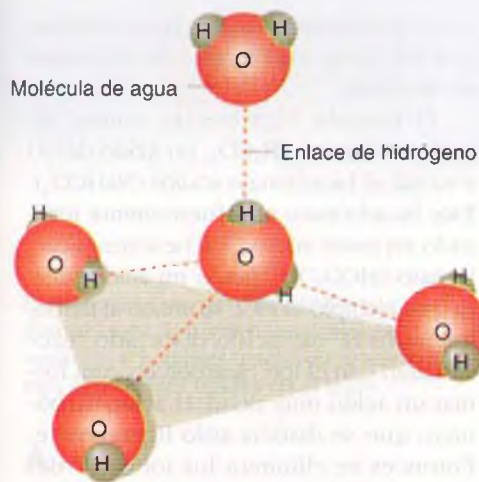
**Figura B-7**

Estructura molecular del agua. Los dos átomos de hidrógeno unidos covalentemente a un átomo de oxígeno están dispuestos en un ángulo de unos 105 grados entre sí. Puesto que la carga eléctrica no es simétrica, la molécula es polar, con extremos cargados positiva y negativamente.

geno que comparten electrones con el átomo de oxígeno para formar agua (H_2O) no están separados entre sí casi 180° sobre el oxígeno, sino que forman un ángulo de unos 105° (Figura B-7). Así pues, el lado de la molécula alejado de los átomos de hidrógeno es más negativo y el lado del hidrógeno es más positivo (en contraste con la molécula de metano [Figura B-6], en la que la situación equidistante de los átomos de hidrógeno impide desplazamientos de carga). La atracción electrostática entre la parte electropositiva de una molécula de agua forma un enlace de hidrógeno con la parte electronegativa de una molécula adyacente. La capacidad de las moléculas de agua para formar enlaces entre ellos (Figura B-8) es responsable de muchas propiedades de esta sustancia única (p. 23). Los enlaces de hidrógeno son importantes en la formación y funcionamiento de otras sustancias biológicamente activas, como son las proteínas y los ácidos nucleicos (p. 27-29).

ÁCIDOS, BASES Y SALES

El ion hidrógeno (H^+) es uno de los iones más importantes en los seres vivos. El átomo de hidrógeno contiene un electrón único. Cuando este electrón se transfiere completamente a otro átomo (no sencillamente compartido con otro átomo, como en el caso de los enlaces covalentes con el carbono) sólo queda el núcleo con su protón positivo. Cualquier molécula que se disocia en una solución y libera un ion hidrógeno es un **ácido**. Un ácido se clasifica como fuerte o débil, lo

**Figura B-8**

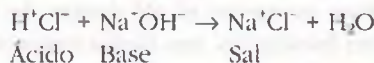
Geometría de las moléculas de agua. Cada una de ellas está unida por enlaces de hidrógeno (*líneas de trazos*) a otras cuatro moléculas de agua. Si se usan líneas imaginarias para conectar los átomos de oxígeno divergentes, se obtiene un tetraedro. En el hielo se asocian los tetraedros entre sí para formar una estructura reticular abierta.

que depende de hasta qué punto la molécula ácida se disocia en una solución. Ejemplos de ácidos fuertes que se disocian por completo en agua son el ácido clorhídrico ($\text{HCl} \rightarrow \text{H}^+ + \text{Cl}^-$) y el ácido nítrico ($\text{HNO}_3 \rightarrow \text{H}^+ + \text{NO}_3^-$). Los ácidos débiles como el ácido carbónico ($\text{H}_2\text{CO}_3 \rightarrow \text{H}^+ + \text{HCO}_3^-$), se disocian sólo ligeramente. Una disolución de ácido carbónico tiene no disociadas la mayoría de las moléculas de ácido carbónico y sólo un pequeño número de iones bicarbonato (HCO_3^-) y de iones hidrógeno (H^+).

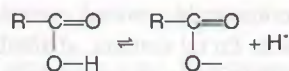
Una **base** contiene iones negativos denominados iones hidróxido y se puede definir como una molécula o ion que puede aceptar un protón (ion hidrógeno). Las bases se producen cuando se disuelven en agua productos que las contienen. El hidróxido sódico (NaOH) es una base fuerte porque se puede disociar por completo en el agua, dando iones sodio (Na^+) e hidróxido (OH^-). Entre las características de las bases está su capacidad para combinarse con iones hidrógeno, decreciendo entonces la concentración de éstos. Al igual que los ácidos, las bases varían en su intensidad de disociación de iones hidróxido en las disoluciones acuosas.

Una **sal** es un compuesto que resulta de la interacción química de un ácido y una base. La sal común, el cloruro sódico (NaCl), se forma por la interacción del

ácido clorhídrico (HCl) y el hidróxido sódico (NaOH). En el agua, el HCl se disocia en iones H^+ y Cl^- . Estos iones se combinan para formar agua (H_2O) y los iones cloro y sodio permanecen como una forma disuelta de sal (Na^+Cl^-):



Los ácidos orgánicos se caracterizan, generalmente, por tener en su molécula el grupo carboxilo ($-\text{COOH}$). Son ácidos débiles porque del carboxilo se disocia de modo reversible una proporción relativamente pequeña de H^+ :



R representa un grupo atómico determinado de la molécula. Algunos ácidos orgánicos comunes son: acético, cítrico, fórmico, láctico y oxálico.

CONCENTRACIÓN DE IONES DE HIDRÓGENO (pH)

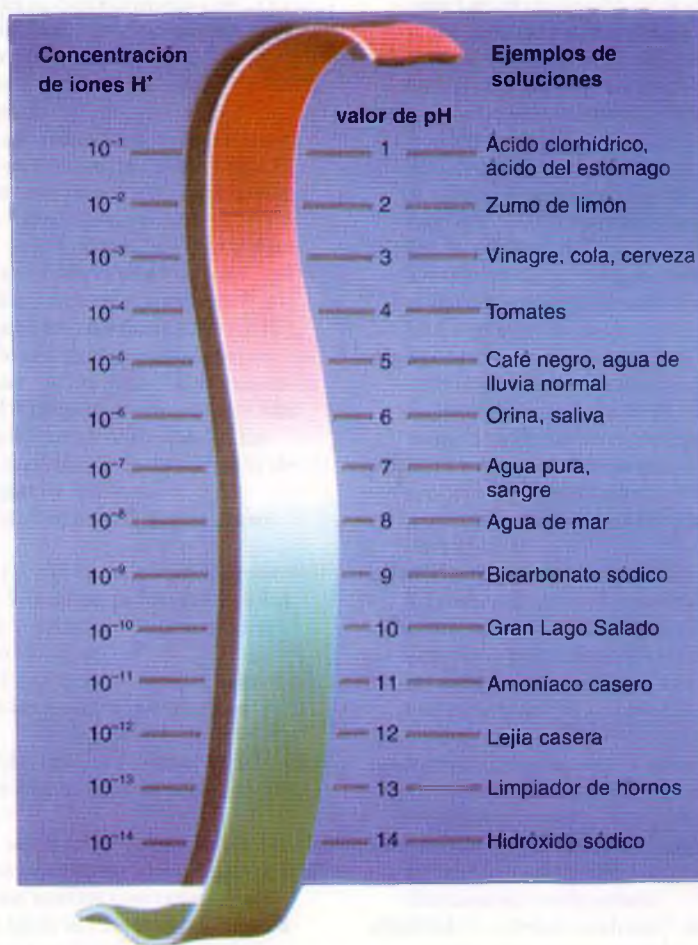
Las soluciones se clasifican en ácidas, básicas o neutras, según la proporción de iones hidrógeno (H^+) e hidróxido (OH^-) que posean. En las ácidas, hay un exceso de iones hidrógeno; en las alcalinas o básicas, es más común el hidróxido; y en las neutras, ambos iones se encuentran en igual número.

Para expresar la acidez o alcalinidad de una sustancia se emplea una escala logarítmica, un tipo de abreviatura matemática, que usa los números del 1 al 14. Éste es el pH, que se define como:

$$\text{pH} = \log_{10} \frac{1}{[\text{H}^+]}$$

$$\text{pH} = -\log_{10} [\text{H}^+]$$

Así pues, el pH es el logaritmo decimal negativo de la concentración de iones

**Figura B-9**

Escala de pH. Un pH de 7 se considera neutro. Valores por debajo de 7 son ácidos y cuanto más bajo es el valor más ácida es la solución. Valores sobre 7 son básicos o alcalinos y cuanto más alto es el valor más básica es la solución. En la figura se presentan líquidos representativos con valores de pH aproximados.

hidrógeno. En otras palabras, cuando la concentración de iones hidrógeno se expresa exponencialmente, el pH es el exponente, pero con signo cambiado; si $[H^+] = 10^{-2}$, será el $pH = -(-2) = +2$. Por desgracia, el concepto de pH puede prestarse a confusión, pues cuando $[H^+]$ disminuye, el pH aumenta. Los números inferiores a 7 indican la zona ácida; los números superiores a 7, alcalinidad. El 7 indica neutralidad, esto es, igual número de iones H^+ que de iones OH^- . Según esta escala logarítmica, un pH de 3 es 10 veces más ácido que uno de 4; un pH de 9 es 10 veces más alcalino que uno de 8.

ACCIÓN TAMPONADORA

La concentración de iones hidrógeno en los fluidos extracelulares debe estar regulada de forma que las reacciones metabólicas, dentro de la célula, no resulten afectadas negativamente por cambios continuos de la concentración de hidró-

geno, a la cual son extremadamente sensibles. Un cambio de pH de solamente 0,2 del pH normal de la sangre (aproximadamente 7,35) en los mamíferos, puede producir alteraciones metabólicas graves.

Para mantener el pH dentro de los límites fisiológicos, hay ciertas sustancias, en las células y los organismos, que tienden a compensar cualquier cambio en el pH cuando se producen ácidos o álcalis en reacciones metabólicas, o se añaden éstos a los fluidos del cuerpo. Estas sustancias se llaman **tampones**. Un tampón es una mezcla de un ácido débil ligeramente ionizado y su sal completamente ionizada. En tal sistema, al añadir H^+ éste se combina con el anión de la sal para formar un ácido no disociado y al añadir OH^- se combina éste con H^+ para formar agua. Los tampones más importantes en la sangre y en otros fluidos extracelulares son los bicarbonatos y los fosfatos; también las moléculas orgánicas, tales

como los aminoácidos y las proteínas, son tampones importantes en el interior de la célula.

El tampón bicarbonato consta de ácido carbónico (H_2CO_3 , un ácido débil) y su sal, el bicarbonato sódico ($NaHCO_3$). Este bicarbonato está fuertemente ionizado en iones sodio (Na^+) e iones bicarbonato (HCO_3^-). Cuando un ácido fuerte (por ejemplo el HCl, se añade al fluido, los iones H^+ del ácido disociado reaccionarán con el ion bicarbonato para formar un ácido muy débil, el ácido carbónico, que se disocia sólo ligeramente. Entonces se eliminan los iones H^+ del HCl y el pH se altera poco. Cuando una base fuerte (por ejemplo, NaOH) se agrega al fluido, los iones OH^- de la base fuerte reaccionarán con el ácido carbónico captando iones H^+ del H_2CO_3 para formar agua e iones bicarbonato. De nuevo la concentración de iones H^+ en la solución se alterará y el pH se mantendrá casi inalterado.

GLOSARIO

Este Glosario recoge definiciones y derivaciones de los términos técnicos, unidades y nombres (excluyendo taxones) más importantes usados en el texto

A

- absceso** (L. *abscessus*, que va hacia fuera). Fluido tisular con células muertas confinado en un área localizada, que causa inflamación.
- abertura** (L. *apertura*, de *aperire*, destapar). Boca en la primera espira de la concha de los gasterópodos.
- abiótico** (G. *a*, sin + *bios*, vida). Caracterizado por la ausencia de vida.
- abomaso** (L. *ab*, desde + *omasum*, panza). Cuarta y última cámara del estómago de los mamíferos.
- aboral** (L. *ab*, desde + *os*, boca). Región de un animal opuesta a la boca.
- acantodios** (G. *akantha*, espinoso). Uno de los primeros grupos conocidos de peces mandibulados verdaderos, desde el Silúrico inferior al Pérmico inferior.
- acantor** (G. *akantha*, espina + *or*). Primer estado larvario de los acantocéfalos en el hospedador intermediario.
- acelomado** (G. *a*, no + *koiloma*, cavidad). Animal sin celoma, como los platelmintos y nemertinos.
- acetábulo** (L. *acetabulum*, pequeña salsera para vinagre). Verdadera ventosa, especialmente en trematodos y sanguijuelas. También, fosa iliaca donde se aloja la cabeza del fémur.
- acícula** (L. *acicula*, aguja pequeña). Cerda de soporte en forma de aguja presente en los parapodios de algunos poliquetos.
- ácido desoxirribonucleico (DNA)**
Material genético de todos los organismos, organizado característicamente en secuencias lineales de genes.
- ácido graso**. Ácido orgánico saturado de fórmula general $C_n H_{2n} O_2$, presente en la grasa natural de animales y plantas.
- ácido**. Molécula que, en solución, se disocia para producir un ion hidrógeno.
- acino** (L. *acinus*, uva). Pequeño lóbulo de una glándula compuesta, o cavidad en forma de saco en el extremo de un conducto.
- aclimatación** (L. *ad*, hacia + G. *klima*, clima). Adaptación fisiológica gradual en respuesta a cambios ambientales relativamente perdurables.
- acontio** (G. *akontio*, dardo). Estructura filiforme portadora de nematocistos, localizada en el mesenterio de la anémona de mar.
- acrocentrico** (G. *akros*, extremo + *kentron*, centro). Cromosoma con el centrómero cerca de un extremo.
- acron** (G. *akron*, cumbre). Región preoral de un insecto.
- actina** (G. *aktis*, línea recta). Proteína en los tejidos contráctiles que forma los miofilamentos finos del músculo estriado.
- actinotroca** (G. *aktis*, rayo + *trochos*, rueda). Forma larvaria de los foronídeos.
- adaptación** (L. *adaptatus*, adaptado). Estructura anatómica, proceso fisiológico o rasgo del comportamiento que evolucionó por selección natural, mejora la capacidad de un organismo para sobrevivir y se transmite a la descendencia.
- aductor** (L. *ad*, hacia + *ducere*, conducir). Músculo que dirige una parte hacia el eje de simetría principal o músculo que cierra las valvas de un molusco.
- adenina** (G. *aden*, glándula + *ina*, sufijo). Base púrica; componente de los nucleótidos y ácidos nucleicos.
- adenosina (di-, tri-) fosfato (ADP y ATP)**
Nucleótido compuesto por adenina, ribosa y dos (ADP) o tres (ATP) unidades fosfato; el ATP es un compuesto de alta energía que, con el ADP, sirve en las células como sistema de transmisión de energía ligada a fosfatos.
- adiposo** (L. *adipes*, grasa). Tejido graso, grasa.
- adrenalina** (L. *ad*, hacia + *renalis*, relativo al riñón). Hormona producida por las glándulas adrenales o suprarrenales; epinefrina.
- adsorción** (L. *ad*, hacia + *sorbeo*, absorber). Adhesión de moléculas a cuerpos sólidos.
- aerobiosis** (G. *aer*, aire + *bios*, vida). Forma de respiración dependiente de oxígeno.
- aferente** (L. *ad*, hacia + *ferre*, llevar). Que lleva o conduce hacia algún órgano, por ejemplo los nervios que conducen impulsos hacia el cerebro, o los vasos sanguíneos que llevan sangre a un órgano; opuesto a **eferente**.
- agonista** (G. *agonistes*, combatiente). Relativo a la conducta de amenaza o acción ofensiva dirigida hacia otro organismo.
- agregación** En ecología, un grupo de especies que explotan el mismo tipo de ambiente de manera similar.
- agresión** (L. *aggressus*, atacar). Acción o procedimiento de conducta ofensiva.
- ajolote** (Nahuatl, *atl*, agua + *xolotl*, espíritu). Estadio larvario de algunas especies del género *Ambystoma* (como *Ambystoma tigrinum*) que poseen reproducción neoténica.
- alado** (L. *alatus*, ala). Que posee alas.
- alantoides** (G. *allas*, salchicha + *oides*, forma). Una de las membranas extraembrionarias de los amniotas, con funciones respiratorias y excretoras en aves y reptiles, que tiene un importante papel en el desarrollo de la placenta de la mayoría de los mamíferos.
- albúmina** (L. *albumen*, clara del huevo). Una de las grandes clases de proteínas simples que son constituyentes importantes del plasma sanguíneo y fluidos tisulares de vertebrados, y también presente en la leche, la clara del huevo y otras sustancias animales.
- alelo** (G. *allellon*, del uno al otro). Forma alternativa de genes que codifican para el mismo carácter. Situado en el mismo locus en cromosomas homólogos.
- algas coralinas**. Algas que precipitan carbonato cálcico en sus tejidos; importantes colaboradoras en la formación de arrecifes de coral.
- alimentación por filtración**. Cualquier proceso de alimentación en el cual las partículas suspendidas en el agua son filtradas.
- alimentario** (L. *alimentum*, alimento). Relativo a funciones nutritivas.
- alógrafo** (G. *allos*, otro + *graphos*, línea). Órgano o pieza de tejido transferido de un individuo a otro de la misma especie que no sea gemelo univitelino; homógrafo.
- alometría** (G. *allos*, otro + *metria*, medida). Crecimiento relativo de una parte de un organismo respecto al conjunto de éste.
- alopátrida** (G. *allos*, otro + *patra*, patria). En regiones geográficas separadas y mutuamente excluyentes.
- altricial** (L. *altrices*, nodrizas). Referido a animales jóvenes (especialmente aves) que se han criado en condiciones de dependencia.
- álula** (L. dim. de *ala*, ala). Primer dedo o pulgar del ala de un ave, de tamaño muy reducido.

alvéolo (L. dim. de *alveus*, cavidad, hueco). Pequeña cavidad, como los sacos microscópicos de los pulmones, la parte terminal de una glándula alveolar, o la fosea ósea donde se aloja un diente.

ambulacro (L. *ambulare*, andar). En los equinodermos, surcos radiales por donde los pies ambulacrales del sistema acuífero salen al exterior.

amebocito (G. *amoibe*, cambio + *kytos*, conducto vacío). Célula de los invertebrados, frecuentemente con funciones defensivas contra partículas extrañas (invasoras).

ameboide (G. *amoibe*, cambio + *oide*, semejante). Semejante a la ameba por emitir pseudópodos.

amítico (G. *a*, sin + *miktos*, mezclado). Referente a las hembras de los rotíferos, que producen únicamente huevos diploides que no pueden ser fecundados, o los huevos procedentes de dichas hembras. Comparar con mítico.

amilasa (L. *amylum*, almidón + *asa*, sufijo que significa enzima). Enzima que fragmenta el almidón en unidades más pequeñas.

aminoácido. Ácido orgánico con un grupo amino ($-NH_2$). Son los componentes estructurales de las proteínas.

amitosis (G. *a*, sin + *mitos*, filamento).

Forma de división celular en la que no ocurren cambios nucleares mitóticos; división sin separación de cromosomas hermanos.

amniocentesis (G. *amnion*, membrana que rodea al feto + *centes*, punción). Extracción por punción de una muestra del líquido que rodea al embrión en desarrollo para examinar cromosomas de células embrionarias y para otras pruebas.

amnios (G. *amnion*, membrana que rodea al feto). La más interna de las membranas extraembrionarias que constituye un saco lleno de fluido alrededor del embrión en los amniotas.

amniota. Que posee amnios. Como sustantivo, animal que desarrolla el amnios en estado embrionario, es decir, reptiles, aves y mamíferos.

amplexo (L. *amplexus*, abrazo). Abrazo copulatorio de ranas y sapos.

ampolla (L. *ampulla*, frasco). Vesícula membranosa. Dilatación en un extremo de cada canal semicircular revestida de epitelio sensorial. También, vesícula muscularizada sobre el pie ambulacral en el aparato acuífero de los equinodermos.

anabolismo (G. *ana*, arriba + *bol*, tirar + *ismo*, sufijo que significa estado). Metabolismo constructivo.

anádromo (G. *anadromos*, que corre hacia arriba). Referido a peces que desde el mar ascienden por los ríos para desovar.

anaerobiosis (G. *an*, no + *aer*, aire + *bios*, vida). Respiración que no requiere oxígeno.

anafilaxis (G. *ana*, arriba + *phylax*, protección). Reacción inmediata de hipersensibilidad sistémica (del cuerpo entero).

analogía (L. *analogus*, análogo). Similitud de función, pero no de origen.

anápsidos (gr., *an*, sin + *apsis*, arco). Amniotas en los cuales el cráneo carece de aberturas temporales, con las tortugas como únicos representantes actuales.

anastomosis (G. *ana*, de nuevo + *stoma*, boca). Unión de dos o más vasos sanguíneos, fibras u otras estructuras para formar un entramado reticular.

anagénica (glándula) (G. *aner*, macho + *gennaien*, producir). Glándula de los crustáceos que provoca el desarrollo de características masculinas.

andrógeno (G. *andros*, hombre + *genes*, nacimiento). Cualquier hormona sexual de los machos de los vertebrados.

anemia falciforme. Un estado que causa un colapso en los eritrocitos (forma de hoz) por baja tensión de oxígeno. El estado se manifiesta cuando un individuo es homocigoto para el gen de la hemoglobina $-S$ (HbS).

aneuploidía (G. *an*, sin, no + *eu*, verdadero + *ploide*, múltiple). Pérdida o ganancia de un cromosoma; células del organismo con un cromosoma menos que el número normal o con uno más, por ejemplo, trisomía 21 (síndrome de Down).

anfiblastula (G. *amphi*, en ambos lados + *blastos*, germen + *ula*, pequeño). Estado larvario de vida libre de algunas esponjas marinas; semejante a la blastula, pero con flagelos únicamente en las células del polo animal; las del polo vegetativo no son flageladas.

anfidio (G. *amphidea*, algo que está unido alrededor). Cada uno del par de órganos sensoriales anteriores de ciertos nematodos.

angiotensina (G. *anggeion*, vaso + *L. tensio*, tensor). Proteína sanguínea formada a partir de la interacción de la renina y una proteína hepática, que produce un incremento de la presión sanguínea y estimula la liberación de aldosterona y ADH.

angstrom (de Angstrom, físico sueco). Unidad de longitud equivalente a la diezmillonésima parte de un milímetro (10^{-7} mm). Se representa por el símbolo Å.

anhidrasa (G. *an*, no + *hydor*, agua + *asa*, sufijo de enzima). Enzima implicada en la obtención de agua a partir de un compuesto. La anhidrasa carbónica provoca la conversión del ácido carbónico en agua y dióxido de carbono.

anisogametos (G. *anisos*, distinto + *gametes*, esposo). Gametos de una especie que difieren en forma o tamaño.

annulus (L. *annulus*, anillo). Estructura en forma de anillo, como los anillos superficiales de las sanguijuelas.

antecesor planuloide (L. *planus*, aplanado + *G. eidos*, forma). Forma hipotética que representa el antecesor de los cnidarios y los platelmintos.

antena (L. *antenna*, palo mastelero). Apéndice sensorial de la cabeza de los artrópodos, o el segundo de los dos apéndices similares en los crustáceos.

anterior (L. *anterior*, comparativo de *ante*, antes). Extremo de un organismo donde se encuentra la cabeza, o (como adjetivo) hacia ese extremo.

anticodón. Secuencia de tres nucleótidos en el RNA de transferencia complementaria de un codón en el RNA mensajero.

anticuerpos. Proteínas (inmunoglobulinas) en la superficie celular y disueltas en la sangre, capaces de combinarse con los antígenos que han estimulado su producción.

antígeno. Cualquier sustancia capaz de provocar una respuesta inmunitaria; la mayoría son proteínas.

antipático, ca (G. *amphi*, en ambos lados + *pathos*, sufrimiento). Relativo a las moléculas con una parte soluble en agua (polar) y otra parte insoluble (apolar).

antracosaurio (G. *anthrax*, carbón + *sauros*, lagarto). Grupo de anfibios laberintodontos del Paleozoico.

A.P. Antes del presente.

apendicular (L. *ad*, a + *pendere*, colgar). Perteneciente a los apéndices. También, perteneciente al apéndice vermiforme.

apical (L. *apex*, extremo superior). Perteneciente al extremo superior o ápice. **ápice** (L. *apex*, cumbre). Punto más alto o superior. También extremo inferior puntiagudo del corazón.

apocrino (G. *apo*, lejos + *krinein*, separar). Aplicado a un tipo de glándula sudorípara de los mamíferos que produce una secreción viscosa por rotura de una parte del citoplasma de la célula secretora.

apopilo (G. *apo*, lejos de + *pyle*, puerta). En las esponjas, abertura que comunica el canal radial con el espongocele.

apoptosis (G. *apo*, prefijo que significa en dirección opuesta + *ptosis*, caída). Muerte celular determinada genéticamente, muerte celular programada.

arborícola (L. *arbor*, árbol). Que vive en los árboles.

arcosaurio (G. *archon*, dominante + *sauros*, lagarto). Vertebrados diápsidos avanzados, grupo que incluye los actuales cocodrilos y los extintos pterosaurios y dinosaurios.

área de influencia, dominio vital. Área que un animal utiliza en el desarrollo de su actividad. A diferencia de los territorios, no se defienden.

areolar (L. *areola*, espacio pequeño). Área pequeña, como los espacios interfibrilares del tejido conjuntivo.

arginina fosfato. Almacén de compuestos de fosfato (fosfágeno) encontrados en muchos invertebrados y usado para regenerar los almacenes de ATP.

arquenteron (G. *arche*, comienzo + *enteron*, tubo digestivo). Cavity principal de un embrión en estado de gástrula; queda tapizado por el endodermo y representa un futuro tubo digestivo.

arqueocitos (G. *archaios*, comienzo + *kytos*, conducto hueco). Células ameboides que desempeñan diversas funciones en las esponjas.

arquinefros (G. *archaios*, antiguo + *nephros*, riñón). Riñón de los vertebrados ancestrales, que existen actualmente sólo en los embriones de mixines.

arrecife barrera. Arrecife de coral que corre aproximadamente paralelo a la costa y está separado de ella por un lago costero.

arteria (L. *arteria*, arteria). Vaso sanguíneo que transporta sangre desde el corazón hacia la cavidad periférica.

arteriola (L. *arteria*, arteria). Pequeña ramificación que cede sangre a una red capilar.

artiodáctilo (G. *artios*, recto + *daktylos*, dedos). Perteneciente a un grupo de mamíferos con dos o cuatro dedos en cada pata.

asconóide (G. *askos*, vejiga). La forma más simple de las esponjas, con canales que conducen directamente del exterior al interior.

asexual. Sin órganos sexuales desarrollados. También significa «sin formación de gametos».

asimilación (L. *assimilatio*, asimilación). Absorción y conversión de los nutrientes digeridos en materiales orgánicos protoplasmáticos.

aterosclerosis (G. *atheroma*, tumor de un material similar a gachas + *skleros*, duro). Enfermedad caracterizada por la formación de plaquitas grasas que revisten o tapizan el interior de las arterias.

átoca (G. *a*, sin + *tokos*, descendencia). Parte anterior no reproductora de un poliqueto marino, por oposición a la parte posterior reproductora (epítoca) durante la época de reproducción.

atolón (de las Maldivas, *atolu*). Arrecife de coral o isla rodeada por un lago.

átomo. La unidad más pequeña de un elemento, compuesto por un núcleo denso de protones y (normalmente) neutrones, rodeado por un sistema de electrones.

ATP. Trifosfato de adenosina. En bioquímica, un éster de adenosina y ácido trifosfórico.

atrio (L. *atrium*, vestíbulo). Una de las cámaras del corazón. También, la cavidad timpánica del oído y la gran cavidad que contiene la faringe en tunicados y cefalocordados.

aurícula (L. *auricula*, dim. de *auris*, oreja). Una de las cámaras poco muscularizadas del corazón; atrio; el pabellón auditivo; cualquier lóbulo o expansión con esta forma.

auricularia (L. *auricula*, diminutivo de oreja). Tipo de larva de los holoturoideos.

autogamia (G. *autos*, sí mismo + *gamos*, matrimonio). Proceso por el que el núcleo de los gametos, formados por meiosis, se fusionan en el mismo organismo donde se produjeron para restablecer el número diploide.

autosoma (G. *autos*, sí mismo + *soma*, cuerpo). Cualquier cromosoma excepto los sexuales.

autotomía (G. *autos*, sí mismo + *tomos*, corte). Escisión de una parte del cuerpo provocada por el propio organismo.

autótrofo (G. *autos*, sí mismo + *trofos*, comer). Organismo que fabrica sus nutrientes orgánicos a partir de materiales inorgánicos.

aviculario (L. *avicula*, ave pequeña + *aria*, semejante , o conectado con). Zooide modificado unido a la superficie del zooide principal en los ectoproctos y que recuerda a un pico de ave.

axial (L. *axis*, eje). Relativo al eje o tronco, en el eje o a lo largo de él.

axocele (G. *axon*, eje + *kotlos*, hueco). El espacio celómico más anterior de los tres que se forman durante el desarrollo larvario de los equinodermos.

axón (G. *axon*, eje). Prolongación de una neurona que conduce el impulso hacia afuera desde el cuerpo celular y hacia el terminal sináptico.

axonema (L. *axis*, eje, G. *nema*, filamento). Conjunto de microtúbulos de un cilio o flagelo, usualmente dispuestos en un círculo de nueve pares que encierran un par central; también microtúbulos de un axopodio.

axopodio (G. *axon*, eje + *podion*, pie pequeño). Pseudopodio largo y delgado, más o menos permanente, propio de ciertos protozoos sarcodinos.

B

barrera reproductiva (L. *reproducere*, reproducir; M.F. *barriere*, barrera). Factores que impiden a una población que se propaga sexualmente mezclarse e intercambiar genes con otra población.

base. Molécula que en disolución se disocia para producir un ion hidróxido.

basis, basipodito (G. *basis*, base + *pous*, *podos*, pie). El segundo, o distal, de los artejos del protopodio del apéndice de un crustáceo.

batipelágico (G. *bathis*, profundo + *pelagos*, mar abierto). Relativo a las profundidades del mar o que habita en ellas.

bentos (G. *benthos*, profundidades del mar). Organismos que viven en el fondo de mares y lagos; adjetivo **bentónico**.

bilirrubina (L. *bilis*, bilis + *rubeo*, rojo). Producto del grupo hemo de la hemoglobina excretado en la bilis.

biogénesis (G. *bios*, vida + *genesis*, nacimiento). Doctrina que explica que la vida se origina sólo a partir de vida preexistente.

bioluminiscencia. Producción de luz por los organismos vivos en los que ciertas proteínas (luciferinas) en presencia de oxígeno y una enzima (luciferasa), se transforman en oxiluciferinas liberando luz en el proceso.

bioma (G. *bios*, vida + *oma*, sufijo que significa grupo abstracto). Conjunto de comunidades animales y vegetales caracterizadas por condiciones climáticas y edáficas; es la mayor unidad ecológica.

biomasa (G. *bios*, vida + *maza*, masa). Masa total de organismos vivientes o de una población específica por unidad de área.

biosfera (G. *bios*, vida + *sphaira*, globo). La parte de la Tierra donde hay seres vivos.

biótico (G. *biotos*, vida). De o relativo a la vida.

bipinnaria (L. *bi*, doble + *pinna*, ala + *aria*, semejante a). Larva ciliada, de simetría bilateral y vida libre, de los equinodermos asteroideos; da lugar a la larva braquiolaria.

birrámico (L. *bi*, doble + *ramus*, rama). Adjetivo que se refiere a los apéndices divididos en dos partes o ramas, por oposición a unirrámeo, sin ramificar.

bivalente (L. *bi*, doble + *valen*, potencia, valor). Cada par de cromosomas homólogos unidos en la primera división meiótica; una tétrada.

blastocle (G. *blastos*, germen + *koilos*, hueco). Cavity de la blástula.

blastocisto (G. *blastos*, germen + *kystis*, cámara de aire). Embrión de mamífero en estado de blástula.

blastómero (G. *blastos*, germen + *meros*, parte). Célula precoz del desarrollo embrionario.

blastoporo (G. *blastos*, germen + *poros*, poro). Abertura del arquenteron en la gástrula.

blástula (G. *blastos*, germen + L. *ula*, diminutivo). Estado embrionario temprano de la mayoría de los animales; está formado por una masa hueca de células.

blefaroplasto (G. *blepharon*, pestaña + *plastos*, formado). Ver cuerpo basal.

boreal (L. *boreas*, viento del Norte).
Relativo al área biótica septentrional caracterizada por un predominio de bosque de conífera y tundra.

branquial (G. *branchia*, branquia).
Relativo a las branquias.

braquial (L. *brachium*, brazo). Relativo al brazo.

braquiolaria (L. *brachiola*, brazo pequeño + *aria*, perteneciente a). Esta larva de los asteroideos se desarrolla a partir de la larva bipinnaria y posee tres prolongaciones preorales.

bronquio (G. *bronchos*, tráquea). Cada una de las dos divisiones primarias de la tráquea que llevan al pulmón derecho e izquierdo.

bronquiolo (G. *bronchion*, diminutivo de *bronchos*, tráquea). Ramificación pequeña y de pared fina del bronquio.

bucal (L. *bucca*, boca). Relativo a la cavidad bucal o boca.

bursa (M.L. *bursa*, saco de piel). Cavidad en forma de saco. En los equinodermos ofiuroideos, los sacos abren en la base de los brazos e intervienen en la respiración y la reproducción (bursa genitorrespiratoria).

C

cáliz (L. capullo de una flor). Alguna de las varias estructuras zoológicas con forma de taza.

caloría (L. *calere*, estar caliente). Unidad calorífica definida como la cantidad de calor necesaria para elevar la temperatura de un gramo de agua de 14,5 a 15,5 °C; 1 cal = 4,184 Julios del Sistema Internacional de Unidades.

canales radiales. Salen del canal anular uno por cada radio o surco ambulacral de equinodermos. También, los canales de coanocitos alineados en esponjas siconodes.

capacidad de transporte. Máximo número de individuos que pueden resistir bajo condiciones ambientales específicas.

caparazón (Esp. *Carapacho*, concha, cáscara). Escudo protector que cubre el cefalotórax de ciertos crustáceos; parte dorsal del esqueleto externo de las tortugas.

capítulo (L. *capitulum*, cabeza pequeña). Término aplicado a pequeñas estructuras con forma de cabeza en ciertos organismos; también se refiere a expansiones del cuerpo portadoras de piezas bucales en ácaros y garrapatas.

cáptaculo (L. *capture*, captar). Tentáculo que se extiende desde la cabeza en los moluscos escafópodos, e interviene en la alimentación.

capullo Cubierta protectora de un estado larvario o quiescente, a veces usado para referirse tanto a la cubierta como al contenido; por ejemplo el capullo de una mariposa o la cubierta protectora del embrión en desarrollo de ciertos anélidos.

carácter. Componente del fenotipo (como moléculas específicas, rasgos morfológicos, etológicos u otros) utilizado por sistemáticos para diagnosticar especies o taxones, o evaluar relaciones filogenéticas entre especies o taxones, o relaciones entre poblaciones de una especie.

carbohidrato (L. *carbo*, carbón + G. *hydor*, agua). Compuesto formado por carbono, hidrógeno y oxígeno de fórmula generalizada (CH₂O)_n. También, aldehído o cetona derivados de alcoholes polihídricos, con átomos de hidrógeno y oxígeno en proporción 2:1.

carboxilo (carbón + oxígeno + ilo, sufijo de radical químico). Grupo ácido de las moléculas orgánicas -COOH.

cardiaco (G. *kardia*, corazón).
Perteneciente o relativo al corazón.

carepada (L. *carina*, quilla). Que posee quilla; en particular, las aves voladoras cuyo esternón posee esta forma para la inserción de los músculos del vuelo.

carga. En las síntesis proteica, reacción catalizada por RNAt sintetasa en la cual un aminoácido se une a su molécula de RNAt particular.

carnívoro (L. *carnivorus*, comedor de carne). Cualquiera de los mamíferos del Orden Carnívora. También, cualquier organismo que se alimenta de animales.

caroteno (L. *carota*, zanahoria + *eno*, sufijo para hidrocarburos insaturados de cadena corta). Pigmento carotenóide rojo, naranja o amarillo; precursor de la vitamina A.

cartilago (L. *cartilago*; semejante a L. *cratis*, enrejado obra de cestería). Tejido más o menos elástico, translúcido, que constituye la mayor parte del esqueleto de los embriones de vertebrados jóvenes y peces cartilaginosos adultos, como tiburones y rayas; en formas más evolucionadas, la mayor parte se convierte en hueso.

casta (L. *castus*, puro). Cada una de las formas polimórficas de una sociedad de insectos; cada casta tiene sus funciones específicas, como reina, obreras, soldados, etc.

catabolismo (G. *kata*, descendente + *bol*, tirar + *ism*, sufijo que significa estado). Metabolismo destructivo; proceso por el cual moléculas complejas son reducidas a otras más simples.

catádro (G. *kata*, descendente + *dromo*, corredor). Relativo a los peces que migran desde las aguas dulces al mar para la freza.

catalizador (G. *kata*, abajo + *lysis*, liberación). Sustancia que acelera una

reacción química, pero no forma parte del producto final de ésta.

caudal (L. *cauda*, cola). Constitutivo, perteneciente, o relativo a la cola.

causa proximal (L. *proximus*, el más cercano + *causa*). Los factores que subyacen al funcionamiento de un sistema biológico en un tiempo y lugar determinados incluyendo aquellos responsables de funciones metabólicas, fisiológicas, y de comportamiento a niveles molecular, celular, orgánico y poblacional.

causa última (L. *ultimatus*, último + *cause*). Factores evolutivos responsables del origen, el estado del ser, o propósito de un sistema biológico.

cavéola (L. *cavea*, cueva). Vesículas invaginadas y huecos en la potocitosis.

cefalización (G. *kephale*, cabeza). Proceso por el cual se localizan ciertos apéndices y órganos de los sentidos en el extremo anterior de los animales.

cefalotórax (G. *kephale*, cabeza). Parte anterior del cuerpo de los arácnidos y crustáceos superiores, en la que la cabeza se encuentra fusionada con todos o algunos de los segmentos torácicos.

celénteron (G. *koilos*, hueco + *enteron*, intestino). Cavidad interna de los cnidarios; cavidad gastrovascular; arquenteron.

celoma (G. *koiloma*, cavidad). Cavidad del cuerpo de los animales triblásticos, revestida de peritoneo mesodérmico.

celomocito (G. *koiloma*, cavidad + *kytos*, conducto hueco). Sinónimo de amebocito; célula primitiva o indiferenciada del celoma y del sistema acuífero.

celomoducto (G. *koilos*, hueco + L. *ductus*, conducto). Conducto que transporta gametos o productos de excreción (o ambos) desde el celoma al exterior.

célula B. Tipo de linfocito muy importante en la inmunorrespuesta humoral.

célula flamígera. Estructura hueca especializada en la excreción u osmorregulación que consta de una o varias células pequeñas con un penacho de flagelos («llama») situadas en el extremo de un túbulo diminuto; los túbulos se conectan entre sí y, finalmente, abren al exterior. Ver **solenocito**, **protonefridio**.

célula plasmática (G., *plasma*, forma, molde). Célula descendiente de una célula B, que produce anticuerpos.

célula T citotóxica (G. *kytos*, conducto hueco + *toxina*). Célula T especial activada durante la respuesta inmune mediada por células que reconoce y destruye las células infectadas por virus.

célula T. Tipo de linfocito muy importante en la respuesta inmunocelular y en la mayoría de las respuestas inmunitarias.

- células cloragógenas** (G. *chloros*, luz verde + *agogos*, guía). Células peritoneales modificadas verdosas o pardas, agrupadas en torno al tubo digestivo de ciertos anélidos; aparentemente colaboran en la eliminación de desechos nitrogenados y en el transporte del alimento.
- células nodriza**. Células individuales o capas de las mismas que rodean o aparecen pegadas a otras células o estructuras a las que proporcionan nutrientes u otras moléculas (por ejemplo, a los oocitos de los jóvenes del insecto *Trichinella* spp.).
- celulosa** (L. *cella*, habitación pequeña). Polisacárido constituyente de la pared celular de las plantas verdes y ciertos hongos; hidrato de carbono insoluble (C₆H₁₀O₅)_n que forma glucosa por hidrólisis.
- cenecio** (G. *koinos*, común + *oikion*, casa). Porción común de una colonia de ectoproctos, formada por secreción; puede ser gelatinosa, quitinosa o calcárea.
- cenénquima** (G. *koinos*, común + *enchyma*, echar). Tejido de mesoglea extendido entre los pólipos de una colonia de alcionarios (filo Cnidaria).
- cenocítico** (G. *koinos*, común + *kytos*, conducto hueco). Tejido en el que los núcleos no están separados por membranas celulares; sincitial.
- cenosarco** (G. *koinos*, común + *sarkos*, carne, cuerpo). El interior, la parte viviente del hidrocaule en los hidroideos.
- centriolo** (G. *kentron*, centro + *ola* pequeño). Orgánulo citoplasmático que forma parte del centrosoma y que se considera como el centro activo de la división de la célula animal; organiza las fibras del huso acromático durante la mitosis y la meiosis. Una estructura idéntica a la del cuerpo basal o al cinetosoma de cilios y flagelos.
- centrolecítico** (G. *kentron*, centro + *lekithos*, vitelo). Relativo a un huevo de insectos con el vitelo concentrado en el centro.
- centrómero** (G. *kentron*, centro + *meros*, parte). Constricción localizada en posición característica de un cromosoma dado, portador del cinetocoro.
- centrosoma** (G. *kentron*, centro + *soma*, cuerpo). Pequeño orgánulo citoplasmático de la mayoría de las células animales y vegetales constituido por uno o dos centriolos; es el centro de la actividad dinámica en la mitosis y meiosis.
- cercaria** (G. *kerkos*, cola + L. *aria*, semejante a). Larva de los trematodos (duelas) con aspecto que recuerda al de un renacuajo.
- cervical** (L. *cervix*, cuello). Relativo al cuello.
- cianobacteria** (G. *kyanos*, sustancia azul oscura + *bakterio*, dim. de *baktron*, bastón). Procariontes fotosintéticos, también llamadas algas verde-azuladas o cianofíceas.
- cianofícea** (G. *kyanos*, sustancia azul oscura + *phyton*, planta). Cianobacteria, alga verde-azulada.
- ciclina**. Proteína importante en el control del ciclo de la división celular y la mitosis.
- ciego** (L. *caecus*, cerrado). Cavidad en fondo de saco al principio del intestino grueso; cualquier estructura similar.
- cilio** (L. *cilium*, pestaña). Orgánulo filiforme vibrátil de muchas células animales. Puede ser usado para mover partículas a lo largo de la superficie celular o, en protozoos ciliados, para la locomoción.
- cinclidios** (G. *kinklis*, enrejado). Pequeños poros en la pared del cuerpo de las anémonas de mar para la salida de los acontios.
- cinodontos** (G. *kynodon*, diente canino). Grupo de carnívoros sinápsidos similares a mamíferos del Pérmico superior y Triásico.
- circadiano** (L. *circa*, alrededor + *dies*, día). Relativo a un período de 24 horas aproximadamente.
- cirro** (L. *cirrus*, rizo, bucle). Penacho filiforme en el apéndice de un insecto; orgánulo locomotor de cilios fusionados; órgano copulador de los machos de algunos invertebrados.
- cirtocito** (G. *kyrte*, cesta de pescado; jaula + *kytos*, conducto hueco). Célula protonefridial con un flagelo único encerrado en un cilindro de prolongaciones del citoplasma.
- cistacanto** (G. *kystis*, vejiga + *akantha*, espina). Estado juvenil de los acantocéfalos que es infectivo del hospedador definitivo.
- cisterna** (L. *cista*, caja). Espacio entre membranas del retículo endoplasmático intracelular.
- cisticerco** (G. *kystis*, vejiga + *kerkos*, cola). Forma juvenil de ciertos platelmintos en la cual una vejiga llena de fluido contiene un éscolex invaginado; comparar con **cisticercoide**.
- cisticercoide** (G. *kystis*, vejiga + *kerkos*, cola + *eidos*, forma). Forma juvenil de un platelminto formada por un quiste de cuerpo sólido que contiene un éscolex invaginado; comparar con **cisticerco**.
- cistido** (G. *kystis*, vejiga). En los ectoproctos, conjunto de las capas de secreción más externas, inertes, más las capas vivas subyacentes que se adhieren a ellas.
- cistrón** (L. *cista*, caja). Serie de codones en el DNA que codifican una cadena polipeptídica completa.
- citocinesis** (G. *kytos*, conducto hueco + *kinesis*, movimiento). División del citoplasma celular.
- citocromo** (G. *kytos*, conducto hueco + *chroma*, color). Varios pigmentos férricos que funcionan como transportadores de electrones en la respiración aerobia.
- citofaringe** (G. *kytos*, conducto hueco + *pharynx*, garganta). Corta cavidad tubular tras la boca de los protozoos ciliados.
- citopigio** (G. *kytos*, conducto hueco + *pige*, nalgas). En algunos protozoos, lugar para la expulsión de los desechos.
- citoplasma** (G. *kytos*, conducto hueco + *plasma*, molde). Materia viva de la célula, excluido el núcleo.
- citoprocto** (G. *kytos*, conducto hueco + *proktos*, ano). Punto de un protozoo por donde se expulsan los materiales no digeridos.
- citoquina** (G. *kytos*, conducto hueco + *kinein*, mover). Molécula segregada por una célula activada o estimulada, por ejemplo, los macrófagos, que producen cambios fisiológicos en ciertas células.
- citosisol** (G. *kytos*, conducto hueco + L. *sol*, de *solutus*, disolver). Parte fluida homogénea del citoplasma en la que se encuentran los orgánulos.
- citosoma** (G. *kytos*, conducto hueco + *soma*, cuerpo). Cuerpo celular limitado por la membrana plasmática.
- citostoma** (G. *kytos*, conducto hueco + *stoma*, boca). Boca celular de muchos protozoos.
- cladística** (G. *klados*, rama). Sistema para ordenar taxones mediante análisis de caracteres primitivos y derivados, de manera que la ordenación refleje relaciones filogenéticas.
- clado** (G. *klados*, rama). Grupo o taxón formado por una sola especie y todos sus descendientes, formando una rama definida en el árbol filogenético.
- cladograma** (G. *klados*, rama + *gramma*, letra). Diagrama ramificado que muestra el modelo de división de caracteres derivados evolutivamente entre especies o taxones.
- clatrina** (L. *chuthri*, enrejado). Proteína formadora de una estructura a modo de enrejado tapizando los huecos de invaginación durante la endocitosis mediada por receptor.
- climax** (G. *klimas*, escalera). Estado de relativa estabilidad que alcanza una comunidad de organismos; a menudo culmina el desarrollo de un proceso de sucesión natural. También orgasmo.
- clina** (G. *klinein*, curva). Patrón de cambio genético gradual en una población de acuerdo con su situación geográfica.
- clitelo** (L. *clitellae*, albarda). Zona engrosada en forma de silla de montar o anillo en ciertos segmentos del centro del cuerpo de muchos oligoquetos y sanguijuelas.

cloaca (L. *cloaca*, alcantarilla). Cámara posterior del tracto digestivo de muchos vertebrados que recoge las heces y los productos urogenitales. En ciertos invertebrados, parte terminal del tubo digestivo que sirve también como conducto respiratorio, excretor o reproductor.

clon (G. *klon*, rama). Todos los descendientes derivados por reproducción asexual de un único individuo.

clorocrurina (G. *chloros*, verde claro + L. *crur*, sangre). Pigmento respiratorio de color verdoso que contiene hierro, disuelto en el plasma sanguíneo de ciertos poliquetos marinos.

clorofila (G. *chloros*, verde claro + *phyllon*, hoja). Pigmento verde presente en las plantas y algunos animales; necesario para la fotosíntesis.

cloroplasto (G. *chloros*, verde claro + *plastos*, moldeado). Plasto que contiene clorofila, y usualmente otros pigmentos, en el citoplasma de las células vegetales.

cnidoblasto (G. *knide*, aguja + *blastos*, germen). Ver **cnidocito**.

cnidocilo (G. *knide*, aguja + L. *ctilium*, cabello). En los cnidarios, cilio modificado en los cnidocitos que tienen nematocistos; disparador del nematocisto.

cnidocito (G. *knide*, aguja + *kytos*, conducto hueco, célula). Célula intersticial modificada que alberga al nematocisto; durante el desarrollo del nematocisto el cnidocito se llama cnidoblasto.

coacervado (L. *coacervatus*, apilar). Agregado de gotas coloidales unidas entre sí por fuerzas electrostáticas.

coagulación. Proceso en el cual una serie de enzimas son activadas, dando lugar a un coágulo de sangre.

coanocito (G. *choane*, túnel + *kytos*, conducto hueco). Célula flagelada con collar que tapiza cavidades y canales de las esponjas.

cóclea (L. *cochlea*, del G. *kochlos*, concha). Cavidad tubular del oído interno que contiene los órganos esenciales en la audición; se encuentra en cocodrilos, aves y mamíferos; se presenta espiralizada en los mamíferos.

codominancia. Ver **herencia intermedia**.

codón (L. *codon*, código + *on*). En el RNA mensajero, secuencia de tres nucleótidos adyacentes que codifican un aminoácido.

coenzima (L. prefijo, *co*, con + G. *enzymos*, fermentado, de *en*, en + *zyme*, levadura). Sustancia que se requiere para la activación de una enzima; constituyente prostético o no proteico de una enzima.

coespecífico (L. *com*, junto con + *species*, especie). Relativo a los miembros de la misma especie.

colágeno (G. *kolla*, pegamento + *genos*, origen). Proteína fibrosa presente en los vertebrados como principal componente de tejidos conjuntivos colágenos; también se encuentra en los invertebrados, como en la cutícula de los nematodos.

colenocito (G. *kolla*, pegamento + *en*, en + *kytos*, conducto hueco). Tipo celular de las esponjas, de forma estrellada y aparentemente contráctil.

colénquima (G. *kolla*, pegamento, *enchyma*, infusión). Mesénquima gelatinoso que contiene células indiferenciadas presente en cnidarios y ctenóforos.

colinérgico (G. *chole*, ira + *ergon*, trabajo). Referente a la fibra nerviosa que libera acetilcolina en sus terminales axónicos.

coloblasto (G. *kolla*, pegamento + *blastos*, germen). Célula presente en los tentáculos de los ctenóforos, que segrega una sustancia adherente.

coloide (G. *kolla*, pegamento + *eidos*, forma). Sistema de dos fases en el que las partículas de una de ellas están suspendidas en la otra.

columela (L. *columella*, columna pequeña). Eje central de la concha de los gasterópodos.

combinación. Ver **herencia poligénica**.

comensalismo (L. *cum*, junto con + *mensa*, mesa). Relación entre animales en la que un individuo vive junto a otro, o sobre él, obteniendo ventajas, mientras que el hospedador no es afectado; a menudo es una relación simbiótica.

competición. Cierta grado de solapamiento en los nichos ecológicos de dos poblaciones de la misma comunidad, de manera que ambas dependen de la misma fuente de alimento, refugio u otros recursos, y se afectan negativamente la una a la otra en la supervivencia.

complejo apical. Cierta combinación de orgánulos en los protozoos del filo *Apicomplexa*.

complejo sinaptonemal (G. *synapsis*, contacto, unión + *nema*, hilo, filamento). Estructura que mantiene juntos los cromosomas homólogos durante la sinapsis en la profase de la meiosis I.

complemento. Nombre colectivo de una serie de enzimas y activadores sanguíneos, algunos de los cuales se pueden unir a los anticuerpos dando lugar a la ruptura de células extrañas al organismo.

comportamiento esterotipado. Un patrón de comportamiento repetido con poca variación en su ejecución.

compuesto. Sustancia cuyas moléculas están formadas por átomos de dos o más elementos.

comunidad (L. *communitas*, comunidad). Conjunto de organismos asociados en un

ambiente común que interaccionan entre sí en relaciones de autoprotección y autorregulación.

comunidad clímax (G. *klimas*, escalera). Comunidad de organismos más o menos estable, autoperpetuable, que continúa mientras que permanezcan las condiciones ambientales bajo las que se desarrollan.

concepto de especie biológica. Una comunidad reproductiva de poblaciones (aislada reproductivamente de otras) que ocupa un nicho específico en la naturaleza.

concepto de especie evolutiva. Linaje poblacional de antecesores-descendientes que mantienen su identidad de otros linajes y tiene su propia tendencia evolutiva y destino histórico; se diferencia del concepto de especie biológica explícitamente por incluir una dimensión temporal y linajes asexuales.

concepto filogenético de especie. Un grupo irreducible (basal) de organismos, diagnósticamente distinguible de otros grupos semejantes y dentro del cual existe un patrón parental de ascendencia y descendencia.

condensación. Reacción química en la que las moléculas reactivas se combinan mediante la extracción de una molécula de agua (un hidrógeno de una molécula y un grupo hidroxilo del otro reactante).

cóndilo (G. *kondylos*, protuberancia). Saliente de un hueso que se utiliza para la articulación.

conjugación (L. *conjugare*, estar unido). Unión temporal de dos protozoos ciliados durante la cual intercambian material cromatínico con modificaciones nucleares que conducen a una división binaria. También, formación de puentes citoplasmáticos entre bacterias para la transferencia de plásmidos.

control. Parte de un experimento científico en la que las variables experimentales no se aplican, pero todos los demás aspectos son idénticos al grupo experimental.

coprofagia (G. *kopros*, estiércol + *phagein*, comer). Ingestión de estiércol o excrementos como conducta normal entre los animales; reingestión de heces.

copulación (L. *copulare*, copular). Unión sexual para facilitar la recepción del esperma por la hembra.

corion (L. *corium*, cuero). Capa profunda de la piel; dermis.

córnea (L. *corneus*, cornificado). Cubierta externa transparente del ojo.

córneo (L. *corneus*, cornificado). Relativo a la capa epitelial de células queratinizadas, muertas.

cornificado (L. *corneus*, cornificado). Relativo a células epiteliales que han sufrido un proceso de conversión en células queratinizadas y muertas.

coroides (G. *chorion*, piel + *eidos*, forma). Membrana del ojo de los vertebrados, delicada y altamente vascularizada; la capa entre la retina y la esclerótica.

corona Parte superior de una estructura. También, disco ciliado en el extremo anterior de los rotíferos.

corpora allata (L. *corpus*, cuerpo + *allatum*, alado). Glándulas endocrinas de los insectos que producen la hormona juvenil.

corpora cardiaca (L. *corpus*, cuerpo + G. *kardiakos*, perteneciente al corazón). Órganos pares detrás del cerebro en los insectos; almacenan y liberan la hormona cerebral.

cortea Capa externa de una estructura.

coxa, coxopodito (L. *coxa*, cadera + G. *pous*, *podos*, pie). Artejo proximal de la pata de insectos o arácnidos; en crustáceos, artejo proximal del protopodio.

cresta (L. *crista*, cresta). Saliente o cresta de un órgano u orgánulo; saliente plano formado por la membrana interna de las mitocondrias.

cretinismo. Retraso mental grave, somático y sexual resultado del hipotiroidismo durante los estados de desarrollo temprano.

criptobiótico (G. *kryptos*, oculto + *bioticus*, relativo a la vida). Que vive oculto; relativo a insectos u otros animales que viven aislados, como bajo el suelo o en el interior de la madera. También, tardígrados y algunos nematodos, rotíferos y otros que sobreviven a condiciones ambientales desfavorables adoptando durante cierto tiempo niveles metabólicos muy bajos.

crisálida (L. *chrysalis*, del G. *chrysos*, oro). Estado pupal de las mariposas.

cromátida (G. *chromato*, de *chroma*, color + L. *ida*, femenino para una partícula de clase específica). Cromosoma replicado unido a su cromátida hermana por el centrómero; al separarse se transforma en cromosoma hijo en la anafase de la mitosis o en la anafase de la segunda división meiótica.

cromatina (G. *chroma*, color). Material nucleoproteico de un cromosoma; el material hereditario que contiene DNA.

cromatóforo (G. *chroma*, color + *pherein*, llevar). Célula pigmentaria, generalmente de la dermis, en la que el pigmento se puede concentrar o dispersar.

cromómero (G. *chroma*, color + *meros*, parte). Uno de los gránulos de cromatina de tamaño característico que se observan en los cromosomas como un gen o conjunto de genes.

cromonema (G. *chroma*, color + *nema*, filamento). Filamento espiralizado en la profase de la mitosis o filamento central de un cromosoma.

cromoplasto (G. *chroma*, color + *plastos*, moldeado). Plasto que contiene pigmento.

cromosoma (G. *chroma*, color + *soma*, cuerpo). Estructura compleja, de forma esférica o bastón, que surge del entramado nuclear durante la mitosis, se divide longitudinalmente y es portador de la información genética del organismo, en forma de genes compuesto por DNA.

cromosomas politénicos (G. *polys*, muchos + *tainia*, banda). Cromosomas de las células somáticas de ciertos insectos en los cuales la cromatina se replica varias veces sin que se produzca mitosis.

cromosomas sexuales. Cromosomas que determinan el género de un animal. Pueden portar muchos otros genes.

ctenidio (G. *kteis*, peine). Estructuras similares a un peine, especialmente las branquias de moluscos; también aplicado a las paletas natatorias de los ctenóforos.

cuerpo basal. También conocido como cinetosoma o beflaroplasto, es un cilindro de nueve tripletes de microtúbulos que se encuentra en la base de un cilio o flagelo y posee la misma estructura que un centriolo.

cuerpos de paramilo (G. *para*, al lado de + *mylos*, molino, molidor). Orgánulos que contienen la sustancia de reserva semejante al almidón denominada paramilo; en algunas algas y en flagelados.

cuerpos de Tiedemann (de F. Tiedemann, anatomista alemán). Cuatro o cinco pares de cuerpos saciformes unidos al canal anular de las estrellas de mar, aparentemente relacionados con la producción de celomocitos.

cúpula (L. pequeña cuba). Pequeña estructura similar a una taza invertida que protege a otras estructuras. También, matriz gelatinosa recubriendo células pilosas en la línea lateral y órganos del equilibrio.

cutícula (L. *cutis*, piel). Cubierta protectora orgánica, no celular, producida por el epitelio externo (hipodermis) de muchos invertebrados. En animales superiores el término hace referencia a la epidermis o piel exterior.

D

dactilozoido (G. *dakos*, aguijón + *tylos*, prominencia + *zoon*, animal). Pólipo de una colonia de hidroideos especializado en la defensa o captura de alimento.

darwinismo. Teoría de la evolución que enfatiza la descendencia común de todos los organismos vivientes, el cambio gradual, la multiplicación de las especies y la selección natural.

datos (G. *dateomai*, dividir en porciones). Los resultados en un experimento

científico o la descripción de observaciones sobre las cuales están basadas las conclusiones.

deciduo (L. *decidere*, caer). Que se muda o desprende al final de un periodo de crecimiento.

deducción (L. *deductus*, separar, división, apartar). Razonamiento de lo general a lo particular, de las premisas dadas a sus conclusiones.

deme (G. *deme*, pueblo). Población local de animales estrechamente relacionados.

demografía (G. *demos*, pueblo + *graphy*, descripción, línea). Estudio de las poblaciones según su tasa de crecimiento y su estructura por edades.

dendrita (G. *dendron*, árbol). Cualquier prolongación de la célula nerviosa que conduce el impulso hacia el cuerpo celular.

depredador (L. *praeda*, rapiña, robo). Que vive matando y alimentándose de otros animales.

dérmico (G. *derma*, piel). Perteneciente a la piel.

dermis. Capa sensitiva mesodérmica más interna de la piel; corion.

desarrollo regulador. Determinación y restricción progresivas del material embrionario inicialmente totipotente.

desmosoma (G. *desmos*, unión + *soma*, cuerpo). Placa en forma de botón que contribuye a la unión intercelular.

desoxirribosa (L. *deoxy*, falta de oxígeno + *ribosa*, una pentosa). Azúcar de 5 carbonos con un átomo de oxígeno menos que la ribosa; componente del ácido desoxirribonucleico (DNA).

detrito (L. *detritus*, gastado, consumido). Cualquier desecho finamente granulado de origen orgánico o inorgánico.

deuterostomos (G. *deuteros*, secundario + *stoma*, boca). Grupo de filos superiores en los que la segmentación es indeterminada y en principio radial. El endomesodermo es enterocélico y la boca no se forma a partir del blastoporo. Incluye a los equinodermos, los cordados y otros filos menores. Comparar con protostomos.

dextrorso (L. *dexter*, diestro). Relativo al lado derecho; en los gasterópodos, la concha es dextrorsa si la abertura está a la derecha de la columela cuando se toma con la espira hacia arriba y la abertura hacia el observador.

diada (G. *dias*, dos). Cada uno de los grupos de dos cromosomas que se forman por la división de una tétrada durante la primera división meiótica.

diapausa (G. *diapausis*, pausa). Periodo de desarrollo interrumpido en el ciclo vital de los insectos y algunos otros animales, en el cual el nivel de actividad fisiológica es muy bajo, pudiendo resistir condiciones externas fuertemente desfavorables.

diápsidos (G. *di*, dos + *apsis*, bóveda).

Amniotas en los cuales el cráneo presenta dos pares de aberturas temporales; incluye reptiles (excepto tortugas) y aves.

diástole (G. *diastole*, dilatación).

Relajación pasiva y expansión del corazón durante la cual las cámaras se llenan de sangre.

diblástico (G. *diploos*, doble + *blastos*, brote). Organismo con dos capas embrionarias, endodermo y ectodermo.

dificerca (G. *diphyes*, doble + *kerkos*, cola). Cola que termina en punta, como en los peces pulmonados; la columna vertebral se extiende hasta el extremo sin dirigirse hacia arriba.

difiodonto (G. *diphyes*, doble + *odus*, diente). Que posee dos denticiones sucesivas: una decidua y otra permanente.

difusión (L. *diffusus*, dispersión).

Movimiento de partículas o moléculas desde un área de alta concentración hacia un área de menor concentración.

difusión facilitada. Transporte mediado en el cual una permeasa hace posible la difusión de una molécula a través de la membrana celular en la dirección de concentración de gradiente; comparar con **transporte activo**.

digitigrado (L. *digitus*, dedo + *gradus*, paso, grado). Que se apoya sobre los dedos para andar con la parte posterior del pie elevada; comparar con **plantigrado**.

dihíbrido (G. *dis*, dos + L. *hibrida*, descendencia mezclada). Híbrido cuyos padres difieren en dos caracteres distintos; descendencia con dos alelos distintos en dos loci distintos, como, por ejemplo, A/a, B/b.

dimorfismo (G. *di*, dos + *morphe*, forma). Existencia en la misma especie de dos formas distintas, según el color, sexo, tamaño, estructura de ciertos órganos, etc. También, existencia de dos tipos de zooides en un organismo colonial.

dioico (G. *di*, dos + *oikos*, casa). Especie que presenta los órganos reproductores masculinos y femeninos en individuos diferentes.

diploide (G. *diploos*, doble + *eidōs*, forma). Que posee el número somático (doble, o 2n) de cromosomas; o dos veces el número característico de un gameto de una especie dada.

disacárido (G. *dis*, doble + L. *saccharum*, azúcar). Tipo de azúcar (como la lactosa, maltosa y sucrosa) que origina dos monosacáridos por hidrólisis.

distal. Situado lejos del centro del cuerpo al tomar éste como punto de referencia.

DNAC. Véase **DNA complementario**.

DNA complementario. DNA preparado para transcribir la secuencia de bases del RNAm en DNA mediante la transcriptasa inversa; también llamado DNA copia.

DNA copia. Véase **DNA complementario**.

DNA recombinante. DNA formado a partir de dos especies diferentes, como de un virus y un mamífero, combinados en una única molécula.

DNA. Véase **ácido desoxirribonucleico**.

dominante. Alelo que está expresado a pesar de la naturaleza del alelo de su correspondiente cromosoma homólogo.

dorsal (L. *dorsum*, espalda). Hacia la espalda, o superficie superior, de un animal.

duela Miembro de la clase Trematoda o la clase Monogea.

duodeno (L. *duodeni*). Primera parte y más corta del intestino delgado, entre el píloro del estómago y el yeyuno.

duración evolutiva. Lapso de tiempo que una especie o taxón existe en un período geológico.

E

ecdisiotropina (G. *ekdysis*, escapar + *tropos*, vuelta, cambio). Hormona secretada en el cerebro de los insectos que estimula a la glándula protorácica para secretar la hormona de la muda. Hormona protoracicotrópica.

ecdisis (G. *ekdysis*, escapar). Muda de la capa cuticular externa, como ocurre en los insectos o los crustáceos.

ecdisona (G. *ekdysis*, escapar). Hormona de la muda en los artrópodos, que estimula el crecimiento y la ecdisis; producida por las glándulas protorácicas en los insectos y por los órganos Y en los crustáceos.

ecoclina (G. *oikos*, casa + *klinos*, inclinación). Gradiente entre biomasas adyacentes; gradiente de condiciones ambientales.

ecología (G. *oikos*, casa + *logos*, discurso). Parte de la Biología que se ocupa de las relaciones entre los organismos y su entorno.

ecosistema (G. *oikos*, casa + *sistema*). Unidad ecológica compuesta por las comunidades bióticas y su entorno abiótico; ambos interaccionan para producir un sistema estable.

ecotono (G. *oikos*, casa + *tonos*, tensión). Zona de transición entre dos comunidades adyacentes.

ecrino (G. *ek*, fuera + *krinein*, separar). Aplicado a un tipo de glándula sudorípara de mamífero que produce secreción acuosa.

ectodermo (G. *ektos*, fuera + *derma*, piel). Capa celular más externa de un embrión (estado de gástrula); una de las capas embrionarias; también se usa para referirse a los tejidos derivados de dicha capa.

ectognato (G. *ektos*, fuera + *gnathos*, mandíbula). Carácter derivado de la mayoría de los insectos; las mandíbulas y maxilas no están situadas en bolsas o en repliegues laterales de la cabeza.

ectolecítico (G. *ektos*, fuera + *lekithos*, vitelo). Vitelo para la nutrición del embrión proporcionado por células independientes del cigoto, pero que poseen una envuelta común con éste.

ectoneural (G. *ektos*, fuera, sin + *neuron*, nervio). Sistema nervioso oral (principal) en los equinodermos.

ectoplasma (G. *ektos*, fuera + *plasma*, forma). Periferia de una célula, o parte del citoplasma directamente por debajo de la superficie celular. Comparar con **endoplasma**.

ectotérmico (G. *ektos*, fuera + *therme*, calor). Animal cuya temperatura corporal variable se deriva del calor absorbido del ambiente; comparar con **endotérmico**.

edema (G. *oidema*, hinchazón). Escape de fluido sanguíneo al espacio intersticial, causando hinchazón.

efecto Bohr. Característica de la hemoglobina para disociarse del oxígeno en mayor grado cuanto más alta es la concentración de dióxido de carbono.

efector (L. *efficere*, efectuar). Órgano, tejido o célula que se activa en respuesta a un estímulo.

eferente (L. *ex*, fuera + *ferre*, llevar). Que parte o surge de un órgano, por ejemplo, los impulsos nerviosos producidos por el cerebro, o la sangre que sale de un órgano; comparar con **aferente**.

efira (G. *Ephyra*, ciudad griega). Relativo a la apariencia de castillo. Yema de medusa de los pólipos escifozaos.

egestión (L. *egestus*, descargar). Acción de eliminar material indigerido o desechos del cuerpo por una ruta normal.

ejemplar tipo. Ejemplar depositado en un museo que define formalmente el nombre de la especie que representa.

electrón. Partícula subatómica con carga negativa y de masa $9,1066 \times 10^{-28}$ gramos.

elefantiasis. Estado patológico con desfiguración causado por infección crónica de las filarias *Wuchereria bancrofti* y *Brugia malayi*.

eleocito (G. *elaion*, aceite + *kytos*, conducto hueco). Células de los anélidos que contienen grasa, formadas a partir del tejido cloragógeno.

embriogénesis (G. *embryon*, embrión + *genesis*, origen). Origen y desarrollo del embrión.

emergente (L. *e*, fuera + *mergere*, sumergir). Aparición de propiedades en los sistemas biológicos (a nivel molecular, celular, organismo o especie) que no pueden ser deducidas del conocimiento de las partes componentes por separado o combinadas; cada propiedad se denomina **propiedad emergente**.

- emigrar** (L. *emigrare*, mudarse). Moverse desde un área a otra para establecer residencia; comparar con inmigrar.
- emulsión** (L. *emulsus*, ordeñar). Sistema coloidal en el que ambas fases son líquidas.
- encefalinas** (G. *kephale*, cabeza). Grupo de pequeños neuropéptidos cerebrales opiáceos.
- endémico** (G. *en*, en + *demos*, pueblo). Característico de cierta región o país; nativo de un área restringida; no introducido.
- endergónico** (G. *endon*, dentro + *ergon*, trabajo). Relativo a una reacción química que requiere energía; que absorbe energía.
- endito** (G. *endon*, dentro). Saliente medial en un apéndice de artrópodos.
- endocitosis** (G. *endon*, dentro + *kytos*, conducto hueco). Incorporación de materiales por fagocitosis y de macromoléculas por pinocitosis.
- endocitosis mediada por receptores**. Endocitosis de grandes moléculas en la que los receptores están anclados a la superficie de vesículas forradas de clatrina.
- endocondral** (G. *endon*, dentro + *chondros*, cartilago). Relativo a las sustancias de cartilago, especialmente en la formación de hueso.
- endocrino** (G. *endon*, dentro + *krinein*, separar). Relativo a una glándula que carece de conducto y libera directamente su secreción a la sangre o en la linfa.
- endodermo** (G. *endon*, dentro + *derma*, piel). Capa germinal más interna de un embrión, que constituye el tubo digestivo primitivo; también se refiere a los tejidos derivados de dicha lámina embrionaria.
- endogamia**. La tendencia entre los miembros de una población a aparearse preferentemente con parientes próximos.
- endognato** (G. *endon*, dentro + *gnathos*, mandíbula). Carácter ancestral en insectos, encontrado en los órdenes Dipteros, Colémbolos y Proturos en los cuales las mandíbulas y maxilas están localizadas en bolsas (repliegues laterales de la cabeza).
- endolecítico** (G. *endos*, dentro + *lekhitos*, vitelo). Célula huevo en cuyo interior se encuentra el vitelo para la alimentación del embrión.
- endolinfa** (G. *endon*, dentro + *limpha*, agua). Fluido que ocupa la mayor parte del laberinto membranoso del oído de los vertebrados.
- endometrio** (G. *endon*, dentro + *metra*, útero). Membrana mucosa que tapiza el útero.
- endonucleasa restrictiva**. Enzima que rompe la molécula de DNA en una secuencia de bases determinada.
- endoplasma** (G. *endon*, dentro + *plasma*, molde, forma). Porción de citoplasma que rodea al núcleo.
- endopodio, endopodito** (G. *endon*, dentro + *pous*, *podos*, pie). Rama medial en un apéndice birrámeo de crustáceo.
- endopterigoto** (G. *endon*, dentro + *pteron*, pluma, ala). Insecto en el que los primordios alares se desarrollan internamente; posee metamorfosis holometábola.
- endorfina** (contracción de morfina endógena). Grupo de neuropéptidos cerebrales opiáceos que modulan la percepción del dolor y están implicados en otras muchas funciones.
- endosoma** (G. *endon*, dentro + *soma*, cuerpo). Nucléolo en el núcleo de ciertos protozoos que mantiene su identidad durante la mitosis.
- endosqueleto** (G. *endon*, dentro + *skeletos*, duro). Esqueleto o estructura de soporte situada en el interior de los tejidos vivos de un organismo. Comparar con exosqueleto.
- endostilo** (G. *endon*, dentro + *stylos*, columna). Surco ciliado en el suelo de la faringe de los tunicados, cefalocordados y larvas de ciclóstomos, que funciona acumulando y transportando partículas alimenticias hacia el estómago.
- endotelio** (G. *endon*, dentro + *thele*, pezones). Epitelio escamoso de las cavidades internas del cuerpo tales como corazón y vasos sanguíneos.
- endotérmico** (G. *endon*, dentro + *therme*, calor). Animal cuya temperatura corporal está determinada por el calor producido por su propio metabolismo oxidativo; comparar con **ectotérmico**.
- enlace covalente**. Unión química en la cual los átomos comparten electrones.
- enlace peptídico**. Enlace que une aminoácidos en una cadena polipeptídica, formado tomando un OH del grupo carboxilo de un aminoácido y un H del grupo amino de otro para crear un grupo amida -CO-NH-.
- enterocele** (G. *enteron*, tubo digestivo + *koilos*, hueco). Tipo de celoma formado por un saco mesodérmico evaginado a partir del endodermo del tubo digestivo primitivo.
- enterocelia**. Formación embrionaria del mesodermo por una evaginación en forma de saco a partir del arquenteron, la cual se expande hasta obliterar el blastocele y formar una gran cavidad, el celoma, limitada por mesodermo.
- enterocelomados** (G. *enteron*, tubo digestivo + *koiloma*, cavidad). Animales que presentan enterocele, como los equinodermos y los vertebrados.
- énteron** (G. *enteron*, intestino). Cavidad digestiva.
- entomología** (G. *entoma*, insecto + *logos*, discurso). Estudio de los insectos.
- entozoico** (G. *entos*, dentro + *zoon*, animal). Animal que vive en el interior de otro animal; parásito interno (principalmente gusanos parásitos).
- entropía** (G. *en*, en + *tropos*, giro, cambio). En un sistema, cantidad de energía no utilizable para realizar un trabajo.
- enzima** (G. *enzymos*, fermentado, de *en*, en + *zyme*, levadura). Una sustancia producida por las células vivas, capaz de acelerar reacciones químicas específicas, como hidrólisis, oxidación o reducción, pero que no se altera en el proceso; catalizador biológico.
- ecocito** (G. *eos*, amanecer + *kytos*, conducto hueco). Grupo de procariontes actualmente clasificado entre las arqueobacterias pero posiblemente un grupo hermano de los eucariontes.
- epidermis** (G. *epi*, sobre + *derma*, piel). Capa externa de la piel, de origen ectodérmico y no vascularizada; en invertebrados, epitelio ectodérmico monoestratificado.
- epidídimo** (G. *epi*, sobre + *didymos*, testículo). Parte enrollada del espermiducto situada junto al testículo.
- epigénesis** (G. *epi*, sobre + *genesis*, nacimiento). Concepto embriológico (generalmente aceptado) que considera el embrión como nuevo ser que se desarrolla y diferencia paso a paso a partir de un estado inicial; aparición progresiva de partes nuevas no preexistentes como tales en el cigoto original.
- epigenética** (G. *epi*, sobre + *genesis*, nacimiento). Estudio de la relación entre genotipo y fenotipo como mediación para el proceso de desarrollo.
- epipodio, epipodito** (G. *epi*, sobre, *pous*, *podos*, pie). Proceso lateral del protopodio de un apéndice de crustáceo, a menudo modificado como branquia.
- epistasia** (G. *epi*, sobre + *stasis*, estable, permanente). Prevención, inhibición de la expresión de un alelo de un locus por un alelo de otro locus.
- epistoma** (G. *epi*, encima + *stoma*, boca). Pliegue sobre la boca en algunos lofoforados, que lleva el protocele.
- epitelio** (G. *epi*, sobre + *theys*, tierno, delicado). Tejido celular que cubre una superficie libre o tapiza una cavidad o conducto.
- epitelio escamoso** (L. *squama*, escama + *ons*, lleno de). Epitelio simple de células planas nucleadas.
- epitoca** (G. *epitokos*, fructífero). Parte posterior de ciertos poliquetos marinos, dilatada por desarrollo de las gónadas en la época de reproducción; comparar con **átoca**.
- equilibrio puntuado**. Modelo de evolución en la que el cambio morfológico evolutivo es discontinuo, y está asociado principalmente con sucesos geológicos instantáneos y discretos de especiación que llevan hacia la ramificación

filogenética; la estabilidad morfológica evolutiva caracteriza las especies entre episodios de especiación; contrastar con **gradualismo filético**.

eritroblastosis fetal (G. *erythros*, rojo + *blastos*, germen + *osis*, enfermedad; L. *fetalis*, relativo al feto). Enfermedad del recién nacido que se presenta cuando una madre Rh-negativa desarrolla anticuerpos contra la sangre Rh-positiva del feto. Véase **grupos sanguíneos**.

eritrocito (G. *erythros*, rojo + *kytos*, conducto hueco). Célula sanguínea roja; contiene hemoglobina para transportar oxígeno desde los pulmones o branquias a los tejidos; en los mamíferos, pierde el núcleo durante su formación mientras que en el resto de los vertebrados lo conservan.

esbozo (Ger., *anlage*, fundación). Forma rudimentaria; primordio.

escamas cicloideas (G. *kyklos*, círculo). Delgadas escamas dérmicas de recubrimiento de los peces más primitivos; los márgenes posteriores son lisos.

escamas ctenoideas (G. *kteis*, *ktenos*, peine). Delgadas escamas dérmicas de recubrimiento de los peces más evolucionados; los márgenes posteriores al descubierto exhiben espinas finas y denticuladas.

escamas ganoideas (G. *ganos*, brillo). Escamas óseas, rombicas y gruesas de algunos peces óseos primitivos; no se solapan entre sí.

escamas placoides (G. *plax*, *plakos*, placa). Escamas de peces cartilaginosos, con una placa basal de dentina embutida en la piel y una espina curvada hacia atrás y cubierta de esmalte.

escifistoma (G. *skypbos*, copa + *stoma*, boca). Estado en el desarrollo de un cnidario escifozoo justo después de fijación de la larva al sustrato; forma pólipo de un escifozoo.

esclerito (G. *sklēros*, duro). Placa o espícula dura, quitinosa o calcárea, especialmente una de las placas que constituyen el exoesqueleto de los artrópodos.

escleroblasto (G. *sklēros*, duro + *blastos*, germen). Amebocito especializado de las esponjas, que forma las espículas.

esclerocito (G. *sklēros*, duro + *kytos*, vesícula hueca, célula). Amebocito de las esponjas que secreta las espículas.

esclerótica (G. *sklēros*, duro). Cubierta más externa del globo ocular.

esclerotización. Proceso de endurecimiento de la cutícula de los artrópodos para la formación de enlaces estables entre las cadenas peptídicas de moléculas proteicas adyacentes.

escólex (G. *skolēx*, gusano, larva). Extremo anterior, también llamado cabeza, de un platelminto; está provisto de ventosas y, en algunos casos, garfios, y a partir de él

se desarrollan nuevos proglótides en sentido posterior.

escroto (L. *scrotum*, bolsa). Bolsa que contiene los testículos en la mayoría de los mamíferos.

escualeno (L. *squalos*, tipo de pez). Hidrocarburo líquido, triterpeno, acíclico que se localiza especialmente en el aceite del hígado de tiburones.

esfínter (G. *sphinkter*, faja, de *sphingein*, atar fuertemente). Músculo anular capaz de cerrar por constricción una abertura tubular.

especiación (L. *species*, clase, tipo). Proceso evolutivo o suceso por el cual surge una nueva especie.

especie (L. *species*, clase, tipo). Grupo de individuos que se reproducen entre sí, tienen un antecesor común y están aislados de otros grupos desde el punto de vista reproductor; unidad taxonómica inferior al género y designada binomialmente con los nombres genérico y específico.

especies hermanas. Especies reproductivamente aisladas que son tan similares morfológicamente que hay dificultades o son imposibles de distinguir usando caracteres morfológicos.

espermateca (G. *sperma*, semilla + *theka*, caja). Cavidad de los órganos reproductores femeninos para recibir y almacenar el esperma.

espermatida (G. *sperma*, semilla + *eidōs*, forma). Estado de crecimiento de una célula reproductora masculina que surge por la división de un espermátocito secundario; da lugar a un espermatozoide.

espermátocito (G. *sperma*, semilla + *kytos*, conducto hueco). Estado de crecimiento de una célula reproductora masculina; da lugar a una espermatida.

espermátóforo (G. *sperma*, *spermathos*, semilla + *pherein*, llevar). Cápsula o paquete que contiene esperma, producida por los machos de varios grupos de invertebrados y algunos vertebrados.

espermátogénesis (G. *sperma*, semilla + *genesis*, origen). Formación y maduración de espermatozoides.

espermátogonia (G. *sperma*, semilla + *gonē*, descendencia). Precursor de una célula reproductora masculina madura; da lugar directamente a un espermátocito.

espícula (L. dim. de *spica*, punta). Una de las diminutas piezas esqueléticas, calcáreas o silíceas, de las esponjas, radiolarios, corales blandos y holoturias.

espiráculo (L. *spiraculum*, de *spirare*, respirar). En artrópodos, abertura al exterior de una tráquea. Cada una de las aberturas de la cabeza de los elasmobranchios para el paso del agua. Abertura exhalante de la cámara branquial de los renacuajos.

espongina (L. *spongia*, esponja). Material colágeno y fibroso que forma el entramado esquelético de las esponjas corneas.

espongioblasto (G. *spongos*, esponja + *blastos*, brote, yema). Célula de las esponjas que produce la proteína espongina.

espongocelo (G. *spongos*, esponja + *koilos*, hueco). Cavidad central de las esponjas.

espongocito (G. *spongos*, esponja + *kytos*, conducto hueco). Célula de las esponjas que secreta espongina.

esponjoso (L. *cancelli*, estructura enrejada + *osis*, lleno de). De estructura reticular o a modo de esponja.

esporocisto (G. *sporos*, semilla + *kystis*, bolsa). Estado larvario en el ciclo vital de los trematodos o duelas; se forma a partir de un miracidio.

esporogonia (G. *sporos*, semilla + *gonos*, nacimiento). División múltiple que produce esporozoitos después de la formación del cigoto.

esporozoito (G. *sporos*, semilla + *zoon*, animal + *ito*, sufijo que indica parte del cuerpo). Estado del ciclo vital de muchos protozoos esporozoos liberados por el ooquiste.

esquizocelo (G. *schizo*, de *schizein*, dividir + *koiloma*, cavidad). Celoma formado por división del mesodermo embrionario. Adjetivo: **esquizocélico**.

esquizocelia. Formación embrionaria del mesodermo como cordones celulares entre el ectodermo y el endodermo; la fragmentación y ahuecamiento de estos cordones produce el espacio celomático.

esquizogonia (G. *schizein*, dividir + *gonia*, semilla). División asexual múltiple.

estatoblasto (G. *statos*, permanente + *blastos*, germen). Cápsula biconvexa que contiene las células germinales, producida por la mayoría de los ectoproctos de agua dulce mediante gemación. Bajo condiciones favorables germina para dar lugar a un nuevo zooide.

estatocisto (G. *statos*, permanente + *kystis*, vejiga). Órgano sensorial del equilibrio; cavidad celular llena de fluido que contiene uno o más gránulos (estatolitos) que sirven para percibir la dirección de la gravedad.

estatolito (G. *statos*, permanente + *lithos*, piedra). Corpúsculo calcáreo que descansa sobre penachos de cilios en el estatocisto.

estenófago (G. *stenos*, estrecho + *phagein*, comer). Que come sólo cierta clase de alimentos.

estenohalino (G. *stenos*, estrecho + *halos*, sal). Relativo a los animales acuáticos con poca tolerancia ante cambios en la concentración salina del entorno.

estenotópico (G. *stenos*, estrecho + *topos*, lugar). Relativo a un organismo con un

estrecho margen de adaptabilidad a cambios ambientales; que posee una distribución geográfica reducida.

estereogastrula (G. *stereos*, sólido + *gaster*, estómago + L. *ula*, diminutivo). Tipo de gastrula sólida, como la plánula de los cnidarios.

estercoma (G. *stereos*, sólido, duro). Estructura en forma de red de los osículos endoesqueléticos en los equinodermos.

esterno (L. *sternum*, esternón). Placa ventral de un segmento de artrópodo; esternón de los vertebrados.

esterol, esteroide (G. *stereos*, sólido + L. *ol*, de *oleum*, aceite). Una de las clases de compuestos orgánicos con un esqueleto molecular de anillos de carbono unidos; incluye al colesterol, hormonas sexuales, adrenales y vitamina D.

estete (G. *estbes*, prenda). Receptor fotosensorial en la concha de un quítón (filo Moluscos).

estigma G. *stigma*, marca, tatuaje). Foseta ocular de ciertos protozoos. También, espiráculo de ciertos artrópodos terrestres.

estolón (L. *stolo*, *stolonis*, vástago). Expansión en forma de raíz de la pared del cuerpo, que da lugar a yemas, las cuales se pueden desarrollar como nuevos zooides, con lo que se forma un animal compuesto en el que los zooides quedan unidos por el estolón. Se encuentra en tipos coloniales de antozoos, hidrozooos, ectoproctos y ascidias.

estoma (G. *stoma*, boca). Abertura semejante a una boca.

estomocorda (G. *stoma*, boca + *chorde*, cordón). Evaginación anterior de la pared dorsal de la cavidad bucal hacia el interior de la probóscide de los hemicordados; divertículo bucal.

estribo (L. *stapes*, estribo). Hueso más interno del oído medio, con forma de estribo.

estro (L. *oestrus*, tálamo, frenesí). Período de celo, especialmente en la hembra durante la ovulación, asociado con la máxima receptividad sexual.

estrobilación (G. *strobilos*, piña). Repetición lineal de individuos, como en escifozaos (filo Cnidarios) o conjunto de órganos reproductores, como en tenias (filo Platelminetos).

estrobilo (L. *strobilos*, piña). Estado avanzado en el desarrollo de los cnidarios escifozaos. También, cadena de proglótides en los platelmintos.

estroma (G. *stroma*, embutir). Tejido conjuntivo de soporte que constituye el armazón de un órgano animal. También, armazón membranoso de los glóbulos rojos y otras células.

estuario (L. *aequarium*, estuario). Brazo de mar donde la marea se encuentra con una corriente de agua dulce.

etología (G. *ethos*, carácter + *logos*, discurso). Estudio del comportamiento animal en ambientes naturales.

eucarionte (G. *eu*, verdadero + *karyon*, núcleo). Organismo cuyas células contienen característicamente uno o varios núcleos rodeados de membrana; comparar con **procarionte**.

eucromatina (G. *eu*, verdadero + *chroma*, color). Parte de la cromatina que se tiñe menos intensamente que la heterocromatina; contiene genes activos.

euploidía (G. *eu*, verdadero + *ploid*, múltiplo). Cambio en el número de cromosomas de una generación a la siguiente, mediante la adición o delección en la progenie de un juego completo de cromosomas; el tipo más común es la poliploidía.

eurifago (G. *eurys*, ancho + *phagein*, comer). Que se nutre de gran variedad de alimentos.

eurihalino (G. *eurys*, ancho + *hals*, sal). Capaz de tolerar amplias variaciones de concentración de agua salina.

euritópico (G. *eurys*, ancho + *topos*, lugar). Relativo a un organismo con una amplia distribución ambiental.

eutelia (G. *eutia*, desarrollo). Condición de un organismo compuesto por un número constante de células o núcleos en todos los individuos adultos de una especie, como en los rotíferos, acantocéfalos y nematodos.

evaginación (L. *e*, fuera + *vagina*, vaina). Saliente en forma de saco de una estructura hueca.

evento fundador. Establecimiento de una nueva población por un pequeño número de individuos (a veces una única hembra portadora de huevos fecundados) que se separan de su población parental dirigiéndose a una nueva localidad que está aislada geográficamente de ella.

evolución (L. *evolvere*, desplegar, desarrollar). La evolución orgánica comprende todos los cambios en las características y diversidad de vida sobre la tierra a través de su historia.

excisión reparadora. Capacidad de ciertas células para reparar cierto tipo de daños (pirimidinas dimerizadas) en su DNA.

exergónico (G. *exo*, fuera de + *ergon*, trabajo). Reacción que libera energía.

exito (G. *exo*, fuera). Prolongación lateral del apéndice de un artrópodo.

éxito. Grado de adaptabilidad a un ambiente determinado. La adaptabilidad genética es la contribución genética relativa de un organismo a la generación siguiente; los organismos con una adaptabilidad elevada son seleccionados

por la naturaleza y llegan a prevalecer en la población.

exocitosis (G. *exo*, fuera + *kytos*, conducto hueco). Transporte de sustancias desde el interior al exterior celular.

exocrino (G. *exo*, fuera de + *krinein*, separar). Tipo de glándula que vierte su secreción a través de un conducto; comparar con **endocrino**.

exoesqueleto (G. *exos*, exterior + *skeletos*, duro). Estructura de soporte producida por el ectodermo o la epidermis; externa y no envuelta por tejido vivo; opuesto a **endoesqueleto**.

exon (G. *exo*, exterior). Parte del RNA mensajero transcrito a partir del DNA que contiene una porción de la información necesaria para el producto génico final.

exopodio, exopodito (G. *exo*, exterior + *pous*, *podos*, pie). Rama lateral en el apéndice birrámeo de los crustáceos.

exopterigoto (G. *exo*, exterior + *pteron*, ala, pluma). Insecto en el que los primordios alares se desarrollan externamente durante los estados ninfales; poseen metamorfosis hemimetábola.

experimento (L. *experiri*, intentar). Ensayo realizado para defender o confirmar una hipótesis.

exteriorreceptor (L. *exter*, exterior + *capere*, coger). Órgano sensorial excitado por estímulos exteriores al organismo.

F

factor de necrosis tumoral. Citoquina, la fuente más importante de la cual son los macrófagos, el principal mediador de la inflamación.

FAD. Abreviatura del flavín adenín dinucleótido, aceptor de electrones en la cadena respiratoria.

fagocito (G. *phagein*, comer + *kytos*, conducto hueco). Cualquier célula que engloba y digiere microorganismos u otras partículas.

fagocitosis (G. *phagein*, comer + *kytos*, conducto hueco). Captura por englobamiento de una partícula por un fagocito o protozoo.

fagosoma (G. *phagein*, comer + *soma*, cuerpo). Vesícula citoplasmática limitada por membrana que contiene material alimenticio fagocitado.

fagótrofo (G. *phagein*, comer + *trophe*, alimento). Organismo heterotrófico que ingiere partículas sólidas para alimentarse.

faringe (G. *pharynx*, faringe). Parte del tubo digestivo entre la cavidad bucal y el esófago que, en vertebrados, es común a los sistemas respiratorio y digestivo. Las hendiduras branquiales de los cefalocordados abren al exterior desde ella.

fascículo (L. *fasciculus*, haz pequeño). Haz pequeño, referido a un conjunto de fibras musculares o axones nerviosos.

fasmidio (G. *phasme*, aparición, fantasma). Cada una de un par de glándulas o estructuras sensoriales del extremo posterior de ciertos nematodos.

fenético (G. *phaneros*, visible, evidente). Referido al uso de un criterio de similitud total para clasificar organismos en un taxón; contrasta con clasificaciones basadas explícitamente en una reconstrucción filogenética.

fenotipo (G. *phainesthai*, mostrar). Caracteres visibles o patentes de un organismo, controlados por el genotipo, aunque no se expresen todos los genes de éste.

fermentación (L. *fermentum*, fermento). Transformación enzimática sin oxígeno, de sustancias orgánicas, principalmente carbohidratos, produciendo compuestos como alcoholes, ácidos y dióxido de carbono.

feromona (G. *pherein*, transportar + *hormon*, excitante). Sustancia química liberada por un organismo y que influye en el comportamiento o en los procesos fisiológicos de otro organismo.

fibra (L. *fibra*, hilo). Célula alargada o una banda de material protoplásmico producido por una célula y exterior a ella.

fibrilar (L. *fibrilla*, fibra pequeña). Compuesto o perteneciente a fibrillas o fibras.

fibrilla (L. *fibra*, hilo). Banda de protoplasma producida por una célula y situada en su interior.

fibrina. Proteína que forma una red o malla atrapando eritrocitos para formar un coágulo de sangre. El fibrinógeno es su precursor.

fibrosis. Deposición de tejido conjuntivo fibroso en áreas localizadas, durante el proceso de reparación tisular o para aislar una fuente de antígenos.

fijación de nitrógeno (G. *nitron*, sosa + *gen*, productor). Reducción del nitrógeno molecular a amoníaco realizada por ciertas bacterias y cianofíceas, a menudo seguida de nitrificación, oxidación de amoníaco a nitritos y nitratos por otras bacterias.

filó (N. L. *phylum*, del G. *phylon*, raza, tribu). Categoría fundamental entre reino y clase de las clasificaciones taxonómicas, que agrupa a los organismos con ascendencia común y que comprenden un mismo patrón fundamental de organización.

filogenia (G. *phylon*, tribu, raza + *geneia*, origen). Origen y desarrollo de un taxón o historia evolutiva de su desarrollo.

filopodio (L. *filum*, hilo + G. *pous*, *podo*, pie). Tipo de pseudópodo muy fino que se puede ramificar pero no unir para formar una red.

filopodio (G. *phyllon*, hoja + *pous*, *podo*, pie). Apéndice nadador en forma de hoja de los crustáceos branquiópodos.

fisiología (L. *physiologia*, ciencia natural). Rama de la Biología que trata sobre los procesos orgánicos y los fenómenos del organismo o de cualquiera de sus partes, o de un proceso corporal particular.

fisión (L. *fissio*, división). Reproducción asexual por división del cuerpo en dos o más partes.

fisión binaria. Modo de reproducción asexual en la cual el animal se divide en dos individuos aproximadamente iguales.

fisión múltiple. Modo de reproducción asexual de algunos protistas en la que el núcleo se divide más de una vez antes de que se dé la citocinesis.

fitófago (G. *phyton*, planta, + *phagein*, comer). Organismo que se alimenta de plantas.

fitoflagelados. Miembros de la clase Phytomastigophorea, a modo de plantas flageladas.

flagelo (L. *flagellum*, látigo). Órgano locomotor filiforme.

FMN. Abreviatura de flavín mononucleótido, grupo prostético de una proteína (flavoproteína) y transportador de electrones en la cadena respiratoria.

foraminíferos (L. *foramin*, hueco + *fero*, que lleva). Organismos de la clase Granuloreticulosea (filo Sarcostigophora) portadores de un caparazón con numerosas aberturas.

fosfágeno (fosfato + *gen*). Término que designa al fosfato de creatina y el fosfato de arginina, que se almacenan y se pueden utilizar como fuentes de enlaces fosfato de alta energía.

fosfátido. Lípido que contiene fósforo, como la lecitina. Un complejo lípido éster fosfórico como la lecitina, presente en todas las células. Fosfolípido.

fosfoarginina. Compuesto de almacenamiento de fosfato (fosfágeno) presente en muchos invertebrados, que se utiliza para regenerar los niveles de ATP.

fosfocreatina. Compuesto fosforilado de alta energía presente en el músculo de vertebrados y algunos invertebrados que se utiliza para regenerar los niveles de ATP.

fosforilación oxidativa. Conversión de fosfato inorgánico rico en energía a ATP, que implica transporte de electrones hasta el oxígeno molecular a través de la cadena respiratoria.

fosforilación. Adición de un grupo fosfato $-PO_4$ a un compuesto.

fósil. Cualquier huella o impresión de un organismo de una era geológica pasada que ha sido conservado por procesos naturales, normalmente por mineralización en la corteza terrestre.

fosorial (L. *fossor*, excavadora).

Caracterizado por huecos, excavaciones. **fotoautótrofo** (G. *photos*, luz + *autos*, propio + *trophos*, alimentación). Organismo que requiere luz como fuente de energía para elaborar nutrientes orgánicos a partir de materias primas inorgánicas.

fotosíntesis (G. *phos*, luz + *synthesis*, juntar). Síntesis de hidratos de carbono a partir de dióxido de carbono y agua en las células con clorofila expuestas a la luz.

fototaxia (G. *phos*, luz + *taxis*, orden, disposición). Taxia en la que la luz es el estímulo. Tendencia involuntaria de un organismo a acercarse (positiva) o alejarse (negativa) de la luz.

fitótrofo (G. *phos*, *photos*, luz + *trophê*, comida). Organismo capaz de usar CO_2 en presencia de luz como fuente de energía metabólica.

fouling. Contaminación de las áreas de respiración y alimentación de un organismo por excremento, sedimento u otra materia. También, acumulación de organismos marinos sésiles en el casco de un bote o barco de tal forma que dificulta su avance por el agua.

fóvea (L. *fovea*, pequeña fosa). Foseta o depresión; especialmente la fóvea central, pequeña zona sin bastones de la retina de algunos vertebrados que constituye un punto de visión aguda.

fragmentación pedial. Forma de reproducción asexual de algunas anémonas; un tipo de fisión.

fusiforme (L. *fusus*, huso + *forma*, forma). Con forma de huso; haciéndose más estrecho hacia el final.

G

gameto (G. *gamos*, matrimonio). Célula sexual haploide y madura; generalmente se pueden distinguir los gametos masculinos de los femeninos. Óvulo o espermatozoide.

gametocito (G. *gametes*, esposa + *kytos*, conducto hueco). Célula madre de un gameto, es decir, gameto inmaduro.

ganglio (G. *ganglion* pequeño tumor). Agregación de tejido nervioso que contiene células nerviosas.

gastrodermis (G. *gaster*, estómago + *derma*, piel). Revestimiento de la cavidad digestiva de los cnidarios.

gastrolito (G. *gaster*, estómago + *lithos*, piedra). Cuerpo calcáreo en la pared del estómago cardíaco del cangrejo de río y otros malacostráceos, antes de la muda.

gastrozoide (G. *gaster*, estómago + *zoon*, animal). Pólipo con función alimentaria de un hidroide, hidrante.

gástrula (G. *gaster*; estómago + *ula*, diminutivo). Estado embrionario, generalmente con forma de saco, cuyas paredes, con dos capas de células, rodean una cavidad (arquenteron) que posee una abertura (blastoporo).

gastrulación (G. *gaster*, estómago). Proceso mediante el cual un embrión temprano de metazoo se transforma en gástrula, adquiriendo primero dos y luego tres capas celulares.

gel (de gelatina, del L. *gelare*, congelar). Estado de un sistema coloidal en el cual las partículas sólidas forman la fase continua y el medio fluido la fase discontinua.

gemación. Reproducción en la cual la prole surge como crecimiento de los padres y son inicialmente más pequeños que ellos. La falta de separación entre la prole y los padres lleva a la formación de una colonia.

gémula (L. *gemma*, yema + *ula*, diminutivo). Unidad reproductora asexual en forma de quiste de las esponjas dulciacuícolas; se forma en verano u otoño y es capaz de sobrevivir al invierno.

gen (G. *genos*, descendencia). Parte de un cromosoma que determina la herencia y se transmite de una generación a otra. Es una secuencia de ácido nucleico (normalmente DNA) que codifica una secuencia de RNA o polipéptido funcional.

gen estructural. Gen portador de la información para elaborar una proteína.

género (L. *genus*, raza). Grupo de especies relacionadas con un rango taxonómico intermedio entre familia y especie.

genes homeóticos (G. *homoiōs*, igual, parecido). Genes, identificados a través de mutaciones, que dan identidad de desarrollo a segmentos corporales específicos.

genoma (G. *genos*, descendencia + L. *oma*, grupo abstracto). Todos los genes de un grupo haploide de cromosomas.

genoteca. En biología molecular, un conjunto de clones que contienen DNA recombinante.

genotipo (G. *genos*, descendencia + *typos*, forma). Constitución genética, expresada y latente, de un organismo; conjunto total de los genes presentes en las células de un organismo; comparar con **fenotipo**.

gestación (L. *gestare*, llevar). Período durante el cual se lleva la descendencia en el útero.

ginandromorfo (G. *gyn*, hembra + *andr*, macho + *morphe*, forma). Forma bisexual con las características de ambos sexos; mosaico bisexual.

glándula antenal. Glándula excretora de los crustáceos situada en el metámero antenal.

glándula de Mehlis. Glándula de función desconocida que rodea el ootipo de trematodos y cestodos.

glándula verde. Glándula excretora de ciertos crustáceos; glándula antenal.

glándula vitelina. Véase **vitelario**.

glándulas calcíferas. Glándulas de las lombrices de tierra que secretan iones calcio hacia el tubo digestivo.

glándulas protorácicas. Glándulas del protórax de los insectos que producen la hormona ecdisona.

glándulas repelentes (L. *repugnare*, resistir). Glándulas que segregan para la defensa o el ataque una sustancia nociva, por ejemplo, en los milpiés.

globulinas (L. *globus*, globo, balón + *-ulus*, terminación que denota una tendencia). Gran grupo de proteínas compactas y de elevado peso molecular que incluye a las inmunoglobulinas (anticuerpos).

glomérulo (L. *glomus*, pelota). Racimo de capilares en íntima relación con un corpúsculo renal en un riñón. También, pequeña masa de tejido esponjoso en la probóscide de los hemicordados, a la que se supone una función excretora. También, concentración de fibras nerviosas situadas en el lóbulo olfativo.

gloquidio (G. *glochis*, punto + *idion*, diminutivo). Estado larvario bivalvo de los moluscos dulciacuícolas.

glucógeno (G. *glykys*, dulce + *genes*, producido). Polisacárido que constituye la principal forma de almacenar hidratos de carbono en los animales; almidón animal.

glucólisis (G. *glykys*, dulce + *lysis*, rotura). Degradación enzimática de glucosa o glucógeno en derivados fosfatados, con liberación de energía.

gluconeogénesis (G. *glykys*, dulce + *neos*, nuevo + *genesis*, origen). Síntesis de glucosa a partir de precursores proteicos o lipídicos.

gnatobase (G. *gnathos*, mandíbula + *base*). Saliente de la base de ciertos apéndices en algunos artrópodos, generalmente para sujetar o triturar alimentos.

gnatostomados (G. *gnathos*, mandíbula + *stoma*, boca). Vertebrados con mandíbulas.

gonangio (N.L. *gonas*, órgano sexual primario + *angeton*, dim. de vaso). Zooide reproductor de un hidroide colonial (Cnidario).

gonoducto (G. *gonod*, progeñe + L. *ductus*, conducto). Conducto que comunica una gónada con el exterior.

gonoporo (G. *gonos*, progeñe + *poros*, abertura). Poro genital de muchos invertebrados.

gradualismo. Un componente de la teoría de la evolución de Darwin que postula

que la evolución tiene lugar por la acumulación temporal de pequeños cambios acumulativos, por lo general durante períodos de tiempo geológico muy largos; opuesto a la corriente que opina que la evolución puede darse a través de cambios grandes, discontinuos o macromutacionales.

gradualismo fenotípico. Hipótesis que propone que los nuevos rasgos, incluso los que son muy diferentes de los ancestrales, se producen por una serie de pequeños pasos graduales.

gradualismo filético. Modelo de evolución en el cual el cambio evolutivo morfológico es continuo e incremental y se da, principalmente, en especies «no ramificadas» o linajes durante largos períodos de tiempo geológico; contrasta con **equilibrio puntuado**.

gradualismo poblacional. La observación de las nuevas variantes genéticas que se han establecido en una población por sus frecuencias crecientes a través de generaciones incrementales, inicialmente de uno o pocos individuos y eventualmente caracterizando una mayoría de población.

granulocitos (L. *granulus*, pequeño grano + G. *kytos*, conducto hueco). Células sanguíneas blancas (neutrófilos, eosinófilos y basófilos) portadores de «gránulos» (vacuolas) que se tiñen profusamente en su citoplasma.

grasa parda. Tejido adiposo rico en mitocondrias y productor de calor de los vertebrados endotérmicos.

gregario (L. *grex*, rebaño). Que vive en grupos o manadas.

grupo externo. En estudios sistemáticos filogenéticos, especie o grupo de especies emparentadas pero no incluidas dentro del taxón cuya filogenia se estudia, que se utilizan para polarizar la variación de caracteres y enraizar el árbol filogenético.

grupos hermanos. La relación entre un par de especies o elevados taxones que son sus parientes respectivos más próximos filogenéticamente.

grupos sanguíneos. Tipos de sangre humana definidos por antígenos particulares de la membrana de los eritrocitos, determinados genéticamente y que producen aglutinación cuando son mezclados con un tipo incompatible; se designan como O, A, B, AB, Rh negativo, Rh positivo y otros.

guanina (quechua, *huani*, estiércol). Base púrica blanca y cristalina, C₅ H₅ N₅ O, presente en varios tejidos animales y en el guano y otros excrementos animales.

guild (I.M. *gilde*, pago, tributo). En ecología, grupo de especies que explotan el mismo tipo de ambiente y de manera similar.

H

hábitat (L. *habitare*, habitar). Lugar donde normalmente vive un organismo o los individuos de una población.

habitación. Tipo de aprendizaje en el que una exposición continua a un mismo estímulo produce una disminución en las respuestas.

halterio (G. *halter*, salto). En los dípteros, pequeña estructura claviforme a cada lado del metatórax y que representa las alas posteriores; se interpretan como órganos sensoriales del equilibrio; también llamados balancines.

haplodiploidía (G. *baploos*, único + *diploos*, doble + *eidos*, forma). Tipo de reproducción en la que los machos haploides son producidos por partenogénesis y las hembras diploides por medio de huevos fecundados.

haploide (G. *baploos*, único). Número de cromosomas reducido, o *n*, típico de los gametos y opuesto al número diploide o *2n*, de las células somáticas. En ciertos filos inferiores, algunos animales maduros poseen un número haploide de cromosomas.

hectocotíleo (G. *hekaton*, cien + *kotyle*, copa). Brazo especializado, a veces autónomo, que sirve como órgano copulador masculino en los cefalópodos.

hélice alfa (L. *helix*, espiral + *alpha*, primero). Literalmente, la disposición helicoidal primaria de la molécula de DNA; ordenación regular en espiral de la cadena polipeptídica en las proteínas; estructura secundaria de las proteínas.

hemeritrina (G. *haima*, sangre + *erythros*, rojo). Pigmento respiratorio férreo, de color rojo, presente en la sangre de algunos poliquetos, sipunculidos, priapulidos y braquiópodos.

hemimetábolo (G. *hemi*, medio + *metabole*, cambio). Relativo a la metamorfosis gradual en el desarrollo de insectos, sin estado de pupa.

hemocoele (G. *haima*, sangre + L. *koiroma*, cavidad). Principal espacio corporal en los artrópodos que sustituye al celoma; contiene la sangre (hemolinfa).

hemoglobina (G. *haima*, sangre + *globulus*, glóbulo). Pigmento respiratorio férreo presente en los glóbulos rojos de los vertebrados y en el plasma sanguíneo de muchos invertebrados; compuesto formado por un grupo hemo ferroporfirínico y una proteína globular.

hemolinfa (G. *haima*, sangre + L. *lymphá*, agua). Líquido del celoma o hemocoele de algunos invertebrados que representa la sangre y la linfa de los vertebrados.

hemozoína (G. *haima*, sangre + *zoon*, animal). Producto digestivo insoluble de los parásitos productores de la malaria elaborado a partir de hemoglobina.

hepático (G. *hepatikos*, del hígado). Relativo al hígado.

herbívoro (L. *herba*, hierba + *vorare*, devorar). Organismo que se alimenta de plantas.

herencia cuantitativa. Véase **herencia poligénica**.

herencia intermedia. Ninguno de los alelos alternativos de un gen es completamente dominante y el heterocigoto muestra el carácter intermedio, o distinto, del que presentan los homocigotos para cada alelo. También se denomina dominancia incompleta o codominancia.

herencia poligénica. Herencia de rasgos influida por múltiples alelos; los rasgos muestran variación continua entre los extremos; los descendientes son generalmente intermedios entre los dos padres, también conocida como **combinación** y **herencia cuantitativa**.

hermafrodita (G. *hermaphroditos*, que contiene ambos sexos, de la mitología griega Hermafrodito, hijo de Hermes y Afrodita). Organismo con órganos reproductores funcionales masculinos y femeninos. El hermafroditismo se puede referir a una aberración en animales unisexuados; *monoico* indica que ésta es la condición normal de la especie.

hermatípico (G. *bema*, arrecife + *typos*, patrón). Relativo a los corales formadores de arrecifes.

heterocerca (G. *heteros*, diferente + *kerkos*, cola). En ciertos peces, cola con el lóbulo dorsal más grande que el ventral y con el extremo de la columna vertebral a menudo incluido en el lóbulo superior, como en los tiburones.

heterocromatina (G. *heteros*, diferente + *chroma*, color). Cromatina que se tiñe intensamente y que parece representar áreas genéticamente inactivas.

heterocronía (G. *heteros*, diferente + *chronos*, tiempo). Cambio en el tiempo relativo de aparición y tasa de desarrollo de los caracteres ya presentes en los antecesores.

heterodonto (G. *heteros*, diferente + *odous*, diente). Animal cuyos dientes están diferenciados en incisivos, caninos y molares para distintas funciones.

heterótrofo (G. *heteros*, diferente + *trophos*, que se alimenta). Organismo que obtiene del ambiente materias primas orgánicas e inorgánicas para sobrevivir; incluye la mayoría de los animales y plantas que no efectúan la fotosíntesis.

heterocigoto (G. *heteros*, diferente + *zygotos*, unido). Organismo en el que el par de alelos para un carácter está compuesto por diferentes genes (normalmente dominante y recesivo); derivado de un

zigoto formado por la unión de gametos de constitución genética distinta.

hexámero (G. *bex*, seis + *meros*, parte). Que posee seis partes; específicamente, simetría basada en seis planos, o múltiplo de seis.

hialino (G. *hyalos*, cristal). Adjetivo, cristalino, translúcido. Se refiere al material claro, cristalino, no estructurado, presente, por ejemplo, en el cartilago, cuerpo vítreo, mucina y glucógeno.

hibernación (L. *hibernus*, invernal). Cualidad, especialmente de los mamíferos, que consiste en pasar los inviernos en un estado letárgico en el que la temperatura corporal desciende casi hasta el punto de congelación y el metabolismo baja hasta niveles cercanos a cero.

hibridoma (contracción de híbrido y mieloma). Producto de fusionar una célula normal y otra de mieloma (cáncer), que tiene algunas características de una célula normal.

hidrante (G. *hydor*, agua + *antbos*, flor). Zooide de nutrición de un hidróideo colonial.

hidrocaule (G. *hydor*, agua + *kaulos*, tallo de una planta). Pedúnculo o «tallos» de una colonia de hidroides; parte que queda entre la hidrorriza y los hidrantes.

hidrocele (G. *hydor*, agua + *koiros*, hueco). Compartimento celómico intermedio o secundario de los equinodermos; el hidrocele da lugar al aparato acuífero.

hidroide. Forma pólipo de un cnidario en oposición a la forma medusa. Cualquier cnidario de la clase Hidrozoos, orden Hidroides.

hidrólisis (G. *hydor*, agua + *lysis*, rotura). Descomposición de un compuesto químico por adición de agua; división de una molécula en sus componentes, de manera que los productos adquieren hidrógeno y cuerpos hidroxilo.

hidrorriza (G. *hydor*, agua + *rhiza*, raíz). Estolón con forma de raíz que une al hidroide con el sustrato.

hidrosfera (G. *hydor*, agua + *spbaira*, bola, esfera). Envuelta líquida de la Tierra.

hidroxilo (hidrógeno + oxígeno). Que contiene un grupo OH⁻; ion cargado negativamente producido por los álcalis en agua.

hiomandibular (G. *hyoideis*, en forma de la letra griega upsilon + *eidos*, forma + L. *mandere*, masticar). Hueso derivado del arco branquial hioideo, que forma parte de la articulación de la mandíbula inferior de los peces y el estribo del oído de los vertebrados amniotas.

hiperosmótico (G. *hyper*, sobre + *osmos*, impulso). Relativo a una solución cuya presión osmótica es mayor que la de otra solución con la que se compara;

- contiene mayor concentración de partículas disueltas e incorpora agua cedida por una solución con menos partículas a través de una membrana selectivamente permeable; comparar con **hiposmótico**.
- hiperparasitismo** (G. *hyper*, sobre + *para*, junto + *sitos*, alimento). Forma de parasitismo en la que un parásito es parasitado a su vez.
- hipersensibilidad de tipo retrasado**. Reacción inflamatoria basada principalmente en la inmunidad mediada por células.
- hipersensibilidad inmediata**. Reacción inflamatoria basada en la inmunidad humoral.
- hipertrofia** (G. *hyper*, sobre + *trophe*, nutrición). Crecimiento anormal en tamaño de un órgano o parte de un organismo.
- hipodermis** (G. *hypo*, bajo + L. *dermis*, piel). Capa celular productora de la cutícula, y situada bajo ésta, en anélidos, artrópodos y otros invertebrados.
- hipófisis** (G. *hypo*, bajo + *physis*, crecimiento). Glándula pituitaria.
- hiposmótico** (G. *hypo*, bajo + *osmos*, impulso). Relativo a una solución cuya presión osmótica es menor que la de otra solución con la que se compara o que se toma como estándar; contiene menor concentración de partículas disueltas y pierde agua durante la ósmosis; comparar con **hiperosmótico**.
- hipostoma** (G. *hypo*, bajo + *stoma*, boca). Estructura situada en la zona posterior o ventral de la boca en varios invertebrados (como ácaros y garrapatas). También se refiere a la prominencia en la que se sitúa la boca en los pólipos de los hidrozooos.
- hipotálamo** (G. *hypo*, bajo + *thalamos*, cámara interior). Parte ventral del encéfalo anterior, bajo el tálamo; uno de los centros del sistema nervioso autónomo.
- hipótesis** (G. *hypotesis*, fundamento, suposición). Afirmación o propuesta que puede ser probada experimentalmente.
- histogénesis** (G. *histos*, tejido). Cualquiera de las proteínas simples presentes en el núcleo celular que se unen entre sí o con otras al DNA. Las histonas producen por hidrólisis una proporción alta de aminoácidos básicos; son características de eucariotas.
- holometábolo** (G. *holo*, completo + *metabole*, cambio). Insecto que sufre una metamorfosis completa durante el desarrollo.
- homeobox** (G. *homoios*, igual, parecido + L. *buxus*, boj, usado en el sentido de contenido en). Secuencia de 180 pares de bases altamente conservativa que se encuentra en las secuencias reguladoras de los genes que codifican proteínas reguladoras del desarrollo.
- homeostasis** (G. *homeo*, similar + *stasis*, estado). Mantenimiento del estado interno por autorregulación.
- homeotermo** (G. *homeo*, similar + *therme*, calor). Animal que posee una temperatura corporal casi uniforme, regulada independientemente de la temperatura ambiental; de «sangre caliente».
- hominido** (L. *homo*, *hominis*, hombre). Miembro de la familia de los Homínidos con una única especie actual, *Homo sapiens*.
- hominoide**. Perteneciente a los Hominoidea, superfamilia que agrupa a primates como los simios y el hombre.
- homocerca** (G. *homos*, igual + *kerkos*, cola). Cola cuyos lóbulos dorsal y ventral son simétricos, y en la mitad de cuya base acaba la columna vertebral, como en la mayoría de los peces teleosteos.
- homodonto** (G. *homo*, igual + *odous*, diente). Animal con todos los dientes de forma similar.
- homógrafo**. Véase **alógrafo**.
- homología** (G. *homologos*, de acuerdo con). Semejanza de partes u órganos de organismos diferentes debida a un origen embrionario similar y a un desarrollo evolutivo a partir de la parte u órgano correspondiente en un antecesor remoto. También se puede referir a cromosomas apareados. La homología seriada es la correspondencia en el mismo individuo de estructuras repetidas que tienen el mismo origen y desarrollo, como los apéndices de los artrópodos.
- homoplasia**. Similitud fenotípica entre características (moleculares, morfológicas, comportamentales u otras) de distintas especies o poblaciones que no representa exactamente patrones de descendencia evolutiva común (= similitud no homóloga); se produce por un paralelismo evolutivo o una convergencia y se manifiesta por una incongruencia entre distintos caracteres en un cladograma o árbol filogenético.
- homozigoto** (G. *homos*, igual + *zygotos*, unido). Organismo en el que el par de alelos para un carácter está compuesto por los mismos genes (dominantes o recesivos, pero no ambos).
- hormona cerebral**. Véase **ecdisiotropina**.
- hormona juvenil**. Hormona producida por los corpora allata de los insectos; uno de sus efectos es el mantenimiento de las características larvarias o ninfales durante el desarrollo.
- hormona proraciotrópica**. Véase **ecdisiotropina**.
- hospedador definitivo**. Hospedador en el que tiene lugar la reproducción sexual

de un simbiote; si éste no presenta reproducción sexual, el hospedador en el que el simbiote madura y se reproduce; comparar con **hospedador intermediario**.

hospedador intermediario. Hospedador en el que el simbiote se desarrolla, pero sin tener lugar la maduración y la reproducción sexual (comparar con **hospedador definitivo**).

humoral (L. *humor*, fluido). Relativo a una secreción endocrina.

I
imago. Insecto adulto y sexualmente maduro.

impronta (L. *imprimere*, imprimir). Patrón de aprendizaje rápido y usualmente estable que aparece pronto en la vida de un miembro de una especie social, e implica el reconocimiento de su propia especie; puede suponer la atracción hacia el primer objeto móvil que se ve.

indígena (L. *indigena*, nativo). Organismo nativo de una región concreta; no introducido.

inducción (L. *inducere*, *inductum*, guiar). Razonamiento hecho de lo particular a lo general, es decir, derivando una afirmación general (hipótesis) basada en observaciones individuales. En embriología, la alteración de los destinos celulares como resultado de la interacción con las células vecinas.

inductor (L. *inducere*, introducir). En embriología, tejido u órgano que provoca la diferenciación de otro tejido u órgano.

inflamación (L. *inflammare*, de *flamma*, llama). Complicado proceso fisiológico de movilización de las defensas corporales contra sustancias extrañas o agentes infecciosos y de reparación de los daños producidos por dichos agentes.

infraciliación (L. *infra*, bajo + *cilia*, pestaña). Organulos situados inmediatamente bajo los cilios en los protozoos ciliados.

infundíbulo (L. *infundibulum*, embudo). Pedúnculo de la neurohipófisis que une la hipófisis con el diencéfalo.

inmunoglobulina (L. *immunis*, libre + *globus*, globo). Cualquiera de un grupo de proteínas producidas por las células plasmáticas, que participa en la respuesta inmunitaria combinándose con el antígeno que ha estimulado su producción. Anticuerpo.

innato (L. *innatus*, no nacido). Característica basada total o parcialmente en diferencias genéticas.

instinto (L. *instinctus*, impelido). Conducta programada genéticamente, predecible y estereotipada. Puede o no suponer aprendizaje.

intercelular (L. *inter*, entre + *cellula*, cámara). Que ocurre o existe entre células del cuerpo.

interferones. Varias citoquinas codificadas por distintos genes, importantes en la mediación de la inmunidad natural y la inflamación.

interleuquina-1. Citoquina producida por los macrófagos que estimula a los linfocitos -T coadyuvantes.

interleuquina-2. Linfocina producida por los linfocitos-T coadyuvantes que conduce a la proliferación de células T coadyuvantes y otros linfocitos-T.

intermuda (L. *instar*, forma). Estado, entre dos mudas sucesivas de la vida de un insecto u otro artrópodo.

intersticial (L. *inter*, entre + *sistere*, permanecer). Situado en los intersticios o espacios entre estructuras, como células, órganos o granos de arena.

intracelular (L. *intra*, dentro + *cellula*, cámara). Que ocurre o existe dentro de la célula.

intrón (L. *intra*, dentro). Porción de RNA mensajero transcrito a partir de DNA que no formará parte del RNA maduro, es decir, no incluye parte de la información para los productos génicos.

introvertido (L. *intro*, dentro + *vertere*, verter). Parte anterior estrecha de los sipuncúlidos que puede ser retraída al interior del tronco.

invaginación (L. *in*, en + *vagina*, vaina). Entrante de una lámina de tejido para formar una estructura en forma de saco.

inversión (L. *invertere*, invertir). Vuelta del revés, como en la embriogénesis de las esponjas. También, inversión en el orden de los genes o inversión de un segmento cromosómico.

ion. Átomo o grupo de átomos con una carga eléctrica neta positiva o negativa debido a la pérdida o ganancia de electrones.

iridóforo (G. *iris*, arcoiris o iris del ojo). Cromatóforos iridiscentes o plateados que contienen cristales o placas de guanina u otra purina.

irritabilidad (L. *irritare*, provocar). Característica general de todos los organismos que supone la capacidad de responder a los estímulos o cambios del entorno.

isogametos (G. *isos*, igual + *gametes*, esposa). Gametos de la misma especie semejantes en tamaño y aspecto en ambos sexos.

isolecítico (G. *isos*, igual + *lekithos*, vitelo). Relativo a un cigoto (o huevo) cuyo vitelo se encuentra uniformemente distribuido. Homolecítico.

isomótico. Líquido que tiene la misma presión osmótica que otro líquido de referencia o control.

isotónico (G. *isos*, igual + *tonikos*, tensión). Referente a soluciones que poseen igual o semejante presión osmótica; isomótico.

isótopo (G. *isos*, igual + *topos*, lugar). Cada una de varias formas diferentes de un elemento químico que difieren entre sí en la masa atómica, pero no en número atómico.

J
jerarquía de dominancia. Escala social formada por conducta agonística en la cual los individuos se asocian entre sí de manera que unos tienen mejor acceso a los recursos que otros.

jerarquía inclusiva. Patrón en el que las especies están ordenadas en series de clados más inclusivos de acuerdo con la distribución taxonómica de las sinapomorfias (Clasificación jerarquizada).

K
kentrogon (G. *kentron*, punta, espina + *gonos*, progeñe, generación). Larva del orden de cirrípedos Rhizocephala (subfilo Crustacea) que inyecta sus células parásitas en el hemocoele del hospedador.

kwashiorkor (de Ghana). Desnutrición producida por una dieta rica en hidratos de carbono y muy pobre en proteínas.

L
laberinto (L. *labyrinthus*, laberinto). Oído interno de los vertebrados, compuesto por una serie de sacos llenos de fluido y de túbulos (laberinto membranoso) suspendidos dentro de cavidades óseas (laberinto óseo).

laberintodontos (G. *labyrinthos*, laberinto + *odontos*, *odontos*, diente). Grupo de anfibios del Paleozoico entre los que se encuentran los lemniscóndilos y los antracosaurios.

labio (L. *labium*, labio). En los insectos, borde bucal inferior formado por fusión del segundo par de maxilas.

labro (L. *labrum*, labio). Borde bucal superior de los insectos y crustáceos situado ante o sobre las mandíbulas. También, borde de la abertura de una concha de gasterópodo.

lacrimal (L. *lacrima*, lágrima). Que secreta las lágrimas.

lácteo (L. *lacteus*, leche). Uno de los vasos linfáticos de las vellosidades intestinales. También, relativo a la leche.

lagena (L. *lagena*, frasco grande). Porción del oído primitivo en la que el sonido se

transforma en impulsos nerviosos; antecesor evolutivo de la cóclea.

laguna (L. *lacuna*, fosa, cavidad). Seno, espacio entre células. También, cavidad en cartilago o hueso.

lamarckismo. Hipótesis, propuesta por Jean Baptiste Lamarck, de la evolución mediante la adquisición durante la vida del organismo de caracteres que se transmiten directamente a la descendencia.

lamela (L. dim. de *lamina*, placa). Una de las dos superficies que constituyen la branquia de un molusco bivalvo. Una de las finas capas óseas que se disponen concéntricamente alrededor de un canal óseo de Havers. Cualquier estructura laminar delgada.

lámina embrionaria. Una de las tres capas embrionarias (ectodermo, mesodermo y endodermo) del embrión de los animales, a partir de las que surgen los órganos y los tejidos; blastodermo.

laringe (G. *laringe*, garganta). Parte superior del tracto respiratorio modificada para la respiración en los vertebrados y limitada por la glotis y la tráquea en su parte superior e inferior, respectivamente; caja de voz.

larva (L. *larva*, fantasma). Estado inmaduro bastante diferente del adulto.

larva cidipoide (G. *kydippe*, doncella mitológica ateniense). Larva nadadora de vida libre de la mayoría de los ctenóforos; superficialmente semejante al adulto.

larva de Müller. Larva ciliada de vida libre que recuerda a un ctenóforo modificado, característica de ciertos turbelarios polielados marinos.

lateral (L. *latus*, el lado, flanco). De o perteneciente al costado o lado de un animal: un animal *bilateral* tiene dos lados.

lazo. Véase **bucle**.

lek (Sw., juego). Área donde los animales se reúnen para realizar cortejos sexuales y copular.

lemnisco (L. *lemniscus*, cinta). Cada uno de un par de salientes internos de la epidermis en la región del cuello de los acantocéfalos que interviene en el control del líquido para la protrusión e invaginación de la probóscide.

léntico (L. *lentus*, lento). Relativo a aguas quietas, como pantanos, charcos o lagos.

lepidosaurios (L. *lepidos*, escama + *sauros*, lagartija, lagarto). Linaje de reptiles diápsidos que apareció en el Pérmico y que incluye a las serpientes, lagartos, anfisbenidos y tuátaras actuales, así como al ya extinto ictiosaurio.

leptocéfalo (G. *leptos*, delgado + *kephale*, cabeza). Larva migratoria transparente y con forma de lazo, típica de la anguila europea o americana.

leptospondilos (G. *lepos*, escama + *spondylos*, vértebra). Grupo de anfibios

paleozoicos que se distinguían por poseer la parte central de las vértebras en forma de carrete.

leucocito (G. *leukos*, blancos + *chromos*, color). Presencia de pelaje o plumaje blancos en animales con piel y ojos pigmentados normalmente.

liberador. Estimulo simple que obtiene un patrón de comportamiento innato.

ligamento (L. *ligamentum*, venda). Banda gruesa y densa del tejido conjuntivo que conecta un hueso con otro.

ligando (L. *ligo*, unir). Molécula que se une específicamente a un receptor; por ejemplo, una hormona (ligando), se une específicamente a su receptor en la superficie celular.

linfa (L. *lymphā*, agua). Fluido intersticial (intercelular) del cuerpo. También, fluido del sistema linfático.

linfocito (L. *lymphā*, agua + G. *kinēin*, mover). Molécula segregada por un linfocito estimulado o activado que produce cambios fisiológicos en ciertas células.

linterna de Aristóteles. Aparato masticador de algunos erizos de mar.

lipasa (G. *lipos*, grasa + *asa*, sufijo de enzima). Enzima que acelera la hidrólisis o síntesis de grasas.

lípidos, lipoide (G. *lipos*, grasa). Ciertas sustancias de tipo graso, a menudo con otros grupos como el ácido fosfórico; los lípidos se combinan con proteínas e hidratos de carbono para formar los principales componentes estructurales de las células.

lisosoma (G. *lysis*, pérdida + *soma*, cuerpo). Orgánulo intracelular constituido por una membrana que encierra varias enzimas digestivas, las cuales se liberan cuando el lisosoma se rompe.

litoral (L. *litoral*, costa). Relativo a la costa. Como sustantivo, zona intermareal, porción del fondo marino entre los niveles de bajamar y pleamar; en los lagos, zona somera desde el borde del agua hasta el límite de las plantas acuáticas.

litosfera (G. *lithos*, rocas + *sphaira*, esfera). Componente terrestre de las capas superficiales de la Tierra.

lobopodio (G. *lobos*, lóbulos + *pous*, *podos*, pie). Saliente romo, pseudopodio lobulado.

lóbulos. Lengüetas que rodean el margen de las medusas de escifozoos (filo Cnidarios).

locus (L. *locus*, lugar). Posición de un gen en un cromosoma.

lofocito (G. *lophos*, cresta + *kytos*, conducto hueco). Tipo de amebocito de las esponjas, que secreta haces de fibrillas.

lofóforo (G. *lophos*, cresta + *phoros*, llevar). Cresta o brazo portador de tentáculos cuyo interior está ocupado por una extensión de la cavidad celomática en

los animales lofoforados (ectoproctos, braquiópodos y foronídeos).

loriga (L. *lorica*, corselete). Coraza protectora externa presente en algunos protozoos, rotíferos y otros invertebrados.

lótico (L. *lotus*, acción de lavar o bañar). Relativo o perteneciente a aguas corrientes, como arroyos o ríos.

lumbar (L. *lumbus*, lomo). Relativo o cercano al lomo o la parte baja de la espalda.

lumen (L. *lumen*, luz). Cavidad de un tubo u órgano.

M

macroevolución (L. *makros*, largo grande + *evolvere*, desplegar, descubrir). Cambio evolutivo a gran escala, que comprende el origen de los diseños actuales, tendencias evolutivas y la extinción en masa.

macrófago (G. *makros*, largo, grande + *phago*, comer). Tipo de célula fagocítica de los vertebrados que realiza funciones cruciales en la respuesta inmunitaria y la inflamación, como son la presentación de epítopos antígenicos a las células T y la producción de determinadas citoquinas.

macrogameto (G. *makros*, largo, grande + *gamos*, matrimonio). El más grande de los dos tipos de gameto de un organismo heterogamético, considerado el gameto femenino.

macrómero (G. *makros*, largo, grande + *meros*, parte). Clase mayor de los blastómeros de un embrión en proceso de división cuando éstos difieren en tamaño unos de otros.

macromolécula. Molécula de gran tamaño, tal como una proteína, polisacárido o ácido nucleico.

macronúcleo (G. *makros*, grande + *nucleus*, núcleo). El mayor de los dos tipos de núcleos de los protozoos ciliados; controla todas las funciones celulares excepto la reproducción.

madreporito (Fr., *madrépore*, arrecife coralino + *ito*, sufijo para ciertas partes del cuerpo). Estructura perforada que constituye la entrada del sistema acuífero de los equinodermos.

maduración (L. *maturus*, maduro). Estados finales de los gametos antes de la fecundación.

malacostráceo (G. *malako*, suave + *ostrakon*, concha). Cualquier miembro de la subclase de crustáceos Malacostraca, que incluye formas tanto acuáticas como terrestres: cangrejos, langostas, gambas y pulgas de playa, entre otros.

manto. Extensión blanda de la pared del cuerpo de ciertos invertebrados como por ejemplo, braquiópodos y moluscos,

que normalmente segrega una concha. También, pared fina del cuerpo de los tunicados.

manubrio (L. *manubrium*, asidero). Porción que parte del lado oral de una medusa y que porta la boca; cono oral; pre-esternón o parte anterior del esternón. También, parte con forma de asidero del martillo del oído.

marasmo (G. *marasmos*, consumirse). Desnutrición, especialmente infantil, producida por una dieta deficiente en calorías y proteínas.

marsupial (G. *marsypion*, bolsa pequeña). Mamífero de la subclase Metaterios, con una pequeña bolsa o marsupio.

martillo (L. *malleus*, martillo). El osículo que aparece unido al tímpano en el oído medio de los mamíferos.

mástax (G. *mastax*, mandíbulas). Aparato masticador de la faringe de los rotíferos.

maxila (L. dim. de *maxilla*, mandíbula). Apéndice cefálico de los artrópodos. También, uno de los huesos mandibulares superiores de los vertebrados.

maxilípodo (L. *maxilla*, mandíbula + *pes*, pie). Uno de los pares de apéndices cefálicos situados detrás de las maxilas en los crustáceos; es un apéndice torácico que está incorporado a las piezas bucales.

medio. Situado o que ocurre en el medio.

médula (L. *medulla*, médula). Parte interna de un órgano, en contraposición al córtex o porción externa. También rombencéfalo.

medusa (G. mitología, monstruo femenino con serpientes por cabellos). Estado de vida libre en el ciclo vital de los cnidarios.

meiofauna (G. *meioun*, pequeño + L. *faunus*, semidióces de los bosques). Pequeños invertebrados que viven en los intersticios entre los granos de arena.

meiosis (G. *meioun*, hacer pequeño). Transformaciones nucleares por las que el número de cromosomas pasa de diploide a haploide; en los animales ocurre generalmente en las dos últimas divisiones de la formación de los gametos.

meiosis gamética. Meiosis que ocurre durante la formación de los gametos.

meiosis intermedia. Meiosis que no ocurre ni durante la formación de los gametos ni tras la formación del cigoto, produciendo generaciones haploides y diploides, como en los protozoos foraminíferos.

meiosis zigótica. Meiosis que ocurre en las primeras divisiones tras la formación del cigoto, con lo que todos los estados del ciclo vital, excepto el cigoto, son haploides.

melanina (G. *melas*, negro). Pigmento negro o pardo presente en ciertas estructuras animales o vegetales.

melanóforo (G. *melania*, negrura + *pherein*, portar). Cromatóforo negro o marrón que contiene melanina.

membrana nictitante (L. *nicto*, guiñar). Tercer párpado ocular, membrana transparente de los pájaros y de muchos reptiles y mamíferos que puede cubrir el ojo por completo.

membrana plasmática (G. *plasma*, molde). Estructura protoplasmática limitante, externa y viva, que regula el intercambio de nutrientes a través de la superficie celular.

membrana vitelina (L. *vitellus*, vitelo del huevo). Membrana acelular que envuelve al huevo.

meninge (G. *meninx*, membrana). Cualquiera de las tres membranas (aracnoides, duramadre, piamadre) que envuelven al cerebro y la médula espinal de los vertebrados. También, vaina de tejido conjuntivo sólido que encierra el sistema nervioso central de los vertebrados inferiores.

menopausia (G. *men*, mes + *pauein*, cesar). En las mujeres, época de la vida en la que cesa la ovulación; interrupción definitiva del ciclo menstrual.

menstruación (L. *menstrua*, menstruación, de *mensis*, mes). Expulsión de sangre y tejido uterino por la vagina al final del ciclo menstrual.

meroblástico (G. *meros*, parte + *blastos*, germen). Segmentación parcial de los cigotos con una gran cantidad de vitelo en el polo vegetativo; segmentación restringida a una pequeña área de la superficie del huevo.

merozoito (G. *meros*, parte + *zoom*, animal). Trofozoito muy pequeño formado al completarse la citocinesis en la división múltiple de un protozoo.

mesénquima (G. *mesos*, medio + *enchyma*, cavidad). Tejido conjuntivo embrionario; células irregulares o ameboides a menudo embutidas en una matriz gelatinosa.

mesenterio (L. *mesenterium*, mesentéreo). Pliegue peritoneal que mantiene las vísceras en su sitio.

mesocele (G. *mesos*, medio + *koilos*, hueco). Compartimento celomático medio en algunos deuteróstomos, anterior en los lofoforados y que corresponde al hidrocele en los equinodermos.

mesodermo (G. *mesos*, medio + *derma*, piel). Tercera lámina embrionaria, formada en la gástrula entre el ectodermo y el endodermo; da lugar al tejido conjuntivo, músculos, sistema vascular y urogenital y al peritoneo.

mesoglea (G. *mesos*, medio + *glia*, pegamento). Capa de material gelatinoso o cementante entre la epidermis y la gastrodermis en cnidarios y ctenóforos; también se puede referir a la matriz gelatinosa entre las capas epiteliales en las esponjas.

mesohilo (G. *mesos*, medio + *hyle*, madera). Matriz gelatinosa que rodea a las células de las esponjas; mesoglea, mesénquima.

mesolecítico (G. *mesos*, medio + *lekithos*, huevo). Que pertenece a un cigoto (o huevo) que a su vez contiene una cantidad de yema moderada y concentrada en el polo vegetativo.

mesonefros (G. *mesos*, medio + *nephros*, riñón). El mediano de los tres pares de órganos renales embrionarios de los vertebrados. Riñón funcional de peces y anfibios; su conducto colector es el conducto de Wolff.

mesosoma (G. *mesos*, medio + *soma*, cuerpo). Porción del cuerpo de los lofoforados y de algunos deuteróstomos que contiene el mesocele.

metabolismo (G. *metabole*, cambio). Grupo de procesos del organismo que incluye la digestión, producción de energía (respiración) y síntesis de moléculas o estructuras; el conjunto de los procesos de síntesis (anabólicos) y de catálisis (catabólicos).

metacele (G. *meta*, entre + *koilos*, hueco). Compartimento celomático posterior de algunos deuteróstomos y lofoforados; corresponde al somatocoele de los equinodermos.

metacéntrico (G. *meta*, entre + *kentron*, centro). Cromosoma con el centrómero situado en su zona media o muy cerca de ella.

metacercaria (G. *meta*, entre, después + *kerkos*, cola + *aria*, relacionado con). Larva de trematodo (cercaria) que ha perdido su cola y se ha enquistado.

metamería (G. *meta*, entre, después + *meros*, parte). Tipo de organización corporal a base de elementos repetidos (metámeros); segmentación seriada.

metámero (G. *meta*, después + *meros*, parte). Unidad corporal que se repite a lo largo del eje longitudinal de un animal: somito, segmento.

metamorfosis (G. *meta*, entre, después + *morphe*, forma + *osis*, estado de). Cambio drástico de forma durante el desarrollo postembrionario, por ejemplo, del renacuajo a la rana o de las larvas de insectos a los adultos.

metanefridio (G. *meta*, entre, después + *nephros*, riñón). Tipo de nefridio tubular cuya abertura interna recoge productos del celoma y cuya abertura externa los expulsa al exterior.

metanefros (G. *meta*, entre, después + *nephros*, riñón). Órganos renales embrionarios de los vertebrados, que surgen detrás del mesonefros; riñón funcional de reptiles, aves y mamíferos. Se drena por medio de un uréter.

metasoma (G. *meta*, después, detrás + *soma*, cuerpo). Porción del cuerpo de

los lofoforados y de algunos deuteróstomos que contiene el metacele.

micra (μ) (G. *mikros*, pequeño). Milésima parte de un milímetro; aproximadamente 1/25 000 pulgadas. Hoy se suele denominar micrómetro (μm).

microfilamento (G. *mikros*, pequeño + L. *filum*, hilo). Estructura lineal y delgada de las células; en las células musculares y otras es de actina.

microfilaria (G. *mikros*, pequeño + L. *filum*, hilo). Jóvenes parcialmente desarrollados que portan vivas las filarias (filo Nematoda).

microgameto (G. *mikros*, pequeño + *gamos*, matrimonio). El más pequeño de los dos tipos de gameto que se dan en un organismo heterogamético, considerado el gameto masculino.

micrómero (G. *mikros*, pequeño + *meros*, parte). Clase más pequeña de los blastómeros de un embrión en división cuando éstos difieren en tamaño.

micronema (G. *mikros*, pequeño + *nema*, filamento). Uno de los dos tipos de estructura que componen el complejo apical del filo Apicomplejos, estrecho, alargado y dirigido hacia adelante, con posibles funciones de penetración en la célula hospedadora.

micronúcleo. Núcleo pequeño de los protozoos ciliados; controla las funciones reproductoras de estos organismos.

microtrico. Véase **microvellosidad**.

microtúbulo (G. *mikros*, pequeño + L. *tubulus*, tubo). Elemento largo y tubular del citoesqueleto, con un diámetro externo de 20 a 27 μm . Los microtúbulos regulan la forma celular y tienen gran importancia en la división celular.

microvellosidad (G. *mikros*, pequeño + L. *villus*, vello). Salientes estrechos y cilíndricos de las células epiteliales; constituyen el borde en cepillo de varios tipos de células epiteliales. También, microvellosidades con una estructura inusual cubren la superficie del tegumento de los cestodos (también se denominan microtricos).

mictico (G. *miktos*, mezclado). Relativo al huevo haploide de los rotíferos o a las hembras que ponen dichos huevos.

mielina (G. *myelos*, tuétano). Material graso que forma la envuelta medular de las fibras nerviosas.

mineralocorticoides (*mineral* + L. *cortex*, corteza + *oide*, sufijo que indica parecido en forma). Hormonas de la corteza adrenal, especialmente la aldosterona, que regula el equilibrio salino.

miocito (G. *mys*, músculo + L. *kytos*, recipiente hueco). Célula contráctil (pinacocito) de las esponjas.

miosfibrilla (G. *mys*, músculo + L. dim. de *fibra*, fibra). Filamento contráctil de un músculo o fibra muscular.

miogénico (G. *mys*, músculo + N.L. *genico*, que da lugar a). Originado en el músculo como el latido del músculo cardíaco de los vertebrados, que surge más bien como resultado de las propiedades rítmicas inherentes al músculo que por estímulo nervioso.

miosina (G. *mys*, músculo + *ina*, sufijo, perteneciente a). Proteína de gran tamaño del tejido contráctil, que forma los filamentos gruesos del músculo estriado. Durante la contracción se combina con la actina para formar actomiosina.

miotomo (G. *mys*, músculo + *tomos*, corte). Segmento de musculatura voluntaria en cefalocordados y vertebrados: parte de un somito destinada a formar músculos; conjunto de músculos innervado por un nervio espinal.

miracidio (G. *meirakidion*, persona joven). Estado larvario ciliado y diminuto de los trematodos.

mitocondria (G. *mitos*, filamento + *chondros*, maíz, grano). Orgánulo celular en el que tiene lugar el metabolismo aerobio.

mitosis (G. *mitos*, filamento + *osis*, estado de). División nuclear en la que el material cromosómico se reparte por igual cualitativa y cuantitativamente entre los dos núcleos restantes; división nuclear ordinaria.

moco (L. *mucus*, moco nasal). Secreción viscosa y resbaladiza, rica en mucinas que producen las células secretoras tales como las de las membranas mucosas.

molécula. Configuración atómica de núcleos y electrones unidos entre sí por enlaces químicos.

monocito (G. *monos*, único + *kytos*, conducto hueco). Tipo de leucocito que se transforma en célula fagocítica (macrófago) tras pasar a los tejidos.

monofilia (G. *monos*, único + *phyle*, tribu). Condición de un taxón u otro grupo de organismos que contiene al antecesor común más reciente del grupo y a todos sus descendientes. Contrasta con

polifilia y **parafilia**.

monogamia, adj.

monógamo (G. *monos*, único + *gamos*, matrimonio). La condición de tener una única pareja en cualquier momento.

monohíbrido (G. *monos*, único + *hybrida*, mixto). Híbrido descendiente de padres diferentes para un determinado carácter.

monoico (G. *monos*, único + *oikos*, casa). Que posee gónadas masculinas y femeninas en el mismo organismo; hermafrodita.

monómero (G. *monos*, único + *meros*, parte). Molécula de estructura simple, pero capaz de unirse a otras para formar polímeros.

monosacárido (G. *monos*, único + *sakcharon*, azúcar). Azúcar simple que

no se puede subdividir en otros azúcares más pequeños; los más comunes son: las pentosas (como la ribosa) y las hexosas (como la glucosa).

monoico (G. *monos*, único + *zoon*, animal). Platelinto con un único proglótide, que no sufre estrobilación para formar una cadena de proglótides.

morfogénesis (G. *morphe*, forma + *genesis*, origen). Desarrollo de las características estructurales de los organismos; formación y diferenciación de tejidos y órganos.

morfología (G. *morphe*, forma + *logia*, estudio, del G. *logos*, trabajo). Ciencia de la estructura. Incluye la citología, estudio de la estructura celular, la histología, estudio de la estructura tisular y la anatomía, estudio de la estructura macroscópica.

mórula (L. *morum*, mora + *ula*, dim.). Esfera maciza de células en un estado muy temprano del desarrollo embrionario.

movimiento tipo limax (L. *limax*, babosa). Forma de movimientos por pseudópodos en el que el organismo entero se desplaza sin extender pseudópodos concretos.

mucina (L. *mucus*, moco nasal). Cualquier grupo de glucoproteínas secretado por determinadas células, especialmente las glándulas salivales.

mutación (L. *mutare*, cambiar). Cambio brusco y estable de un gen; modificación hereditaria de un carácter.

mutualismo (L. *mutuus*, recíproco). Tipo de interacción entre dos especies en la que ambas resultan beneficiadas de la asociación y en la que ésta es necesaria para ambas; a menudo simbiótica.

N

nácar (Fr. *nacre*, madreperla). Capa brillante más interna de la concha de los moluscos, segregada por el epitelio del manto.

NAD. Abreviatura de nicotinamín adenín dinucleótido, aceptor o donante de electrones en muchas reacciones metabólicas.

narinas (L. *nares*, ventanas nasales). Aberturas de la cavidad nasal, tanto internas como externas, en la cabeza de un vertebrado.

nauplio (L. *nauplius*, un tipo de marisco). Estado larvario microscópico de vida libre de ciertos crustáceos, con tres pares de apéndices (anténulas, antenas y mandíbulas) y un ojo mediano. Propio de ostrácodos, copépodos, percebes y otros.

necton (G. *nekton*, neutro de *nektos*, nadador). Término referido a organismos que nadan activamente, esencialmente independientes de la acción de las corrientes y el oleaje. Comparar con **plancton**.

nefridio (G. *nephridios*, renal). Uno de los túbulos excretores de muchos invertebrados, fundamentalmente los anélidos, que se disponen por parejas en cada segmento. En sentido amplio, cualquier conducto especializado para la excreción y/o la osmorregulación: con abertura al exterior y con o sin abertura interna.

nefridioporo (G. *nephros*, riñones + *porus*, poro). Abertura excretora externa de los invertebrados.

nefrona (G. *nephros*, riñón). Unidad funcional del riñón de vertebrados, formada por la cápsula de Bowman, el glomérulo encerrado en ella y el túbulo urinario correspondiente.

nefrostoma (G. *nephros*, riñón + *stoma*, boca). Abertura ciliada y en forma de embudo de un nefridio.

nematocisto (G. *nema*, filamento + *kystis*, vejiga). Orgánulo urticante de los cnidarios.

neo-darwinismo. Versión modificada de la teoría evolutiva de Darwin que elimina elementos del legado lamarckiano relativos a los caracteres adquiridos y pangénesis presentes en la formulación darwiniana; esta teoría fue originada por August Weissmann a finales del siglo XIX, y tras incorporar los principios genéticos mendelianos se ha convertido en la versión actualmente aceptada de la teoría evolutiva de Darwin.

neopterigio (G. *neos*, nuevo + *pteryx*, fin). Cualquiera de los grandes grupos de peces óseos que incluye a la mayoría de las especies actuales.

neotenia (G. *neos*, nuevo + *teinein*, extender). Consecución de la madurez sexual en estado larvario. También conservación o persistencia de caracteres larvarios en estado adulto.

neotenina. Véase **hormona juvenil**.

nerítico (G. *nerites*, cierto molusco).

Relativo a la zona marina sobre la plataforma continental, específicamente desde la zona submareal hasta una profundidad de 200 m.

neumostoma (G. *pneuma*, respiración + *stoma*, boca). Abertura al exterior de la cavidad del manto (pulmón) de gasterópodos pulmonados.

neurilema (G. *neuron*, nervio + *lemma*, piel). Fina envuelta exterior nucleada de una célula nerviosa; vaina de Schwann.

neurogénico (G. *neuron*, nervio + N.L. *genico*, que da lugar a). Originado en el tejido nervioso, como el latido rítmico del corazón de algunos artrópodos.

neuroglia (G. *neuron*, nervio + *glia*, pegamento). Tejido de soporte que llena los espacios entre las células nerviosas del sistema nervioso central.

neuromasto (G. *neuron*, tendón, nervio + *mastos*, cerro). Grupo de células sensoriales que aparecen sobre o cerca

de la superficie de un pez o anfibio, sensible a estímulos hídricos y de vibración.

neurona (G. *neuron*, nervio). Célula nerviosa.

neuropodio (G. *neuron*, nervio + *pous*, *podo*, pie). Lóbulo del parapodio más próximo a la zona ventral en los anélidos poliquetos.

nicho. Papel de un organismo en una comunidad ecológica; su particular modo de vida y sus relaciones con otros factores, bióticos y abióticos.

ninfa (L. *nymph*, ninfa, novia). Estado inmaduro (tras la eclosión) de un insecto hemimetábolo que carece de fase pupal.

notocorda (G. *notos*, detrás + *chorda*, cuerda). Cordón celular alargado, envuelto en una vaina, que forma el esqueleto axial primitivo del embrión de los cordados y de los cefalocordados adultos.

notopodio (G. *notos*, detrás + *pous*, *podos*, pie). Lóbulo del parapodio más próximo a la zona dorsal en los anélidos poliquetos.

núcleo (L. *nucleus*, pequeña nuez, corazón de la misma). Orgánulo de los eucariontes envuelto por una doble membrana (envuelta nuclear) que contiene la cromatina.

nucleoide (L. *nucleus*, núcleo + *oide*, semejante a). Región de una célula procarionte donde se encuentra el cromosoma.

nucleólo (dim. del L. *nucleus*, núcleo). Estructura interior del núcleo celular que contiene RNA y se tiñe intensamente; los nucleólos son zonas especializadas de ciertos cromosomas que contienen copias múltiples de la información para la síntesis de RNA ribosómico.

nucleoplasma (L. *nucleus*, núcleo + G. *plasma*, molde). Protoplasma del núcleo distinto del citoplasma.

nucleoproteína. Molécula compuesta por ácido nucleico y proteína; presentes en el núcleo y el citoplasma de las células.

nucleosoma (L. *nucleus*, núcleo + *soma*, cuerpo). Subunidad repetida de cromatina en la que 1,75 espiras de la doble hélice de DNA se disponen alrededor de ocho moléculas de histonas.

nucleótido. Molécula compuesta de fosfato, un azúcar de 5 carbonos (ribosa o desoxirribosa) y una base púrica o pirimidínica; las púricas son adenina y guanina y las pirimidínicas, citosina, timina y uracilo.

nutrición autótrofa (Gr. *autos*, por sí mismo + *trophia*, alimentación). Nutrición caracterizada por la capacidad de utilizar sustancias inorgánicas simples para la síntesis de compuestos orgánicos más complejos, como en las plantas con clorofila y algunas bacterias.

nutrición holofítica (G. *holo*, completo + *phytos*, planta). Propia de las plantas verdes y ciertos protozoos, supone la síntesis de hidratos de carbono a partir de dióxido de carbono y agua en presencia de luz, clorofila y ciertas enzimas.

nutrición holozoica (G. *holo*, completo + *zoikos*, de animales). Forma de nutrición que implica la digestión de partículas alimenticias orgánicas sólidas o líquidas.

nutrición saprozoica (G. *sapros*, podrido + *zoon*, animal). Nutrición animal por absorción de sales disueltas y nutrientes orgánicos simples del ambiente; también se refiere a la alimentación con materiales en descomposición.

O

ocelo (L. *ocellus*, dim. de *oculus*, ojo). Ojo simple o rudimentario de muchos invertebrados.

octámero (G. *oct*, ocho + *meros*, parte). Que posee ocho partes; específicamente, simetría basada en ocho ejes o planos.

odontóforo (G. *odous*, diente + *pherein*, llevar). Órgano portador de dientes en los moluscos; incluye a la rádula, al saco radular, los músculos y los cartílagos.

oecio (G. *oion*, huevo + *oikos*, casa). Bolsa de incubación; compartimento para el embrión en desarrollo de los ectoproctos.

oftálmico (G. *ophthalmos*, ojo). Relativo al ojo.

olfatorio (L. *olor*, olor + *factus*, traer, acercar). Perteneciente al sentido del olfato.

omaso, panza (L. *omasum*, panza). Tercer compartimento del estómago de un mamífero rumiante.

ommatidio (G. *omma*, ojo + *idium*, pequeño). Cada una de las unidades ópticas del ojo compuesto de los artrópodos.

omnívoro (L. *omnis*, todo + *vorare*, devorar). Animal cuya dieta se compone de una amplia variedad de material animal y vegetal.

oncogén (G. *onkos*, protuberancia, tumor + *genos*, descendencia). Cualquiera de los numerosos genes asociados con el crecimiento neoplásico (cáncer). El gen, en su estado benigno, inactivado o con su función normal es un **proto-oncogén**.

oncomiracidio (G. *onkos*, púa + *mirakidion*, joven). Larva ciliada de los trematodos monogénéticos.

oncosfera (G. *onkinos*, gancho + *sphaira*, esfera). Larva con forma redonda común en todos los cestodos, portadora de ganchos.

ontogenia (G. *ontos*, ser, ente + *genia*, nacimiento). Desarrollo de un individuo desde el huevo a la senectud.

oocineto (G. *oion*, huevo + *kinein*, mover). Zigoto móvil de los organismos productores de la malaria.

oocito (G. *oion*, huevo + *kytos*, hueco). Estado en la formación del huevo que antecede a la primera división meiótica (oocito primario) o inmediatamente posterior a ésta (oocito secundario).

oogénesis (G. *oion*, huevo + *gonos*, prole). Formación, desarrollo y maduración de un gameto femenino o huevo.

oogonia (G. *oion*, huevo + *gonos*, descendencia). Célula que, por división continuada, da lugar a los oocitos; óvulo en el interior de un folículo primario inmediatamente antes del comienzo de la maduración.

ooquiste (G. *oion*, huevo + *kystis*, vejiga). Quiste formado alrededor del zigoto de los organismos productores de la malaria y otros afines.

oóide (G. *oion*, huevo + *idion*, diminutivo). Estado en la formación del huevo posterior a la división meiótica que sigue a la expulsión del segundo cuerpo polar.

ootipo (G. *oion*, huevo + *typos*, molde). Parte del oviducto de los trematodos que recibe los productos de las glándulas vitelinas y de la glándula de Mehlis.

opérculo (L. *operculum*, cubierta). Cubierta de las branquias en los peces óseos; placa cornificada de ciertos gasterópodos.

operón. Unidad genética que consiste en un grupo de genes que están bajo el control de otros genes y que aparece en los procariontes.

opisthaptor (G. *opisthen*, detrás + *baptein*, sujetar). Órgano posterior de fijación de un trematodo monogénico.

opistosoma (G. *opisthe*, detrás + *soma*, cuerpo). Región posterior del cuerpo en arácnidos y pogonóforos.

opsonización (G. *opsonein*, abastecer). Fenómeno que facilita la fagocitosis de partículas extrañas por los fagocitos sanguíneos o tisulares, mediado por unión de los anticuerpos a las partículas.

orden de picoteo. Jerarquía de privilegio social en una bandada de aves.

organizador (G. *organos*, formador). Área de un embrión que dirige el desarrollo subsecuente de otras partes.

órgano adhesivo de glándula doble. Órganos en la epidermis de la mayoría de los turbelarios con tres tipos de células: células glandulares, viscosas y liberadoras y células de anclaje.

órgano X. Órgano neurosecretor del pedúnculo del ojo de los crustáceos que segrega la hormona inhibidora de la muda.

órgano Y. Glándula en el segmento antenal o maxilar de algunos crustáceos que segrega la hormona de la muda.

orgánulo (G. *organon*, herramienta, órgano + L. *ella*, dim.). Parte especializada de una célula; literalmente, pequeño órgano que realiza funciones análogas a las de los órganos de los animales multicelulares.

ortogénesis. Tendencia unidireccional en la historia evolutiva de un linaje tal y como la refleja el registro fósil. También, aunque ahora en descrédito, teoría evolutiva antidarwinista, popular alrededor de 1900 que postulaba que el momento genético forzaba a los linajes a evolucionar en una dirección lineal predeterminada, independiente de los factores externos y que a menudo conducía al declive y la extinción.

ósculo (L. *osculum*, boca pequeña).

Abertura excurrente de una esponja.

osfradio (G. *odphradion*, olor suave, dim. de *osphra*, olor). Órgano sensorial de los gasterópodos acuáticos y bivalvos que analiza la corriente de agua que entra al interior del animal.

osículos (L. *ossiculum*, hueso pequeño).

Pequeñas piezas aisladas del endosqueleto de los equinodermos. También huesecillos del oído medio de los vertebrados.

osmol. Peso molecular en gramos de un soluto, dividido por el número de iones o partículas en las que se disocia en disolución.

osmorregulación. Mantenimiento de las concentraciones propias de agua y sales en una célula o en un organismo, regulación activa de la presión osmótica interna.

ósmosis (G. *osmos*, impulsar). Paso de solvente (generalmente agua) a través de una membrana semipermeable.

osmótrofo (G. *osmos*, impulsar + *trophe*, comer). Organismo heterotrófico que absorbe los nutrientes disueltos.

osteoblasto (G. *osteon*, hueso + *blastos*, yema). Célula formadora de hueso.

osteocito (G. *osteon*, hueso + *kytos*, hueco). Célula ósea característica del hueso adulto que se ha desarrollado a partir de un osteoblasto y ha quedado aislada en una laguna de sustancia ósea.

osteoclasto (G. *osteon*, hueso + *klan*, romper). Célula plurinucleada de gran tamaño, implicada en la degeneración del tejido óseo.

osteona (G. *osteon*, hueso). Unidad estructural del tejido óseo; sistema de Havers.

osteostráceos (G. *osteon*, hueso + *ostrakon*, concha). Grupo de agnatos del Paleozoico (alto Silúrico a alto Devónico) pertenecientes al orden Cephalaspidiformes.

ostiolo (L. dim. de *ostium*, puerta). Abertura.

otolito (G. *ous*, *otos*, oído + *lithos*, piedra). Concreciones calcáreas presentes en el

laberinto membranoso del oído interno de los vertebrados inferiores, o en los órganos auditivos de ciertos invertebrados.

ovígero (L. *ovum*, huevo + *gerere*, llevar). Pata que transporta los huevos en los picnogónidos.

ovoviviparismo (L. *ovum*, huevo + *vivere*, vivir + *parere*, parir). Forma de reproducción en la que los huevos se desarrollan en el interior de la madre sin nutrición adicional por parte de ésta y eclosionan dentro de ella o inmediatamente después de abandonarla.

óvulo (L. *ovum*, huevo). Célula germinal femenina madura (huevo).

oxidación (G. *oxyis*, agudo). Pérdida de un electrón por un átomo o molécula; a veces, adición química de oxígeno a una sustancia. Opuesto a reducción, en la que un átomo o molécula acepta un electrón.

P

paletas natatorias. Una de las placas de cilios fusionados dispuestos en hilera para la locomoción de los ctenóforos.

pallio (L. *pallium*, manto). Manto de un molusco o braquiópodo.

pangénesis (G. *pan*, todo + *genesis*, descendencia). Hipótesis de Darwin según la cual las características hereditarias las llevan células individuales que producen partículas que se reúnen en células germinales.

papila (L. *papilla*, pezón). Pequeña proyección en forma de pezón. Saliente vascular que nutre la raíz de un pelo, pluma o diente en desarrollo.

pápula (L. *papula*, pústula). Salientes respiratorios en la epidermis de las estrellas de mar. También, pústulas de la piel.

parabiosis (G. *para*, al lado + *biosis*, modo de vida). Fusión de dos individuos que originan una mutua intimidad fisiológica.

parafile (G. *para*, antes + *phyle*, tribu). Condición de un taxón, u otro grupo de organismos, que contiene al antecesor más reciente común a todos los miembros del grupo, pero excluye a algunos descendientes de dicho antecesor.

parapodio (G. *para*, al lado + *pous*, *podos*, pie). Véase **podio**.

parasimpático (G. *para*, junto a + *simpathe*, simpático, de *syn*, con + *pathos*, sentido). Una de las subdivisiones del sistema nervioso autónomo, cuyas fibras se originan en el cerebro y partes anteriores y posteriores de la médula espinal.

parasitismo (G. *parasitos*, de para, junto a + *sitos*, alimento). Condición de un organismo que vive sobre o dentro de

otro (hospedador) a cuyas expensas se mantiene: simbiosis destructiva.

parénquima (G. *parenchyma*, intercalado). En animales inferiores, masa esponjosa de células mesenquimáticas vacuolizadas que llenan los espacios entre vísceras, músculos o epitelios; en algunos, las células son cuerpos celulares de células musculares. También, tejido especializado de un órgano distinguible del tejido conjuntivo de soporte.

parenquímula (G. *para*, junto a + *enchyma*, infusión). Larva flagelada y maciza de algunas esponjas.

parietal (L. *paries*, pared). Algo cercano a, o que forma parte de una pared o estructura.

partenogénesis (G. *parthenos*, virgen + *genesis*, origen). Reproducción unisexual de hembras no fecundadas por machos; común en rotíferos, cladóceros, áfidos, abejas, hormigas y avispas. Un huevo partenogenético puede ser diploide o haploide.

patógeno (G. *pathos*, enfermedad + N.L. *genico*, que da lugar a). Que produce o es capaz de producir enfermedad.

patrón. Molde que dirige la formación de un duplicado; a menudo se usa como referencia para la duplicación génica.

PCR. Siglas del inglés «Polymerase Chain Reaction». Véase **reacción en cadena de la polimerasa**.

pecten (L. *pecten*, peine). Cualquier estructura en forma de peine; por ejemplo, el saliente retiniano pigmentado y vascularizado que se proyecta en el humor vítreo desde la retina hacia el punto de entrada del nervio óptico en el ojo de todas las aves y la mayoría de los reptiles.

pectoral (L. *pectorales*, de *pectus*, pecho). Relativo al pecho, o a un par de placas cornificadas del peto de ciertas tortugas.

pedalia (L. *pedalis*, de o perteneciente al pie). Borde aplanado en la base del tentáculo de una medusa de cubozoos (Cnidaria).

pedicelario (L. *pediculus*, pie pequeño + *aria*, semejante o conectado a). Pequeño órgano en forma de pinza de la superficie de ciertos equinodermos.

pedicelo (L. *pediculus*, pie pequeño). Pequeño pedúnculo o tallo. En insectos, el segundo segmento de la antena, o la «cintura» de las hormigas.

pedipalpos (L. *pes*, *pedis*, pie + *palpus*, caricia). Segundo par de apéndices de los arácnidos.

pedogénesis (G. *pais*, niño + *genes*, crecimiento). Reproducción de larvas o animales inmaduros provocada por una maduración acelerada. Progénesis.

pedomorfosis (G. *pais*, niño + *morphe*, forma). Aparición de características juveniles ancestrales en estados tardíos de la ontogenia de los descendientes.

pedúnculo (L. *pedunculus*, dim. De *pes*, pie). Tallo. También banda de sustancia blanca que une diferentes partes del cerebro.

peine (L. *pectines*, pl. de *pecten*, peine). Apéndice sensorial del abdomen de los escorpiones; cada una de las placas de cilios dispuestas en filas para la locomoción de los ctenóforos.

pelágico (G. *pelagos*, mar abierto). Relativo al mar abierto.

pelaje (L. *pilus*, pelo). Cubierta de pelo de los mamíferos.

pelicosaurio (G. *peilyx*, cuenca, valle + *sauros*, lagarto). Miembro de un grupo de carnívoros sinápsidos del Pérmico, caracterizados por sus poderosas mandíbulas, dientes afilados, y una gran cresta sobre el dorso.

película (L. *pellicula*, dim. de *pellis*, piel). Envuelta de secreción, fina y translúcida que cubre a muchos protozoos.

pélvico (L. *pelvis*, un hueco). Situado en o cerca de la pelvis, también aplicado a la cintura, cavidad, alas y expansiones.

pentadáctilo (G. *pente*, cinco + *daktylos*, dedo). Que posee cinco dedos, o cinco partes semejantes a dedos, en la mano o en el pie.

peptidasa (G. *peptein*, digerir + *asa*, sufijo de enzima). Enzima que rompe péptidos simples, liberando aminoácidos.

perennibranquiado (L. *perennis*, a lo largo del año + G. *branchia*, branquias). Que tiene branquias permanentes, relacionado especialmente con ciertas salamandras pedomórficas.

pericardio (G. *peri*, alrededor de + *kardia*, corazón). Zona alrededor del corazón, membrana que rodea al corazón.

periférico (G. *peripherein*, que se mueve alrededor de). Estructura o lugar distante del centro, cerca de los límites externos.

periostraco (G. *peri*, alrededor de + *ostrakon*, concha). Capa exterior esclerificada de la concha de los moluscos.

periprocto (G. *peri*, alrededor de + *proktos*, ano). Región de las placas aborales alrededor del ano de los equinoideos.

perisarco (G. *peri*, alrededor de + *sarx*, carne). Envuelta que cubre el tronco y ramas de un hidróideo.

perisodáctilo (G. *perisso*, impar + *daktylos*, dedo). Perteneciente al orden de mamíferos ungulados que poseen un número impar de dedos.

peristalsis (G. *peristaltikos*, compresión circular). Serie alterna de contracciones y relajaciones que impulsan los alimentos a través del tubo digestivo.

peristomio (G. *peri*, alrededor de + *stoma*, boca). Segmento verdadero más anterior de un anélido; en él se abre la boca.

peritoneo (G. *peritonaios*, extendido alrededor). Membrana que delimita el celoma y cubre las vísceras celomáticas.

permeabilidad selectiva. Permeabilidad a partículas pequeñas, tales como el agua y ciertos iones inorgánicos, pero no a moléculas más grandes.

permeasa. Molécula transportadora: molécula de la membrana celular que hace posible que otra molécula (para la cual la membrana no es permeable) sea transportada a través de la membrana, es decir, transporte mediado.

petaloideo (G. *petalon*, hoja + *eidōs*, forma). Describe una disposición a modo de flor de los podios respiratorios en los erizos irregulares.

pH (potencial de hidrógeno). Símbolo de la concentración relativa de iones hidrógeno en una solución, los valores de pH van de 0 a 14, más bajo cuanto más ácido o más iones hidrógeno hay en la solución. Es igual al logaritmo negativo de la concentración de iones hidrógeno.

pie (G. *pous*, *podōs*, pie). Estructura semejante a un pie; por ejemplo, el pie ambulacral de los equinodermos.

pies ambulacrales. Salientes musculares numerosos con forma de tubos llenos de fluido, del cuerpo de los equinodermos, parte de su aparato acuífero; usados en la locomoción, para agarrarse, manipular el alimento y en la respiración.

pigidio (G. *pyge*, anca, nalgas + *idion*, dim. de extremo). Extremo posterior de un animal metamérico donde se localiza el ano.

pilidio (G. *pilidion*, dim. de *pilos*, gorro de fieltro). Larva de vida libre en forma de sombrero, propia de los nemertinos.

pinacocito (G. *pinax*, tableta + *kytos*, conducto hueco). Células aplanadas que constituyen el epitelio dérmico de las esponjas.

pinacodermo (G. *pinax*, tableta + *derma*, piel). Capa de pinacocitos en esponjas.

pinna (L. *pinna*, pluma, punta de aguja). Oído externo. También pluma, ala, aleta o parte similar.

pinocitosis (G. *pinein*, beber + *kytos*, conducto hueco + *osis*, condición). Captación de fluidos por endocitosis; bebida celular.

pirimidina (alteración de piridina, del G. *pyr*, fuego + *ina*, sufijo). Base orgánica compuesta por un anillo simple de átomos de carbono y nitrógeno; de ella derivan varias bases de los ácidos nucleicos.

placenta (L. *placenta*, torta aplastada). Estructura vascular, materna y embrionaria, a través de la cual se nutren el embrión y feto mientras permanecen en el útero.

placoda (G. *plakos*, plato redondo plano). Estructura como un platillo engrosado localizado en el ectodermo cefálico de vertebrados (engrosamientos de la ectodermis, que aparecen en el extremo anterior, a cada lado del tubo neural) a

partir del cual se desarrollan estructuras especializadas como el cristalino, órganos sensoriales especiales y ciertas neuronas.

placodermos (G. *plax*, lámina + *derma*, piel). Grupo de peces con mandíbulas fuertemente acorazados del Devónico Inferior al Carbonífero Inferior.

plancton (G. *plankton*, neutro de *planktos*, vagabundo). Conjunto de los animales y plantas que flotan pasivamente en una masa de agua; comparar con **necton**.

plano frontal. Plano paralelo al eje principal del cuerpo que forma un ángulo recto con el plano sagital.

plano transversal (L. *transversus*, a través). Plano o sección que tiende o pasa a través de un cuerpo o estructura.

plantigrado (L. *planta*, planta + *gradus*, paso, grado). Relativo a los animales que al andar apoyan la superficie total del pie (por ejemplo, el hombre y el oso); comparar con **digitigrado**.

plantilla. Patrón o molde que orienta la formación de un duplicado; frecuentemente usado con referencia a la duplicación de un gen.

plánula (N.L. dim. De L. *planus*, aplanado). Tipo de larva ciliada, de vida libre, de los cnidarios; generalmente aplanada y ovoide, con una capa externa de células ectodérmicas y una masa interna de células endodérmicas.

plaqueta (G. *platelet*, dim. de *plattus*, plano). Célula sanguínea diminuta e incompleta que libera sustancias que inician la coagulación.

plasma germinal. Células germinales de un organismo, como opuesto a plasma somático; material hereditario (genes) de las células germinales.

plasma sanguíneo. El líquido, o fracción no celular de la sangre, incluidas las sustancias disueltas.

plasmalema (G. *plasma*, molde + *lemma*, vaina). La membrana celular.

plásmido (G. *plasma*, molde). Círculo pequeño de DNA transportado por una bacteria además de su gran cromosoma.

plasmodio (G. *plasma*, molde + *eidōs*, forma). Masa ameboide plurinucleada, sincitial.

plasto (G. *plast*, formado). Órgano membranoso de las células vegetales con funciones fotosintéticas o de almacenamiento de nutrientes; por ejemplo cloroplasto.

plastron (Fr. *plastron*, peto plano). Caparazón ventral del cuerpo de tortugas. También, estructura con esa situación en ciertos artrópodos. También, fina capa de gas retenida por los pelos de la epicutícula de insectos acuáticos.

pleiotrópico (G. *pleion*, más + *tropos*, girar, volver). Relativo a un gen que produce

más de un efecto; que afecta a múltiples características fenotípicas.

pleópodo (G. *plein*, navegar + *pous*, *podos*, pie). Uno de los apéndices nadadores del abdomen de un crustáceo.

plesiomórfico. Condición ancestral de un carácter variable.

pleura (G. *pleura*, lado, costado). Membrana que limita cada mitad del tórax y cubre los pulmones.

plexo (L. *plexus*, red). Estructura en forma de red, especialmente de nervios o vasos sanguíneos.

plexo coroideo (L. *plexus*, red + G. *chorion*, piel + *eidōs*, forma). Red vascular de los ventrículos cerebrales que regulan la secreción y absorción del líquido cefalorraquídeo.

plúteo (L. *pluteus*, cobertizo móvil, pupitre de lectura). Larva de los ofiuroideos y equinoideos, con prolongaciones alargadas semejantes a las patas de un escritorio; en un principio se denominó «larva caballete de pintor».

población (L. *populus*, pueblo). Grupo de organismos de la misma especie que viven en una determinada localidad geográfica.

podio (G. *pous*, *podos*, pie). Estructura en forma de pie, por ejemplo, los pies ambulacrales de los equinodermos. También, cada uno de los salientes a cada lado de la mayoría de los segmentos en anélidos poliquetos, modificados de diversas formas para la locomoción, respiración o alimentación.

poiquilotermo (G. *poikilos*, variable + *thermal*, calor). Relativo a animales cuya temperatura corporal es variable y fluctúa con la del ambiente; de sangre fría; comparar con **ectotérmico**.

polaridad (G. *polos*, axis). En sistemática, la clasificación de los estados alternativos de carácter taxonómico desde su antecesor pasando por los estados derivados sucesivos en una serie de transformación evolutiva. En biología del desarrollo, la tendencia del eje de un óvulo a orientarse como el eje de la madre. También, condición de tener polos opuestos; distribución diferencial de gradación a lo largo de un eje.

polarización (L. *polaris*, polar, + G. *iz*, hacer). Disposición de las cargas eléctricas positivas en un lado de la superficie de la membrana y las negativas en el otro (en los nervios y los músculos).

poliandria (G. *polys*, muchos + *aner*, hombre). Condición de la hembra que convive a la vez con más de un macho.

polifilético (G. *polys*, muchos + *phylon*, tribu). Con origen a partir de más de una forma ancestral; opuesto a monofilético.

polifilia (G. *polys*, muchos + *phylon*, tribu). Condición de un taxón y otro grupo de organismos que no contiene al antecesor común de todos los miembros del grupo

más reciente, implicando que dicho grupo tiene varios orígenes evolutivos; tales grupos no son válidos como taxones formales y su reconocimiento es erróneo. Contrastar con **monofilia** y **parafilia**.

polifiodonto (G. *polyphbes*, multiforme + *odontos*, diente). Que posee varios juegos sucesivos de dientes.

poligamia (G. *polys*, muchos + *gamos*, matrimonio). Condición del animal que convive a la vez con más de un individuo del sexo opuesto.

poliginia (G. *polys*, muchos + *gyne*, mujer). Condición del macho que convive a la vez con más de una hembra.

polimerización. Proceso de formación de un polímero o compuesto polimérico.

polímero (G. *polys*, muchos + *meros*, parte). Compuesto químico constituido por unidades estructurales repetidas denominadas monómeros.

polimorfismo (G. *polys*, muchos + *morphe*, forma). Presencia de más de un tipo estructural de individuos dentro de una especie.

polinucleótido (G. *polys*, muchos + *nucleótido*). Nucleótido formado por la combinación de varios mononucleótidos.

polipéptido (G. *polys*, muchos + *peptein*, digerir). Molécula formada por varios aminoácidos unidos, pero sin llegar a la complejidad de una proteína.

polípido (L. *polypus*, pólipo). Individuo o zooides en una colonia, específicamente de ectoproctos, que posee lofóforo, tubo digestivo, músculos y centros nerviosos.

poliploide (G. *polys*, muchos + *ploide*, número de cromosomas). Caracterizado por un número de cromosomas que es mayor que dos dotaciones completas de cromosomas homólogos.

pólipo (L. *polypus*, varios pies). Individuo del filo Cnidaria, generalmente adaptado para anclarse al sustrato por el extremo aboral a menudo forman colonias.

polisacárido (G. *polys*, muchos + *sakcharon*, azúcar, del sánscrito *sarkara*, azúcar). Carbohidrato compuesto de varios monosacáridos; por ejemplo, glucógeno, almidón y celulosa.

polisoma (polirribosoma) (G. *polys*, muchos + *soma*, cuerpo). Dos o más ribosomas unidos por una molécula de RNA mensajero.

polizoico (G. *polys*, muchos + *zoon*, animal). Platelinto que forma un estróbilo de varios a muchos proglótides; también una colonia con muchos zooides.

póngido (N. L. *Pongo*, género tipo de orangutanes). Relativo o perteneciente a la familia Póngidos de los primates, que comprende los monos antropoides (gorila, chimpancés, gibones y orangutanes).

porocito (G. *porus*, paso, poro + *kytos*, vaso hueco). Tipo celular que aparece en esponjas asconoides, a través de la cual entra el agua al espongocele.

posterior (L. *posterior*). Situado en o hacia la parte de atrás del cuerpo; situado hacia la espalda; en anatomía humana la postura erguida conlleva que la parte posterior y dorsal sean idénticas.

potencial osmótico. Presión osmótica.

potocitosis (G. *potos*, bebida + *kytos*, vaso hueco). Endocitosis de ciertas moléculas pequeñas e iones unidos a receptores específicos limitados a pequeñas áreas en la superficie celular. Las áreas de los receptores están invaginadas y se estrangulan para formar vesículas pequeñísimas. Ver **cavéola**.

preadaptación. Posesión de un rasgo que casualmente predispone a un organismo para su supervivencia en un ambiente diferente a aquel encontrado en su historia evolutiva.

precoz (L. *praecoquere*, madurar anticipadamente). Relativo (especialmente) a las aves cuyas crías están cubiertas de plumón y son capaces de corretear recién salidas del huevo.

preñil (L. *prehendere*, asir). Adaptado para agarrar.

primate (L. *primus*, primero). Cualquier mamífero del orden Primates, que incluye tarsos, lemures, musarañas, macacos, monos y al hombre.

primitivo (L. *primus*, primero). Primordial; antiguo; poco evolucionado; dicese de características muy parecidas a las que poseían sus tipos ancestrales más tempranos.

proboscide (G. *pro*, antes + *hoskein*, comida). Morro o trompa. También, órgano succionador tubular en cuyo extremo se sitúa la boca, como en planarias, sanguijuelas e insectos. También, el órgano sensorial y defensivo del extremo anterior de ciertos invertebrados.

procarionte (G. *pro*, antes + *karyon*, núcleo). Que no posee el núcleo, o los núcleos, rodeado de membranas. Células procarionte características son las bacterias y cianobacterias.

producción. En ecología, la energía acumulada por un organismo que llega a ser incorporada en nueva biomasa.

productores (L. *producere*, producir). Organismos, como las plantas, capaces de producir su propio alimento a partir de sustancias inorgánicas.

progesterona (L. *pro*, antes + *gestare*, transportar). Hormona producida por el cuerpo lúteo y la placenta; prepara el útero para recibir al óvulo fecundado y mantiene su capacidad para alojar al embrión y al feto.

proglótide (G. *proglottis*, punta de la lengua, de *pro*, antes + *glotta*, lengua).

Porción de un platelminto que contiene un juego de órganos reproductores; generalmente corresponde a un anillo o porción del estróbil.

prohormona (G. *pro*, antes + *hormaein*, excitar). Un precursor de una hormona, especialmente una hormona peptídica.

promotor. Región del DNA a la que se une la RNA polimerasa para que pueda comenzar la transcripción de un gen estructural.

pronefros (G. *pro*, antes + *nephros*, riñón). El más anterior de los tres pares de órganos renales embrionarios de los vertebrados, funcional sólo en mixinos y larvas de peces y anfibios; vestigial en el embrión de mamíferos.

propiorreceptor (L. *proprius*, propio + receptor). Receptor sensorial situado profundamente en los tejidos, especialmente en los músculos, tendones y articulaciones, que informa de cambios en la extensión de los músculos, la postura corporal y el movimiento.

prosimio (G. *pro*, antes + L. *simia*, mono). Cualquier miembro de un grupo de primates arborícolas con características primitivas: lémures, tarseros, lorisinos, etc.

prosoma (G. *pro*, antes + *soma*, cuerpo). Parte anterior de un invertebrado en la que no se aprecia segmentación primitiva. También, cabeza y tórax fusionados de los artrópodos; cefalotórax.

protopilo (G. *proso*, hacia delante + *pyle*, puerta). Conexión entre los canales inhalantes y los canales radiales en algunas esponjas.

prostaglandinas. Grupo de hormonas tisulares, descubiertas originalmente en el semen, que son ácidos grasos y que poseen poderosos efectos sobre el músculo liso, los nervios, la circulación y los órganos reproductores.

prostomio (G. *protos*, primero + *stoma*, boca + *idion*, dim. final, término). Cierre anterior de un animal metamérico, anterior a la boca.

protándrico (G. *protos*, primero + *aēr*, macho). Condición de animales y plantas hermafroditas en la cual los órganos masculinos y sus productos aparecen antes que los correspondientes órganos femeninos y sus productos y así impiden la autofecundación.

proteasa (G. *protein*, proteína + *asa*, enzima). Enzima que digiere proteínas; incluye proteinasas y peptidasas.

proteína (G. *protein*, de *protos*, primario). Macromolécula formada por carbono, hidrógeno, oxígeno y nitrógeno y, a veces, azufre y fósforo; compuesta por cadenas de aminoácidos unidos por enlaces peptídicos; presente en todas las células.

proteína p53. Proteína supresora de tumores con funciones críticas en las células normales. Una mutación en el gen que codifica esta proteína, el p53, puede resultar en la pérdida del control sobre la división celular y, por tanto, en cáncer.

proteína Ras. Proteína que inicia una cascada de reacciones llevando a la división celular cuando un factor de crecimiento está anclado en la superficie celular. El gen que codifica la proteína Ras se convierte en un oncogén cuando una mutación produce una forma de proteína Ras que inicia la cascada incluso en ausencia del factor de crecimiento.

protista (G. *protos*, primero). Miembro del reino de los Protistas, en el que se incluyen generalmente los organismos eucariontes unicelulares (protozoos y algas unicelulares).

proto-oncogén. Véase **oncogén**.

protocele (G. *protos*, primero + *koilos*, hueco). Compartimento celomático anterior de algunos deuteróstomos; en los equinodermos equivale al axocele.

protocooperación. Relación entre dos organismos mutuamente beneficiosa, aunque la interacción no es fisiológicamente necesaria para la supervivencia de ambos.

protón. Partícula subatómica con carga eléctrica positiva y una masa 1836 veces la de un electrón; se encuentra en el núcleo de los átomos.

protonefridio (G. *protos*, primero + *nephros*, riñón). Órgano excretor u osmorregulador primitivo, que consiste en un túbulo en cuyo extremo se encuentra un bulbo en llama o solenocito; es la unidad de un sistema de bulbos en llama.

protoplasma (G. *protos*, primero + *plasma*, forma). Sustancia viva organizada; citoplasma y nucleoplasma de una célula.

protopodio, protopodito (G. *protos*, primero + *pous*, *podos*, pie). Parte basal de un apéndice de crustáceo, que comprende coxa y base.

protóstomos (G. *protos*, primero + *stoma*, boca). Un grupo de filos en los cuales la segmentación es determinada, el celoma (en formas celomadas) está formado por proliferación de bandas mesodérmicas (formación esquizocélica); el mesodermo se forma de un blastómero particular (llamado 4d), y la boca deriva de o de las cercanías del blastoporo. Incluye anélidos, artrópodos, moluscos y un número de filos menores. Comparar con **deuteróstomos**.

protrombina (G. *pro*, antes + *thrombos*, coágulo). Constituyente del plasma sanguíneo que se transforma en trombina mediante un proceso catalizado en el que intervienen la tromboplastina, el calcio y

globulinas plasmáticas; implicada en la coagulación sanguínea.

proventrículo (L. *pro*, antes + *ventriculum*, ventrículo). En aves, el estómago glandular entre el buche y la molleja. En insectos, una dilatación muscular de la parte anterior del tubo digestivo armada internamente con dientes quitinosos.

proximal (L. *proximus*, el más cercano). Situado cerca o hacia el punto de unión o anclaje, opuesto a distal, distante.

pseudocoele (G. *pseudes*, falso + *koiloma*, cavidad). Cavidad del cuerpo no limitada por peritoneo y que no forma parte de los sistemas sanguíneo o digestivo, embriológicamente deriva a partir del blastocoele.

pseudopodio (G. *pseudes*, falso + *podion*, pie pequeño). Expansión citoplasmática temporal de un protozoo o célula ameboide, útil para la locomoción y la captura de alimentos.

puff. Cadenas de DNA desespiralizado en ciertos lugares en los cromosomas gigantes de algunas moscas donde se está transcribiendo el DNA.

pulmonar (L. *pulmo*, pulmón + *aria*, sufijo que significa conectado a). Relacionado o asociado con pulmones.

pupa (L. *pupa*, chica, muñeca). Estado quiescente inactivo de los insectos holometábolos. Sigue al estado larvario y precede al estado adulto.

purina (L. *purus*, puro + *urina*, orina). Base orgánica con átomos de carbono y nitrógeno en dos anillos unidos. Sustancia de la que derivan la adenina, la guanina y otras bases que se encuentran en la naturaleza.

Q

quelícero (G. *chele*, mandíbula + *keras*, cuerno). Cada uno de los apéndices cefálicos del par anterior en los miembros del subfilo Quelicerados.

quelípodo (G. *chele*, mandíbula + L. *pes*, pie). Primer par de patas similares a pinzas de la mayoría de los crustáceos decápodos; especializadas en captura y trituración.

quiasma (G. *chiasma*, cruce). Intersección o cruce, como la de los nervios; punto de conexión entre cromátidas homólogas donde se ha producido el sobrecruzamiento en la sinapsis.

quimioautótrofo (G. *chemeia*, transformación + *autos*, por sí mismo + *trophos*, el que se alimenta). Organismo que utiliza compuestos inorgánicos como fuente de energía.

quimiotaxis (G. *chemeia*, infusión + *taxo*, poner en orden). Movimiento orientativo de células u organismos en respuesta a estímulos químicos.

quimiotrofo (G. *chemeia*, infusión + *trope*, transformar). Organismo que obtiene su

alimento de sustancias inorgánicas sin el uso de clorofila.

quimo (G. *chymos*, jugo). Masa semifluida del alimento parcialmente digerido en el estómago y de los procesos digestivos en el intestino delgado.

quitina (Fr. *chitine*, del G. *chiton*, túnica). Sustancia esclerificada que forma parte de la cutícula de los artrópodos y se encuentra muy rara vez en otros invertebrados.

R

rabdites (G. *rhabdos*, bastón). Estructuras semejantes a bastones en las células de la epidermis o del parénquima subyacente de ciertos turbelarios; son expulsadas en secreciones mucosas.

radiolario (L. *radius*, rayo, radio de una rueda + *lar*; dios tutelar de la casa y el campo). Miembro de las clases Acantharea, Phaeodarea, y Polycystinea (filo Sarcomastigophora) con actinopodios y caparazones de gran belleza.

radiolas (L. *radius*, rayo, radio de una rueda). Procesos plumosos de la cabeza de muchos gusanos poliquetos tubícolas (filo Annelida), que ayudan principalmente en la alimentación.

rádula (L. *radula*, rascador). Lengua rasposa de la mayoría de los moluscos.

ratite (L. *ratiss*, balsa). Referido a aves que poseen un esternón sin quilla; comparar con **carenada**.

reacción en cadena de la polimerasa (PCR). Técnica para preparar grandes cantidades de DNA procedente de muestras conservadas, que hace posible clonar un gen específico tan largo como se conozca su secuencia.

recapitulación. Resumen o repetición: hipótesis que postula que un individuo repita su historia filogenética durante su desarrollo.

recesivo. Un alelo que debe ser homocigoto para que sea expresado.

red trabecular (L. *trabecula*, barra pequeña). Red de tejido vivo formada por pseudópodos de amebocitos en las esponjas de la clase Hexactinellida (filo Porifera).

redia (de Redi, biólogo italiano). Estado larvario del ciclo de los trematodos; es producido por un esporozoito y a su vez da lugar a varias cercarias.

reducción. En química, la ganancia de un electrón por un átomo o molécula de una sustancia; también la adición de hidrógeno a, o la pérdida de oxígeno de, una sustancia.

reina. En entomología, la única hembra completamente desarrollada en una colonia de insectos sociales como las abejas, las hormigas y las termitas, distinguible de las obreras, las hembras no reproductoras, y soldados.

renina¹ (L. *ren*, riñón). Enzima, producida por el aparato yuxtaglomerular del riñón, que inicia cambios conducentes a aumentar la presión sanguínea y la reabsorción de sodio.

renina² (M.E. *renne*, correr). Endopeptidasa con aspecto de coágulo lechoso, secretada por el estómago de algunos jóvenes mamíferos incluyendo terneros y niños.

reorreceptor (G. *rheos*, corriente + receptor). Órgano sensorial de animales acuáticos que responde a las corrientes de agua.

replicación (L. *replicatio*, repliegue). En genética, la duplicación de una o más moléculas de DNA a partir de una sola molécula preexistente.

respiración (L. *respiratio*, respiración). Intercambio gaseoso entre un organismo y su medio externo. En la célula, liberación de energía por oxidación de moléculas alimenticias.

respuesta inmunitaria mediada por células. Respuesta inmunitaria que implica sólo a la superficie celular, especialmente el brazo T_H1 de la repuesta inmunitaria, no la producción de anticuerpos. Contrasta con respuesta inmunitaria humoral.

rete mirabile (L. *rete mirabile*, red maravillosa). Plexo de pequeños vasos sanguíneos dispuestos de tal manera que la sangre que entra en ellos corre en sentido contrario a la que sale, lo que hace posible un intercambio eficiente entre las dos corrientes. Un mecanismo de este tipo mantiene la alta concentración de gases de la vejiga natatoria de los peces.

reticular (L. *reticulum*, red pequeña). Estructura que por su aspecto recuerda a una red.

retículo endoplasmático. Complejo membranoso intracelular; puede presentar ribosomas (rugoso) o no (liso).

reticulopodio (L. *reticulum*, dim. De *rete*, red + *podos*, *pons*, pie). Pseudópodo que se ramifica y se reúne profusamente.

retina (L. *rete*, red). Membrana sensorial posterior del ojo que recibe las imágenes.

ribosoma. Pequeño orgánulo celular formado por proteína y ácidos nucleicos. Se puede encontrar libre en el citoplasma o unido a las membranas del retículo endoplásmico; su función es la síntesis de proteínas.

rincocele (G. *rynchos*, hocico, trompa + *koilos*, hueco). En los nemertinos, la cavidad tubular dorsal que contiene la proboscide. No tiene abertura al exterior.

rinóforo (G. *rhis*, nariz + *pherein*, llevar). Tentáculos quimiorreceptivos en algunos moluscos (gasterópodos opisthobranchios).

ritmo de crecimiento intrínseco. Ritmo de crecimiento exponencial de una población, es decir, la diferencia entre los componentes de los ritmos de nacimiento y muerte independientes de la densidad de una población natural con una distribución de edad estable.

ritualización. En etología, modificación evolutiva, generalmente intensificación, de un patrón de conducta para la comunicación.

RNA de transferencia (RNAt). Forma de RNA de 70 a 80 nucleótidos que funciona como acoplador de moléculas en la síntesis de proteínas. El RNA de transferencia lleva un aminoácido específico a un complejo ribosoma-RNA mensajero para su incorporación a un polipéptido.

RNA mundial. Hipotético estado en la evolución de la vida en la Tierra en la que la catálisis y replicación estaban preformadas por RNA, sin proteínas enzimáticas y DNA.

RNA. Ácido ribonucleico, del que existen varias clases, como el RNA mensajero, el RNA ribosómico y el RNA de transferencia (RNAm, RNAr, RNAt).

ropalia (N. L. del G. *rhopalon*, garrote). Uno de los órganos de los sentidos, marginales y claviformes, de ciertas medusas; tentaculocistos.

roptrias (G. *rhopalon*, maza + *tryo*, desgastar). Estructuras claviformes de los apicomplejos, que forman parte del complejo apical: se abren anteriormente y parece que contribuyen a la penetración en la célula hospedadora.

rostelo (L. *rostellum*, pico pequeño). Estructura saliente en el escólex de los platelmintos, a menudo con ganchos.

rostro (L. *rostrum*, espolón de las naves). Saliente de la cabeza en forma de trompa.

rumen (L. mascada). El primer gran compartimento del estómago de mamíferos rumiantes.

S

sacro (L. *sacer*, sagrado). Hueso formado por la fusión de vértebras en el que la cintura pélvica está fija; perteneciente al sacro.

sáculo (L. *sacculus*, bolso pequeño). Cámara diminuta del laberinto membranoso del oído interno.

sagital (L. *sagitta*, flecha). Relativo al plano medio anteroposterior que divide a un órgano de simetría bilateral en dos mitades, derecha e izquierda.

sal. Reacción producto de un ácido y una base; disociándose en disolución acuosa en iones negativos y positivos, pero no en H⁺ o OH⁻.

saprófago (G. *sapros* podrido + *phagos*, de *phagein*, comer). Que se alimenta de materias en descomposición; saprobio; saprozoico.

saprófito (G. *sapros*, podrido + *phyton*, planta). Vegetal que vive sobre materia muerta o en descomposición.

sarcolema (G. *sarx*, carne + *lemma*, piel). Envuelta no celular delgada que cubre las fibras del músculo estriado.

sarcómero (G. *sarx*, carne + *meros*, parte). Segmento transversal del músculo estriado, considerado como la unidad contráctil fundamental.

sarcoplasma (G. *sarx*, carne + *plasma*, molde). Sustancia clara, semifluida, que se encuentra entre las fibrillas del tejido muscular.

sauropterigio (G. *sauros*, lagarto + *pterygion*, ala, volador). Reptiles marinos mesozoicos.

sebáceas (L. *sebaceus*, hecho de sebo). Tipo de glándulas epidérmicas de mamíferos que produce una sustancia grasa.

seda (L. *seta*, aguja). Estructura quitinosa acicular del tegumento de anélidos, artrópodos y otros animales.

sedentario. Estacionario, quieto, inactivo; que no se desplaza o traslada.

segmentación espiral. Tipo de segmentación embrionaria en la que los planos de división son diagonales respecto al eje polar, de manera que se producen células distintas al alternarse las divisiones en sentido horario y antihorario; segmentación determinada.

segmentación radial. Desarrollo embrionario en el cual los primeros planos de división son simétricos respecto al eje polar, con cada blastómero situado directamente sobre el blastómero correspondiente de la siguiente capa; segmentación indeterminada.

segmentación. Proceso de división nuclear y celular en el cigoto animal.

selección. Supervivencia diferencial y reproducción entre varios individuos; a menudo se confunde con *selección natural*, la cual es una posible causa de extracción selectiva.

seminífero (L. *semen*, semen + *ferre*, llevar). Relativo a los túbulos que producen o transportan semen a los testículos.

semipermeable (L. *semi*, mitad + *permeabilis*, que permite el paso a su través). Permeable a pequeñas partículas, como agua y ciertos iones inorgánicos, pero no a moléculas de mayor tamaño.

seno (L. *sinus*, curva). Cavidad o espacio en los tejidos o en el hueso.

sensila (L. *sensus*, sentido). Órgano sensorial pequeño, especialmente de los artrópodos.

septo (L. *septum*, tabique). Tabique entre dos cavidades.

serosa (L. *serum*, suero). La más externa de las membranas embrionarias de reptiles y aves; corión. También, el revestimiento peritoneal de la cavidad del cuerpo.

seroso (L. *serum*, suero). Acuoso, semejante al suero; se aplica a glándulas, tejidos, células, fluidos.

serotonina (L. *serum*, suero). Amina fenólica presente en el suero de la sangre coagulada y en otros tejidos, que posee funciones nerviosas, vasculares y metabólicas poco conocidas; 5-hidroxitriptamina.

sésil (L. *sessilis*, bajo, enano). Anclado por su base, fijo a un sustrato, incapaz de trasladarse.

sicon (G. *sykon*, higo). Tipo de sistema de canales en ciertas esponjas. A veces llamado siconoide.

sifonoglifo (G. *siphon*, tubo, sifón + *glyphe*, entalladura). Surco ciliado en el estómago de las anémonas de mar.

sifunculo (L. *siphunculus*, pequeño tubo). Cordón de tejido que recorre la concha del nautilus, conectando todas las cámaras con el cuerpo del animal.

silíceo (L. *silex*, pedernal). Que contiene sílice.

simbiosis (G. *syn*, con + *bios*, vida). Relación íntima de dos especies distintas que viven juntas. El simbiote se beneficia siempre; el hospedador puede ser beneficiado, no afectado o perjudicado (mutualismo, comensalismo y parasitismo).

simetría bilateral primaria. Generalmente aplicado a un organismo simétrico radialmente descendiente de un ancestro bilateral y desarrollado de una larva simétrica bilateralmente.

simetría pentámera (G. *pente*, cinco + *meros*, parte). Simetría radial basada en cinco o múltiplos de él.

simetría radial. Organización morfológica en la que las partes de un animal se disponen concéntricamente alrededor de un eje oral-aboral, por el cual pasa más de un plano que produce dos mitades especulares entre sí.

simetría radial primaria. Generalmente aplicado a un organismo simétrico radialmente que no tiene un ancestro o larva bilateral, en contraste a un organismo secundariamente radial.

simpátridas (G. *syn*, con + *patra*, tierra nativa). Especies que poseen la misma área de distribución, o regiones solapadas.

simplesiomorfia. Especies que comparten características ancestrales, no es indicativo que las especies comprendan un grupo monofilético.

sinapomorfia (G. *syn*, junto a + *apo*, de + *morphe*, forma). Estado derivado y compartido de un carácter, que se utiliza para reconstruir patrones de ascendencia común entre dos o más especies.

sinápsidos (G. *synapsis*, contacto, unión). Línea de amniotas que comprende los mamíferos y reptiles ancestrales a modo de mamíferos; tienen un cráneo con un único par de fosetas temporales.

sinapsis (G. *synapsis*, contacto, unión). Lugar por el que el impulso nervioso pasa de una neurona a otra, generalmente de un axón a una dendrita. También tiempo en que los cromosomas homólogos permanecen unidos longitudinalmente en la primera división meiótica.

sincarión (G. *syn*, con + *karyon*, núcleo). Núcleo del cigoto, resultante de la fusión de los pronúcleos.

sincitio (G. *syn*, con + *kytos*, conducto hueco). Masa de protoplasma que contiene varios núcleos, sin estar dividida en varias células.

síndrome (G. *syn*, con + *dromen*, correr). Grupo de síntomas característicos de una enfermedad particular o de una anomalía.

síndrome de Down. Síndrome congénito con retraso mental que se presenta en las personas cuyas células tienen un cromosoma extra del par 21; también llamado trisomía del par 21.

singamia (G. *syn*, con + *gamos*, matrimonio). Fecundación de un gameto por otro gameto para formar un cigoto; ocurre en la mayoría de los animales de reproducción sexual.

sinistrorso (L. *sinister*, izquierda). Relativo a la izquierda; en los gasterópodos, una concha es sinistrorsa si la abertura queda a la izquierda de la columela al colocar la espira hacia el observador.

síntesis prebiótica. Síntesis química producida antes de la aparición de la vida.

siringe (G. *syrix*, flauta de pastor). Órgano fonador de las aves situado en la base de la tráquea.

sistema acuífero. Sistema de túbulos cerrados y conductos peculiares de los equinodermos; usado para mover los tentáculos y los pies ambulacrales y que se usan ampliamente para agarrarse, la alimentación, y respiración.

sistema porta (L. *porta*, puerta). Conjunto de grandes venas que comienzan y terminan en una red capilar; por ejemplo, los sistemas porta hepático y porta renal de los vertebrados.

sistema reticuloendotelial (L. *reticulum*, dim. de red + G. *endon*, dentro + *thele*, pezón). Células fagocíticas fijas en los tejidos, especialmente en el hígado, nódulos linfáticos, bazo y otros; también llamado sistema RE.

sistemática. Ciencia de la clasificación y de reconstrucción de la filogenia.

sistemática filogenética. Véase **filogenia cladista**. El origen y diversificación de cualquier taxón, o de la historia evolutiva de su origen y diversificación, generalmente presentado en la forma de un dendrograma.

sístole (G. *systole*, llevado junto). Contracción del corazón.

sobrecruzamiento. Intercambio de parte de cromátidas no hermanas en la primera división meiótica.

sociobiología. Estudio etológico del comportamiento social en humanos y otros animales.

solenia (G. *solen*, tubo). Canales a través del cenénquima que conectan pólipos de una colonia de alcionarios (phylum Cnidaria).

solenocito (G. *solen*, tubo + *kytos*, conducto hueco). Tipo especial de bulbo en llama en el que el bulbo presenta un flagelo en vez de un penacho de cilios. Véase **bulbo en llama**, **protonefridio**.

soma (G. *soma*, cuerpo). Conjunto de un organismo, excepto las células germinales (plasma germinal).

somático (G. *soma*, cuerpo). Relativo al cuerpo, por ejemplo, células somáticas como opuestas a células germinales.

somatocele (G. *soma*, cuerpo + *koilos*, hueco). Compartimento celómico posterior de los equinodermos; el somatocele izquierdo da lugar al celoma oral y el derecho al aboral.

somatoplasma (G. *soma*, cuerpo + *plasma*, molde). Materia viva que constituye la masa corporal en contraposición al plasma germinal, que forma células reproductoras. Protoplasma de las células corporales.

somito (G. *soma*, cuerpo). Una de las masas de mesodermio dispuestas segmentariamente (metaméricamente) en una serie longitudinal junto al tubo neural del embrión; metámero.

subniveo (L. *sub*, debajo + *nivis*, nieve). Aplicado a los ambientes bajo nieve, en los que la nieve aísla contra una temperatura atmosférica más fría.

substrato. Sustancia sobre la cual actúa una enzima; también una base sobre la que crece o se mueve un organismo.

suero (L. *serum*, suero). Líquido que se separa de la sangre al coagularse ésta; plasma sanguíneo del que se ha extraído el fibrinógeno. También parte clara de un fluido biológico una vez separados sus elementos sólidos.

T

táctil (L. *tactilis*, susceptible de ser tocado, de *tangere*, tocar). Relativo al tacto.

tagma (G. *tagma*, disposición, orden). Parte compleja del cuerpo de un artrópodo que resulta de la fusión embrionaria de dos o más segmentos; por ejemplo, cabeza, tórax, abdomen.

tagmatización, tagmosis. Organización del cuerpo de los artrópodos en tagmas.

taiga (Ruso). Región caracterizada por grandes bosques de coníferas, inviernos largos y fríos y veranos cortos; típica de Canadá y Siberia.

tampón. Cualquier sustancia o compuesto químico que tiende a mantener los

niveles de pH constantes ante la adición de ácidos o bases.

taxis (G. *taxis*, disposición). Movimiento orientado como respuesta a un estímulo ambiental.

taxón (G. *taxis*, disposición). Cualquier grupo o entidad taxonómica.

taxonomía (G. *taxis*, disposición + *nomos*, ley). Estudio de los principios de la clasificación científica; ordenación y denominación sistemática de los organismos.

taxonomía evolutiva. Sistema de clasificación establecido por George Gaylord Simpson, que agrupa especies en los taxones linneanos más altos representando una jerarquía de distinción de zonas adaptativas; cada taxón puede ser monofilético o parafilético pero no polifilético.

tecodonto (G. *theke*, encerrado (en alvéolos) + *odontos*, diente). Gran grupo de Arcosaurios diápsidos del triásico del orden Thecodontia y caracterizado por tener los dientes en alvéolos.

tecto (L. *tectum*, techo). Estructura de cobertura, por ejemplo, la parte dorsal del capítulo de los ácaros.

tegmen (L. *tegmen*, cubierta). Epitelio externo de los crinoideos (filo Echinodermata).

tegumento (L. *tegumentum*, cubierta, de *tegere*, cubrir). Envuelta o cubierta externa.

tejido. Agregado de células, generalmente del mismo tipo, organizado para realizar una función común.

telencéfalo (G. *telos*, extremo + *encephalon*, cerebro). Vesícula anterior del encéfalo; la subdivisión más delantera del prosencéfalo, que da lugar al cerebro y estructuras asociadas.

teleología (G. *telos*, extremo + L. *logia*, estudio, del G. *logos*, palabra). Teoría filosófica que considera los fenómenos naturales como preordenados y dirigidos hacia una finalidad; opuesta al punto de vista científico del determinismo mecanicista.

telocéntrico (G. *telos*, extremo + *kentron*, centro). Cromosoma con el centrómero en un extremo.

telolecito (G. *telos*, extremo + *lekithos*, vitelo). Huevo con el vitelo concentrado en un extremo.

telson (G. *telson*, extremidad). En muchos crustáceos, saliente posterior del último segmento corporal.

temnospóndilos (G. *temno*, cortar + *spondylos*, vértebra). Gran línea de anfibios que se extienden desde el Carbonífero al Triásico.

tendón (L. *tendo*, tendón). Banda fibrosa que conecta el músculo al hueso o a otra estructura móvil.

tentaculocisto (L. *tentaculum*, tentáculo + G. *kytis*, saco). Cada uno de los órganos sensoriales del borde de una medusa; ropalia.

terápsido (G. *theraps*, ayudante, criado).

Reptil extinto del Mesozoico, parecido a un mamífero, a partir del cual evolucionaron los verdaderos mamíferos.

tergo (L. *tergum*, posterior). Parte dorsal de un segmento de artrópodo.

termoclina (G. *therme*, calor + *klinein*, desviar). Capa de agua que separa el agua superior, más caliente y ligera, del agua profunda, más pesada y fría, en mares y lagos; estrato de cambio brusco en la temperatura del agua.

territorio (L. *territorium*, de *terra*, tierra). Área restringida propia de un animal o pareja de animales, generalmente con propósitos reproductores, que es defendida frente a otros individuos de la misma especie.

testa (L. *testa*, concha). Concha o cubierta externa dura.

tétrada (G. *tetras*, cuatro). Grupo de dos pares de cromátidas unidas en la sinapsis, que resultan de la replicación de cromosomas homólogos apareados; bivalente.

tetrápodos (G. *tetras*, cuatro + *pous*, *podos*, pie). Vertebrados con cuatro patas; incluyen a los anfibios, reptiles, aves y mamíferos.

tiflosol (G. *typhlos*, cerrado + *solen*, canal, tubo). Pliegue longitudinal interior del intestino en ciertos invertebrados, como la lombriz de tierra.

timpánico (G. *tympanon*, tambor). Relativo al tímpano que separa el oído externo y medio.

tipología (L. *typus*, idea, concepto). Clasificación de los organismos en la cual los miembros de un taxón comparten propiedades intrínsecas y esenciales, mientras que la variación entre organismos se considera carente de interés.

torácico (L. *thorax*, pecho). Perteneciente al tórax o al pecho.

tornaria (L. *tornare*, girar). Larva de vida libre de los enteropneustos, que gira al nadar; recuerda en algunos aspectos a la larva bipinnaria de los equinodermos.

torsión (L. *torquere*, torcer). Fenómeno de giro en el desarrollo de los gasterópodos que altera 180 grados la posición de los órganos viscerales y paleales.

toxicisto (G. *toxikon*, veneno + *kystis*, vejiga). Estructura de los protozoos ciliados depredadores que, ante un estímulo, expelle un veneno para aturdir a la presa.

transcripción. Formación de RNA mensajero a partir del DNA.

transducción. Transferencia de DNA bacteriano (con las características genéticas que transporta) de una bacteria a otra por medio de una infección vírica.

transformación. Fenómeno que ocurre cuando DNA del medio exterior penetra

de alguna forma en una bacteria y se incorpora a su información genética, de manera que sus descendientes heredan los caracteres genéticos así adquiridos.

translación. Proceso en el cual la información genética presente en el RNA mensajero se usa para dirigir el orden de aminoácidos específicos durante la síntesis de proteínas.

transportador. Véase **permeasa**.

transporte activo. Transporte mediado en el cual una permeasa transporta una molécula a través de la membrana celular contra gradiente de concentración, requiere gasto de energía; comparar con difusión facilitada.

tráquea (N. L. *trachea*, tráquea). Conducto que comunica la laringe con los pulmones. También, cada uno de los conductos respiratorios de los insectos.

triblástico (G. *triploos*, triple + *blastos*, germen). Relativo a los metazoos cuyo embrión posee las tres capas embrionarias; ectodermo, mesodermo y endodermo.

tricocisto (G. *thrix*, cabello + *kystis*, vejiga). Órgano sacciforme evaginable del ectoplasma de los ciliados, que dispara un filamento como medio de defensa.

triglicérido (G. *tria*, tres + *glykys*, dulce). Triéster de glicerol con uno, dos o tres ácidos.

trímero (G. *treis*, tres + *meros*, parte). Cuerpo con tres divisiones principales como en lofoforados y algunos deuteróstomos.

tripartito. Véase **trímero**.

triquinosis. Enfermedad producida por el nematodo *Trichinella spiralis*.

trisomía 21. Véase **síndrome de Down**.

trocófora (G. *trochos*, rueda + *pherein*, llevar). Larva ciliada marina de vida libre, característica de muchos moluscos y ciertos ectoproctos, braquiópodos y otros gusanos marinos; cuerpo ovoido o piriforme con una corona de cilios preoral y, a veces, otra secundaria tras la boca.

trófico (G. *trophe*, comida). Perteneciente a la alimentación y nutrición.

trofoblasto (G. *trophlein*, nutrir + *blastos*, germen). Capa ectodérmica externa y nutritiva de la vesícula blastodérmica; en los mamíferos forma parte del corion y está unida a la pared uterina.

trofolaxis (G. *trophe*, comida + *allaxis*, intercambio). Intercambio de alimento entre jóvenes y adultos, especialmente en insectos sociales.

trofos (G. *trophos*, alimento). Estructuras como mandíbulas en el mástax de rotíferos.

trofosoma (G. *trophe*, comida + *soma*, cuerpo). Órgano de los poganóforos que deriva del intestino medio y lleva bacterias mutualistas.

trofozoito (G. *trophe*, comida + *zoon*, animal). Estado adulto del ciclo vital de un protozoo durante el cual éste absorbe alimento activamente.

trombina. Enzima que cataliza la transformación del fibrinógeno en fibrina. Su precursor es la **protrombina**.

trópico (G. *trophe*, volver hacia). Relativo a los trópicos (tropical); en endocrinología, hormona que influye en la acción de otra hormona o glándula endocrina.

tropomiosina (G. *tropos*, giro + *mys*, músculo). Proteína de bajo peso molecular que rodea a los filamentos de actina en el músculo estriado.

troponina. Complejo de proteínas globulares dispuestas a intervalos a lo largo de los filamentos de actina del músculo esquelético; se cree que sirve como un «interruptor» dependiente del calcio en la contracción muscular.

tubérculo (L. *tuberculum*, joroba pequeña). Pequeña protuberancia, bulto o hinchazón.

tubulina (G. *tubulus*, tubo pequeño + *ina*, perteneciente a). Proteína globular que forma el cilindro hueco de los microtúbulos.

tundra (Ruso). Área terrestre situada entre la taiga y las regiones polares; se caracteriza por la ausencia de árboles, estación de crecimiento muy reducida y congelación del suelo durante la mayor parte del año.

túnica (L. *tunica*). En los tunicados, cubierta cuticular que contiene celulosa producida por la pared del cuerpo subyacente.

U

úlcer (L. *ulcus*, úlcera). Un absceso que se abre a través de la piel o superficie mucosa.

umbilical (L. *umbilicus*, ombligo). Relativo al ombligo o al cordón umbilical.

umbo (L. *umbo*, saliente del escudo). Una de las prominencias a cada lado de la región del ligamento en la concha de un molusco bivalvo. También, el «pico» de la concha de los braquiópodos.

ungulado (L. *ungula*, uña, pezuña). Animal con pezuñas.

uniformitarismo. Asunciones metodológicas en las que las leyes físicas y químicas permanecen invariables a lo largo de la historia de la Tierra, y que los sucesos geológicos pasados se produjeron por fenómenos que podemos observar hoy en día.

unión estrecha. Región en la que se fusionan las membranas celulares de dos células adyacentes.

uréter (G. *oueter*, uréter). Conducto que lleva la orina del riñón a la vejiga.

uretra (G. *ourethra*, uretra). Conducto que comunica la vejiga urinaria con el exterior, en ambos sexos.

urópodo (G. *oura*, cola + *pous*, *podos*, pie). El apéndice más posterior de muchos crustáceos.

utrículo (L. *utriculus*, bolso pequeño).

Parte del oído interno que contiene los receptores del equilibrio corporal dinámico; del utrículo parten y vuelven los canales semicirculares.

V

vacuola (L. *vacuus*, vacío). Espacio celular lleno de fluido y rodeado por una membrana.

vacuola alimentaria. Órgano digestivo en las células.

vacuola contráctil. Vacuola celular llena de un fluido claro presente en los protozoos y algunos metazoos inferiores; periódicamente se llena de agua que expulsa al exterior con fines de osmorregulación y excreción.

valencia (L. *valere*, tener capacidad). Grado de capacidad combinatoria de un elemento, expresado por el número de átomos de hidrógeno (o su equivalente) que puede captar o desplazar en una reacción (si es positiva). Estado de oxidación de un elemento en un compuesto. Número de electrones ganados, compartidos o perdidos por un átomo cuando forma un enlace con otro u otros átomos.

valor adaptativo. Grado en el que una cualidad o característica es útil a un animal para sobrevivir y reproducirse; proporciona mayor adaptación al medio; ventaja selectiva.

valva (L. *valva*, hoja de una puerta doble).

Una de las dos partes de la concha de un molusco bivalvo típico o de un braquiópodo.

variación (L. *varius*, varios). Diferencias entre los individuos de un grupo o de una especie que no se pueden asignar a la edad, sexo o posición en el ciclo vital.

vector (L. *vector*, transportador, de *vehere*, *vectum*, transportar). Cualquier agente que transporta y transmite microorganismos patógenos de un hospedador a otro. También, en biología molecular, un agente como, por ejemplo, un bacteriófago o un plásmido que lleva DNA recombinante.

velario (L. *velum*, velo). Extensión del borde de la subumbrela a modo de estante en cubozoos (filo Cnidaria).

veliger, ra (L. *velum*, velo). Forma larvaria de ciertos moluscos; se desarrolla a partir de la trocófora y ya posee rudimentos del pie, manto y concha.

velo (L. *velum*, velo). Membrana de la superficie de la subumbrela en las medusas de los hidrozooos. También, órgano ciliado nadador de la larva velíger.

vellosidad (L. *villus*, penacho de pelo).

Pequeño saliente vascularizado y dactiliforme de la pared del intestino delgado. También, una de las protuberancias vascularizadas de la porción embrionaria de la placenta.

venas (L. *vena*, vena). Vasos sanguíneos que llevan la sangre hacia el corazón; en insectos, finas extensiones del sistema traqueal que soportan las alas.

ventral (L. *venter*, barriga). Situado en la superficie inferior o abdominal.

vénula (L. *venula*, dim. de *vena*, vena).

Pequeños vasos que conducen la sangre de los capilares a las venas de las alas de los insectos.

vermiforme (L. *vermis*, gusano + *forma*, forma). Adjetivo para describir cualquier organismo con forma de gusano; adulto (nematógeno) rombozoo (filo Mesozoa).

vesículas de Poli (de G. S. Poli, naturalista italiano). Vesículas que vierten al canal anular en la mayoría de los asteroideos y holoturoideos.

vestigial (L. *vestigium*, huella, vestigio). Relativo a órganos rudimentarios que pueden haber estado desarrollados en algún antecesor o en el embrión.

vibrisa (L. *vibrissa*, pelo nasal). Pelos rígidos que crecen en la nariz u otras partes del rostro de muchos mamíferos y que les sirven como órganos táctiles. «bigotes».

vicariancia (L. *vicarius*, sustituto).

Separación geográfica de poblaciones, especialmente como imposición por discontinuidades en el ambiente físico

que fragmenta poblaciones que eran formalmente continuas geográficamente.

virus (L. *virus*, tóxico, líquido viscoso).

Partícula no celular, submicroscópica, formada por un núcleo de nucleoproteína y una cubierta proteica; es un organismo parásito que crece y se reproduce en una célula hospedadora.

viscera (L. pl. de *viscus*, órgano interno).

Órgano interno situado en la cavidad del cuerpo.

vitalismo (L. *vita*, vida). Teoría que

considera los procesos naturales como controlados por fuerzas sobrenaturales, que no se pueden explicar solamente por leyes físicas o químicas, como opuesta al mecanicismo.

vitamina (L. *vita*, vida + *amina*, de supuesto origen químico). Sustancia orgánica requerida en pequeñas cantidades para el funcionamiento metabólico normal; se puede suministrar en la dieta o por la flora intestinal, ya que el organismo no puede sintetizarla.

vitelario (L. *vitellus*, vitelo). Estructuras de muchos gusanos planos que producen células vitelógenas, esto es, células que proporcionan nutrientes y materiales para la cubierta del embrión.

viviparismo (L. *vivus*, vivo + *parere*, parir).

Tipo de reproducción en la que los huevos se desarrollan en el interior del cuerpo de la hembra, con aporte nutritivo de ésta, como en los mamíferos euterios, muchos reptiles y algunos peces; la prole nace ya desarrollada como juveniles.

X

xantóforo (G. *xanthos*, amarillo + *pherein*, llevar). Cromatóforo que contiene un pigmento amarillo.

Y

yunque (L. *incus*, yunque). El hueso central en una cadena de tres del oído medio de los mamíferos.

Z

zigoto (G. *zygotos*, unido). El óvulo fecundado.

zoecio (G. *zoon*, animal + *oikos*, casa, hogar). Envuelta cuticular o capsula de los ectoproctos.

zona adaptativa. Reacción característica y relación mutua entre el medio y un organismo («forma de vida») propia de un grupo de organismos evolutivamente emparentados.

zooclorella (G. *zoon*, animal + *chlorella*). Cada una de las diminutas algas verdes (generalmente *Chlorella*) que viven simbióticamente en el citoplasma de algunos protozoos y otros invertebrados.

zooflagelados. Miembro de los zoomastigóforos, con forma de animales flagelados (filo Sarcomastigophora).

zooide (G. *zoon*, animal). Individuo que forma parte de una colonia de animales, como en los cnidarios coloniales y los ectoproctos.

zooxantelas (G. *zoon*, animal + *xanthos*, amarillo). Diminutas algas dinoflageladas que viven en los tejidos de muchos tipos de invertebrados marinos.

CRÉDITOS

Fotos

Portadas

Parte 1: Cleveland P. Hickman, Jr.;

Parte 2: © Tom Tietz/Tony Stone Images;

Parte 3: Larry S. Roberts;

Parte 4: © James Martin/Tony Stone

Images; **Parte 5:** Cleveland P. Hickman, Jr.

Capítulo 1

Portada: Cleveland P. Hickman, Jr.;

1.1a: © Dave B. Fleetham/Visuals

Unlimited; **1.1b:** © Steve McCutcheon/

Visuals Unlimited; **1.1c:** © Peter Ziminski/

Visuals Unlimited; **1.1d:** © Link/Visuals

Unlimited; **1.1e:** © T. E. Adams/Visuals

Unlimited; **1.2a:** Cortesía de IBM U.K.

Scientific Centre; **1.3:** © John D.

Cunningham/Visuals Unlimited; **1.4:** ©

David M. Phillips/Visuals Unlimited; **1.5a:**

N. P. Salzman; **1.5b:** © Ed Reschke; **1.5c:** ©

Ken Highfill/Photo Researchers, Inc.;

1.5, Inferior izquierda: Larry S. Roberts;

1.5, Superior derecha: © William Ober;

1.6: © A. C. Barrington Brown/Photo

Researchers, Inc.; **1.7a:** © M. Abbey/Visuals

Unlimited; **1.7b:** © S. Dalton/National

Audubon Society Collection/Photo

Researchers, Inc.; **1.8a,b:** © D. Kline/Visuals

Unlimited; **1.12a,b:** © Michael

Teweedie/Photo Researchers, Inc.; **1.13:**

Cortesía del American Museum of Natural

History, Neg. #326668; **1.17a,b:** Cortesía de

Gregor Mendel Museum, Brno,

Checoslovaquia; **1.20:** © Carolina Biological

Supply/Phototake; **p. 18:** Foundations For

Biomedical Research.

Capítulo 2

Portada: Larry S. Roberts; **2.3:** © G. I.

Bernard/Animals Animals/Earth Scenes.

Capítulo 3

Portada: NASA; **3.1:** The Bettman Archive;

3.4b: Cortesía de Kevin Walsh, U.S.C.D.;

3.5: Cortesía de R. M. Syren y S. W. Fox,

Institute of Molecular Evolution/University

of Miami, Coral Gables, Florida; **3.6:**

Cleveland P. Hickman, Jr.

Capítulo 4

Portada: © Bill Ober; **4.1a:** © John D.

Cunningham/Visuals Unlimited; **4.1b:**

Tomado de C. R. Morgan y R. A. Jersild, Jr.,

1970. *Anat. Rec.* 166:575-586; **4.5:** Cortesía

A. Wayne Vogl; **4.6:** Cortesía de Susumo Ito;

4.7: Cortesía G. E. Palade, University of

California School of Medicine; **4.8b:**

Cortesía de Richard Rodewald; **4.9b, 4.11b:**

Cortesía de Charles Flickinger; **4.12:**

Cortesía de A. Wayne Vogl; **4.13:** © K. G.

Murti/Visuals Unlimited; **4.14b:** Cortesía de

Kent McDonald; **4.25a-e:** © Times Mirror

Higher Education Group, Inc./Kingsley

Stern, fotógrafo.

Capítulo 5

Portada: © Gary W. Carter/ Visuals

Unlimited.

Capítulo 6

Portada: © Francis Leroy, Biocosmos/SPL/

Photo Researchers, Inc.; **6.3:** © Robert

Humbert/Biological Photo Service;

6.8: Tomado de R. G. Kessel y R. H.

Kardon, *Tissues and Organs: A Text-Atlas of*

Scanning Electron Microscopy, 1979, W. H.

Freeman and Co.

Capítulo 7

Portada: Cortesía de IBM Archive, Woods

Hole Oceanographic Institution; **7.5:**

Cortesía de G. Schatten; **7.17:** © F. R.

Turner/Biological Photo Service.

Capítulo 8

Portada: Fotografía cortesía de Calgene,

Inc.; **8.1b:** Cortesía de Gregor Mendel

Museum, Brno, Checoslovaquia; **8.6:**

Cortesía de M.L. Barr/H.W. Barr; **8.8a:**

© Peter J. Bryant/Biological Photo Service.

Capítulo 9

Portada: © John N. A. Lott/Biological Photo

Service; **9.1a,** Neg. #326662. **9.1b, 9.2, 9.3:**

Cortesía del The Natural History Museum,

London; **9.5a:** © Bridgeman/Art Resource;

9.5b: © Stock Montage; **9.6, 9.7:** Cleveland

P. Hickman, Jr.; **9.8a:** © Ken

Lucas/Biological Photo Service; **9.8b:** © A. J.

Copley/Visuals Unlimited; **9.8c:** © Roberta

Hess Poinar; **9.8d:** Cortesía de G. O. Poinar,

University of California at Berkeley; **9.9a:**

Cortesía de W. Boehm; **9.10:** Cleveland P.

Hickman, Jr.; **9.14:** Cortesía de Library of

Congress; **9.18:** Cortesía de M.K. Kelley,

cortesía de Harvard University Press; **9.22b:**

Cleveland P. Hickman, Jr.; **9.23:** Cortesía de

Storrs Agricultural Experiment Station,

University of Connecticut at Storrs; **9.26:**

Fotografía de Fritz Goro; **9.28:** © Timothy

W. Ransom/Biological Photo Service; **9.29:**

© S. Krasemann/Photo Researchers, Inc.;

9.30b: Cortesía de Dr. Robert K. Selander;

9.34: Cortesía del Canada Center for

Remote Sensing, Energy, Mines, and

Resources, Canada.

Capítulo 10

Portada: De *Animals: A Pictorial Archive*

from 19th Century Sources seleccionado por

Jim Hartner. 1979 Dove Publications, NY;

10.4 Superior izquierda, 10.4 Centro

izquierda, 10.4 Inferior izquierda, 10.5

superior izquierda, 10.5 inferior

izquierda, 10.6a, 10.6b: © E. Reschke;

10.6c: Cleveland P. Hickman, Jr.; **10.6d,**

10.7a, 10.7b, 10.7c: © E. Reschke.

Capítulo 11

Portada: Cleveland P. Hickman, Jr.; **11.1:**

Cortesía de Library of Congress; **11.5:**

Cortesía del American Museum of Natural

History, Neg #334101; **11.6a:** © M.

Coe/OSF/Animals Animals/Earth Scenes;

11.6b: © D. Allen/OSF/Animals

Animals/Earth Scenes; **11.8:** Cortesía de

Dr. George W. Byers, University of Kansas;

11.9: © Kjell Sandved.

Capítulo 12

Portada: © M. Abbey/Visuals Unlimited;

12.2: Cortesía de L. Tetley; **12.3b:** Cortesía

del Dr. Ian R. Gibbons; **12.5:** © M.

Abbey/Visuals Unlimited; **12.6a:** Cortesía de

L. Evans Roth; **12.15a:** © Manfred

Kage/Peter Arnold; **12.15b:** © A. M.

Siegelman/Visuals Unlimited; **12.17a,**

12.17b, 12.17c: © John Shaw/Tom Stack y

Associates; **12.18:** Cortesía de J. y M.

Cachon. De Lee, J. J., S. H. Hutner, and E. C.

Bovee (editors), 1985. *An Illustrated Guide*

to the Protozoa, Society of Protozoologists,

Allen Press, Lawrence, KS; **12.23:** ©

Carolina Biological Supply/Phototake.

Capítulo 13

Portada: Larry S. Roberts; **13.6, 13.8,**

13.14a, 13.14b, 13.14c: Larry S. Roberts.

Capítulo 14

Portada: Larry S. Roberts; **14.1a, 14.5:** © R. Harbo; **14.6:** © Carolina Biological Supply/Phototake; **14.8:** © Cabisco/Visuals Unlimited; **14.11:** © D.W. Gotshall; **14.14a, 14.14b:** Larry S. Roberts; **14.15:** C. Lane; **14.16, 14.17:** © R. Harbo; **14.19:** © D. P. Wilson/Frank Lane Picture Agency Lmtl; **14.21:** © D. W. Gotshall; **14.22a:** © J. L. Rotman; **14.22b, 14.24a, 14.24b:** © R. Harbo; **14.25:** © R. F. Myers/Visuals Unlimited; **14.26a:** Cleveland P. Hickman, Jr.; **14.26b, 14.26c:** Larry S. Roberts; **14.28:** © R. Wallace/Visuals Unlimited; **14.29a, 14.31a, 14.31b:** Larry S. Roberts; **14.31c:** © W. C. Ober; **14.32:** © Kjell Sandved; **14.33b:** Cleveland P. Hickman, Jr.; **14.34a:** J. L. Rotman; **14.34b:** © Kjell Sandved.

Capítulo 15

Portada: © A. Kerstich/Visuals Unlimited; **15.2:** © Cabisco/Visuals Unlimited; **15.4, 15.12a, 15.13:** R. E. Kuntz, De H. Zaiman *A Pictorial Presentation of Parasites*; **15.14:** © Arthur M. Siegelman/Visuals Unlimited; **15.19:** © Cabisco/Visuals Unlimited; **15.20:** Larry S. Roberts; **15.22:** Cleveland P. Hickman, Jr.

Capítulo 16

Portada: Cortesía de D. Despommier/ De H. Zaiman *A Pictorial Presentation*; **16.12a:** Frances M. Hickman; **16.12b:** G. W. Kelly, Jr./De H. Zaiman *A Pictorial Presentation of Parasites*; **16.14:** H. Zaiman/De *A Pictorial Presentation of Parasites*; **16.13:** E. Pike/De H. Zaiman *A Pictorial Presentation of Parasites*; **16.15a:** © R. Calentine/Visuals Unlimited; **16.15b:** Cortesía de H. Zaiman/De *A Pictorial Presentation of Parasites*; **16.16:** Contribución de E. L. Schiller, AFIP; **16.17:** Larry S. Robert.

Capítulo 17

Portada: Larry S. Roberts; **17.1a, 17.1b, 17.1c:** © R. Harbo; **17.1d:** © D.W. Gotshall; **17.1e:** © Fred Bavendam/ Peter Arnold, Inc; **17.3b:** Larry S. Roberts; **17.7:** © Kjell Sandved; **17.10:** © R. Harbo; **17.15a, 17.15b:** © D. W. Gotshall; **17.16a, 17.16b:** © A. Kerstich; **17.19a:** © R. Harbo; **17.19b:** © Tom Phillipp; **17.20a:** © Kjell Sandved; **17.20b:** © R. Harbo; **17.21a, 17.21b:** Cleveland P. Hickman, Jr.; **17.22:** © Tom Phillipp; **17.23a:** Larry S. Roberts; **17.23b:** Cleveland P. Hickman, Jr.; **17.24a:** © R. Harbo; **17.24b:** © D. P. Wilson/Frank Lane Picture Agency Lmtl; **17.25, 17.27a, 17.27b:** Larry S. Roberts; **17.28a:** © R. Harbo; **17.34b:** Richard J. Neves; **17.35:** Larry S. Roberts; **17.36a:** Cortesía de M. Butschler, Vancouver Public Aquarium; **17.37:** Larry S. Roberts; **17.38a:** © Dave Fleetham/Tom Stack & Associates.

Capítulo 18

Portada: Larry S. Roberts; **18.2a, 18.2b:** Larry S. Roberts; **18.7:** General Biological Supply; **18.8:** © S. Elems/Visuals Unlimited; **18.9:** Larry S. Roberts; **18.11:** © W.C. Jorgensen/Visuals Unlimited; **18.17:** © G. L. Twiest/Visuals Unlimited; **18.20:** Fotografía de T. Branning; **18.22:** Cleveland P. Hickman, Jr.

Capítulo 19

Portada: © A. J. Copley/Visuals Unlimited; **19.1a, 19.1b:** © A. J. Copley/Visuals Unlimited; **19.7, 19.8, 19.9, 19.10a, 19.10b:** © J. H. Gerard/Nature Press; **19.11a:** © J. Alcock/Visuals Unlimited; **19.11b:** Cleveland P. Hickman, Jr.; **19.12a, 19.12b:** © J. H. Gerard/Nature Press; **19.13, 19.14:** Larry S. Roberts; **19.15:** © D. S. Snyder/ Visuals Unlimited; **19.16:** © A. M. Siegelman/Visuals Unlimited; **19.17:** © John D. Cunningham/Visuals Unlimited.

Capítulo 20

Portada: © T. E. Adams/Visuals Unlimited; **20.22a:** Cleveland P. Hickman, Jr.; **20.22:** © R. Harbo; **20.24a:** Cleveland P. Hickman, Jr.; **20.25:** Larry S. Roberts; **20.26a:** © R. Harbo; **20.26b, 20.26c:** © Kjell Sandved; **20.28a:** Cleveland P. Hickman, Jr.; **20.28b:** © R. Harbo; **20.28c:** Cleveland P. Hickman, Jr.; **20.28d:** Larry S. Roberts; **20.28e:** © J. H. Gerard/Nature Press; **20.29:** Larry S. Roberts.

Capítulo 21

21.1a: © L.A. Wenner/Visuals Unlimited; **21.2a:** Cleveland P. Hickman, Jr.; **21.3b:** © Dan Kline/Visuals Unlimited; **21.4b:** Cleveland P. Hickman, Jr.; **21.7a, 21.7b:** © Ron West/Nature Photography; **21.9a, 21.9b:** © Kjell Sandved; **21.10:** Cleveland P. Hickman, Jr.; **21.11:** © J. H. Gerard/Nature Press; **21.14:** © John D. Cunningham/Visuals Unlimited; **21.15a:** Cleveland P. Hickman, Jr.; **21.15b:** © J. H. Gerard/Nature Press; **21.20a:** © Kjell Sandved; **21.20b:** Cleveland P. Hickman, Jr.; **21.22a, 21.22b:** © Robert Brons/Biological Photo Service; **21.23:** © J. H. Gerard/Nature Press; **21.25a:** Cleveland P. Hickman, Jr.; **21.25b:** © J. H. Gerard/Nature Press; **21.25c:** © Carolina Biological Supply/Phototake; **21.26a, 21.26b:** © J. H. Gerard/Nature Press; **21.27a, 21.27b, 21.27c:** © Kjell Sandved; **21.28:** © J.H. Gerard/Nature Press; **21.29:** Cortesía de J.E. Lloid; **21.30:** K. Lorenzen © 1979 Educational Images; **21.31a:** © J. H. Gerard/Nature Press; **21.31b, 21.32a:** © Kjell Sandved; **21.32b:** Larry S. Roberts; **21.33, 21.34a:** © L.L. Rue, III; **21.34b, 21.34c:** © J. H. Gerard/Nature Press; **21.35a, 21.35b:** © Kjell Sandved; **21.35c:** Cleveland P. Hickman, Jr.; **21.35d:** © Kjell Sandved.

Capítulo 22

Portada: Larry S. Roberts; **22.6:** Cortesía de J. F. Grassle, Woods Hole Oceanographic Institution; **22.10:** Cortesía J. Ubelaker; **22.13:** Cortesía D. R. Nelson; **22.15:** Cortesía D.R. Nelson; **22.16:** De R. M. Sayre, *Trans. Am. Microsc.* 88:266-274, 1969.

Capítulo 23

Portada: Larry S. Roberts; **23.3a, 23.3b:** Larry S. Roberts; **23.4:** © Ken Lucas/Biological Photo Service; **23.5a, 23.5b:** © Robert Brons/Biological Photo Service; **23.6:** Larry S. Roberts.

Capítulo 24

Portada: © Ken Lucas/Visuals Unlimited; **24.1a, 24.b:** © R. Harbo; **24.1c:** Larry S. Roberts; **24.1d, 24.21f, 24.5a:** © R. Harbo; **24.5b:** © D.W. Gotshall; **24.6a, 24.6b:** © J. L. Rotman; **24.8:** Larry S. Roberts; **24.11a:** © R. Harbo; **24.11b:** © D.W. Gotshall; **24.14 a, 24.14b, 24.15:** © R. Harbo; **24.16a:** © A. Kerstich; **24.16b, 24.16c:** © R. Harbo; **24.16d:** © W. C. Ober; **24.16e:** © Kjell Sandved; **24.17a, 24.17b:** © A. Kerstich; **24.18a, 24.18b:** Larry S. Roberts; **24.21a, 24.21b, 24.21c, 24.24 a, 24.24b:** © R. Harbo; **24.24c:** Larry S. Roberts; **24.26:** © D. W. Gotshall.

Capítulo 25

Portada: © Charles Wytenbach, Univ of Kansas/Biological Photo Service; **25.1b:** Thuesen, E. V., and R. Bieri, 1987. *Canad. J. Zool.* 65:181-187.

Capítulo 26

Portada: © Heather Angel; **26.4:** Cortesía de R. P. S. Jeffries, The Natural History Museum, London; **26.6:** Cleveland P. Hickman, Jr.; **26.8:** D. B. Fleetham/Visuals Unlimited; **26.10b:** Cleveland P. Hickman, Jr.

Capítulo 27

Portada: Jonathan Green; **27.9:** © J. R. Rotman; **27.20a, 27.20b:** Cortesía de Jonh G. Shedd Aquarium/Patrice Ceisel; **27.29:** © D.W. Gotshall; **27.30:** © J. L. Rotman; **27.32:** © Will Troyer/Visuals Unlimited; **27.33:** © D.W. Gotshall; **27.34:** Cortesía de F. McConnaughey.

Capítulo 28

Portada: Cleveland P. Hickman, Jr. **28.6a, 28.6b:** Cortesía de L.Houck; **28.9:** Cleveland P. Hickman, Jr. **28.11:** Allan Larson; **28.12a:** © Ken Lucas/Biological Photo Service; **28.12b, 28.13:** Cleveland P. Hickman, Jr.; **28.14:** Cortesía del American Museum of Natural History, Neg.#125617; **28.15, 28.18, 28.25:** Cleveland P. Hickman, Jr.

Capítulo 29

Portada: Cortesía de Jessie Cohen/National Zoological Park; **29.7, 29.8:** Cleveland P. Hickman, Jr.; **28.11:** Jonathan Green; **29.12:** © J.H. Gerard/Nature Press; **29.13:** Cleveland P. Hickman, Jr.; **29.14:** J. Andrada; **29.15, 29.16, 29.18:** © L. L. Rue, III; **29.19:** Cleveland P. Hickman, Jr.; **29.20, 29.25:** © L. L. Rue, III; **29.27a, 29.27b:** Cleveland P. Hickman, Jr.

Capítulo 30

Portada: © William J. Weber/Visuals Unlimited; **30.1a:** Cortesía del American Museum of Natural History, Neg.#125065; **30.4:** Cleveland P. Hickman, Jr.; **30.6:** © J. L. McAlonay/Visuals Unlimited; **30.21:** © D. Poe/Visuals Unlimited; **30.22, 30.25, 30.26, 30.28a:** © L. L. Rue, III; **30.29:** Cortesía de Culver Pictures; **30.30, 30.31, 30.32, 30.33:** Cleveland P. Hickman, Jr.

Capítulo 31

Portada: © L. L. Rue, III; **31.4, 31.5a, 31.5b:** © L. L. Rue, III; **31.6:** R.E. Treat; **31.11:** © L. L. Rue, III; **31.12, 31.13:** © J. Gerlach/Visuals Unlimited; **31.14a:** Cleveland P. Hickman, Jr.; **31.16:** © S. Maslowski/Visuals Unlimited; **31.18:** © Kjell Sandved/Visuals Unlimited; **31.21:** © L. L. Rue, III; **31.23:** © M.H. Tierney, Jr. /Visuals Unlimited; **31.24:** © G. Herben/Visuals Unlimited; **31.26:** © L. L. Rue, III; **31.27, 31.28a:** Cortesía de San Diego Zoo; **31.28b:** Cleveland P. Hickman, Jr.; **31.29:** © J. McDonald/Visuals Unlimited; **31.30:** © John Reader; **31.33, 31.34:** Cleveland P. Hickman, Jr.; **31.35:** © Bill Ober; **31.36, 31.37, 31.38:** Cleveland P. Hickman, Jr.

Capítulo 32

Portada: © Stephen Dalton/Photo Researchers, Inc.; **32.11a:** © G. W. Willis M.D./Biological Photo Service; **32.11b:** © E. Reschke; **32.11c:** © G. W. Willis M. D./Biological Photo Service.

Capítulo 33

Portada: Cleveland P. Hickman, Jr.; **33.1:** De J. F. Fulton and L.G. Wilson, *Selected Readings in the History of Physiology*, 1966. Cortesía de Charles C. Thomas, Publisher, Springfield, IL; **33.11:** De R. G. Kessel y R. H. Kardon, *Tissues and Organs: A Text-Atlas of Scanning Electron Microscopy*, 1979, W. H. Freeman and Co.; **33.21:** © L. L. Rue, III.

Capítulo 34

Portada: © David M. Phillips/Visuals Unlimited; **34.2:** De J. F. Fulton and L. G. Wilson, *Selected Readings in the History of*

Physiology, 1966. Cortesía de Charles C. Thomas, Publisher, Springfield, IL; **34.4a:** Graziadei; **34.4b:** Cortesía P. P. C. Graziadei; **34.5:** Cortesía N. F. Rodman.

Capítulo 35

Portada: Cleveland P. Hickman, Jr.; **35.3:** Cortesía de Carl Gans; **35.6:** Cleveland P. Hickman, Jr.; **35.12:** Cortesía de Wyeth-Ayerst Laboratories; **35.13:** De R. G. Kessel y R.H. Kardon, *Tissues and Organs: A Text-Atlas of Scanning Electron Microscopy*, 1979, W. H. Freeman and Co.; **35.14d:** J.D. Berlin; **35.17:** Hospital Tribune 8:1, 1974.

Capítulo 36

Portada: © D. H. Ellis/Visuals Unlimited.

Capítulo 37

Portada: © Ed Reschke; **37.1a, 37.1b:** De J.F.Fulton and L.G. Wilson, *Selected Readings in the History of Physiology*, 1966. Cortesía de Charles C. Thomas, Publisher, Springfield, IL; **37.10:** De J. A. Prior, et al., *Physical Diagnosis*, 1981 Mosby-Year book, Inc; **37.16:** De J. F. Fulton and L. G. Wilson, *Selected Readings in the History of Physiology*, 1966. Cortesía de Charles C. Thomas, Publisher, Springfield, IL.

Capítulo 38

Portada: Cleveland P. Hickman, Jr.; **38.1a:** Thomas McAvoy, Life Magazine © 1955. Time Inc; **38.1b:** Cortesía de Lary Shaffer; **38.7:** Cleveland P. Hickman, Jr.; **38.9:** © L. L. Rue, III; **38.11, 38.12:** Cleveland P. Hickman, Jr.; **38.14, 38.15:** © L. L. Rue, III; **38.17:** Cleveland P. Hickman, Jr.

Capítulo 39

Portada: NASA; **39.5:** Cleveland P. Hickman, Jr.; **39.7:** © William J. Weber/Visuals Unlimited; **39.8:** Cleveland P. Hickman, Jr.

Capítulo 40

Portada: Cleveland P. Hickman, Jr.; **Caja 40.1:** © D. Foster/WHOI/Visuals Unlimited; **40.12a, 40.12b:** Cleveland P. Hickman, Jr.

Línea de Arte y Texto

Capítulo 1

1.12: Adaptado de P. M. Brakefield, Industrial melanism: Do we have the answers?, *Trends in Ecology and Evolution* 2:117-122, 1987; **1.14:** Tomado de S. Gould, *Ontogeny and phylogeny*. Harvard University Press, 1977; **1.15:** Adaptado de W. Bock, *Evolution*. 24:704-722, 1970.

Capítulo 2

2.2: De Peter H. Raven and George B. Johnson, *Biology*, 4th edition. Copyright © 1996 Times Mirror Higheer Education Group, Inc., Dubuque, Iowa. Reimpreso con permiso. Todos los derechos reservados; **2.4, 2.14:** De Peter H. Raven and George B. Johnson, *Understanding Biology*, 3d edition Copyright © 1996 Times Mirror Higheer Education Group, Inc., Dubuque, Iowa. Reimpreso con permiso. Todos los derechos reservados.

Capítulo 3

3.8: De Peter H. Raven and George B. Johnson, *Biology*, 4th edition. Copyright © 1996 Times Mirror Higheer Education Group, Inc., Dubuque, Iowa. Reimpreso con permiso. Todos los derechos reservados.

Capítulo 4

4.4, 4.8a, 4.9a, 4.11a, 4.17, 4.18a: De Peter H. Raven and George B. Johnson, *Understanding Biology*, 3d edition Copyright © 1996 Times Mirror Higheer Education Group, Inc., Dubuque, Iowa. Reimpreso con permiso. Todos los derechos reservados; **4.19:** De Peter H. Raven and George B. Johnson, *Biology*, 3d edition. Copyright © 1996 Times Mirror Higheer Education Group, Inc., Dubuque, Iowa. Reimpreso con permiso. Todos los derechos reservados **4.22:** Adaptado de A. W. Murray and M. W. Kirschner, *Sci. Am.* 264:56-63, March 1991; **4.23:** Adaptado de J. Darnell, H. Lodish, and D. Baltimore, *Molecular cell biology*. Scientific American Books, New York. 1986.

Capítulo 5

5.1: De Peter H. Raven and George B. Johnson, *Understanding Biology*, 3d edition Copyright © 1996 Times Mirror Higheer Education Group, Inc., Dubuque, Iowa. Reimpreso con permiso. Todos los derechos reservados; **5.3:** De Peter H. Raven and George B. Johnson, *Biology*, 3d edition. Copyright © 1996 Times Mirror Higheer Education Group, Inc., Dubuque, Iowa. Reimpreso con permiso. Todos los derechos reservados; **5.6:** De Peter H. Raven and George B. Johnson, *Understanding Biology*, 3d edition Copyright © 1996 Times Mirror Higheer Education Group, Inc., Dubuque, Iowa. Reimpreso con permiso. Todos los derechos reservados; **5.8:** De Peter H. Raven and George B. Johnson, *Biology*, 3d edition. Copyright © 1996 Times Mirror Higheer Education Group, Inc., Dubuque, Iowa. Reimpreso con permiso. Todos los derechos reservados.

Capítulo 6

6.4: Adaptado de C.J. Cole, Unisexual lizards. *Sci. Am* 250:94-100, January 1984;

6.17: Adaptado de A. Ulmann, G. Teutsch and D. Philbert, RU 486, *Sci. Am.* 262:42-48, June 1990; **6.19:** De Peter H. Raven and George B. Johnson, *Biology*, 3d edition. Copyright © 1996 Times Mirror Higher Education Group, Inc., Dubuque, Iowa. Reimpreso con permiso. Todos los derechos reservados; **6.20:** Adaptado de J. Langman, *Medical embryology*, 4th ed. Williams & Wilkins, Baltimore, 1981.

Capítulo 7

7.1: Tomado de N. Hartsoeker, *Essai de dioptrique*, 1964. **7.3:** Adaptado de D. Epel, The program of fertilization, *Sci. Am.* 237:128-138, November 1977; **7.10:** Adaptado de S.F. Gilbert, *Developmental Biology*, 4th ed. Sinauer Associates, Sunderland, MA, 1994, y otras «fuentes». **7.11:** Adaptado de L.W. Browder, C. A. Erickson, and W. R. Jeffrey, *Developmental Biology*, Saunders College Publishing, Philadelphia, 1991; **7.14:** Adaptado de S. F. Gilbert, *Developmental Biology*, 4th ed. Sinauer Associates, Sunderland, MA, 1991; and T.J. King, Nuclear transplantation in amphibia, *Meth. Cell Physiol.* 2:1-36, 1966; **7.15:** Adaptado de R.G. McKinnell, *Cloning: Nuclear transplantation in amphibia*. University of Minnesota Press, Minneapolis, 1978; **7.18:** William McGinnis: adaptado por el estudio deWood Ronsaville Harlin, Inc., for Howard Hughes Medical Institute as published en *From Egg to Adult* © 1992. Reimpreso con permiso. **7.19:** Adaptado de E.M. De Robertis, O. Guillermo, and C.V.E. Wright, Homeobox genes and the vertebrate body plan, *Sci. Am.* 263:46-52, July 1990; **7.21:** Adaptado de B.M. Patten, The first heart beats and the beginning of embryonic circulation, *Am. Sci.* 39:225-243, April 1951. **7.22:** Fuente: C.P. Hickman Jr., The larval development of the sand sole *Paralichthys melanostictus*. Washington State Fisheries Research Papers 2:38-47, 1959; **7.32:** Adaptado de D. M. Raup and J. J. Sepkoski Jr. Mass extinctions in the marine fossil record, *Science* 215:1502-1504, 1982.

Capítulo 8

8.16: De Etkin W. 1973. A representation of the structure of DNA. Figure. *BioScience* 23:653. © 1973 American Institute of Biological Sciences. Reimpreso con permiso; **8.18:** Adaptado de P. Chambon, *Sci. Am.* 244:60-71, May 1981; **8.20:** De Peter H. Raven and George B. Johnson, *Understanding Biology*, 3d edition Copyright © 1996 Times Mirror Higheer Education Group, Inc., Dubuque, Iowa. Reimpreso con permiso. Todos los derechos reservados.

Capítulo 9

9.4: Adaptado de A. Moorehead, *Darwin and the Beagle*. Harper & Row, New York, 1969; **9.12:** Tomado de J.J. Sepkoski Jr., *Paleobiology* 7:36-53, 1981; **9.13:** De Peter H. Raven and George B. Johnson, *Biology*, 4th edition. Copyright © 1996 Times Mirror Higher Education Group, Inc., Dubuque, Iowa. Reimpreso con permiso. Todos los derechos reservados; **9.15:** Adaptado de J. Cracraft, *Ibis* 116:294-521, 1974; **9.17:** Adaptado de A. Dumeril, *Ann. Sci. Nat. Zool.* 7:229-254, 1867; **9.19:** Adaptado de R. Highton and S. A. Henry, *Evol. Biol.* 4:211-256, 1970; **9.20:** Adaptado D. N. Taliev, *Sculpins of Baikal (Cottoidet)*. Acad. Sci. USSR Moscow, 1955; **9.21:** Adaptado de P. R. Grant, Speciation and adaptive radiation of Darwin's finches, *American Scientist* 69:653-663, 1981; **9.22a:** De Peter H. Raven and George B. Johnson, *Biology*, 4th edition. Copyright © 1996 Times Mirror Higher Education Group, Inc., Dubuque, Iowa. Reimpreso con permiso. Todos los derechos reservados; **9.27:** Adaptado de A. F. Mourant, *The distribution of human blood*. Ryerson Press, Toronto, 1954; **9.30a:** Adaptado de P. W. Hedrick, *Population biology*, Jones and Barlett, Boston, 1984; **9.33:** Adaptado de E. S. Vrba, *Living Fossils*, ed. by N. Eldredge and S. M. Stanley. Springer Verlag, New York, 1983.

Capítulo 10

10.1: Adaptado de: J. T. Bonner, *The Evolution of Complexity*, Princeton University Press, 1988; **10.2:** Adaptado de C.R.Taylor, K. Schmidt-Nielsen, and J. L. Raab, Scaling of running to body size in animals, *American Journal of Physiology* 219(4):1106, October 1970; **10.8:** De Kent M. Van De Graaff and Stuart Ira Fox, *Concepts of Human Anatomy & Physiology*, 4th edition. Copyright © 1995 Times Mirror Higher Education Group, Inc. Dubuque, Iowa. Reimpreso con permiso. Todos los derechos reservados.

Capítulo 11

11.3: Adaptado de E. O. Wiley, *Phylogenetics*, John Wiley & Sons, New York, 1981; **11.10:** Adaptado de Th Dobzhansky, *A Century of Darwin*, edited by S. A. Barnett. Harvard University Press, Cambridge, 1958.

Capítulo 12

12.1: Adaptado de J. Lasman in *Journal of Protozoology* 24:244-248, 1977; **12.3 a:** De Peter H. Raven and George B. Johnson, *Biology*, 4th edition. Copyright © 1996 Times Mirror Higher Education Group, Inc., Dubuque, Iowa. Reimpreso con permiso. Todos los derechos reservados.

Capítulo 13

13.1: Adaptado de E. A. Lapan and H. Morowitz, *Sci. Am* 227:94-101, December 1972; **13.3:** Adaptado de K.G. Grell, Z. *Morph Tiere* 73:297-314, 1972; **13.4, 13.9:** De Peter H. Raven and George B. Johnson, *Biology*, 4th edition. Copyright © 1996 Times Mirror Higher Education Group, Inc., Dubuque, Iowa. Reimpreso con permiso. Todos los derechos reservados.

Capítulo 15

15.9: Adaptado de G.D. Schimdt and L. S. Roberts, *Foundations of Parasitology*, 4th ed. Mosby-Year Book, St. Louis, 1989; **15.15:** Tomado de J. F. Mueller and H. J. Van Cleave, *Roosevelt wildlife annals*, 1932; **15.16:** Adaptado de D. J. Morseth in *Journal of Parasitology* 53:492-500, 1967; **15.26:** De W. E. Sterrer, Systematics and evolution within the Gnathostomulida, *System. Zool.* 21:151, 1972. Reimpreso con permiso.

Capítulo 16

Extracto, página 301: Tomado de N. A. Cobb, *Yearbook of the United States Department of Agriculture*, 1914, p. 472; **16.2a:** De M. Voigt and W. Koste, *Rotaria, die Radentiere Mitteleuropas*, 2d ed Borntraeger, Berlin, 1978; **16.2b:** De W.T. Edmonson, editor, *ward and Whipple's freshwater biology*, 2d ed. John Wiley and Sons, New York, 1959; **16.2c&d:** De A. Ruttner-Kolisko, *Das Zooplankton der Binnengewasser* 26 (suppl.):1, 1974; **16.6:** De Synopsis and classification of living organisms, edited by S. Parker, Copyright © 1982 McGraw-Hill, Inc. Reimpreso con permiso; **16.8:** Adaptado de R.M. Kristensen, Loricifera, a new phylum with Aschelminthes characters from the meiobenthos, *Zeitsch. Zool. Syst. Evol.* 21:163, 1983; **16.21:** Adaptado de C. Con, *Kamptozoa, Klassen und Ordnungen des Tier-Reichs*, vol. 4, part 2, edited by H.G. Bronn. Akademische Verlagsgesellschaft, Leipzig, 1936.

Capítulo 18

18.6: Adaptado de P. Fauvel, Annelides polychetes. Reproduction, *Traite de Zoologie*, vol. 5, part1, edited by P.P. Grasse. Masson et Cie, Paris, 1959. Modificado de W.M. Woodworth, 1907.

Capítulo 19

19.3, 19.4: De Synopsis and classification of living organisms, edited by S. Parker, Copyright © 1982 McGraw-Hill, Inc. Reimpreso con permiso.

Capítulo 20

20.8: Adaptado de G.B. Moment, *General zoology*. Houghton Mifflin, Boston, 1967;

20.20: Adaptado de G. A. Boxhall and R. J. Lincoln, *J. Crust. Biol.* 3:1-16, 1983.

Capítulo 21

Extracto, página 404: Tomado de *New York Times*, 20 April 1988; **21.16, 21.18a:** De Peter H. Raven and George B. Johnson, *Biology*, 4th edition. Copyright © 1996 Times Mirror Higher Education Group, Inc., Dubuque, Iowa. Reimpreso con permiso. Todos los derechos reservados.

Capítulo 23

23.8b: Adaptado de W. D. Russell-Hunter, *A Biology of Higher Invertebrates*. Macmillan, New York, 1969.

Capítulo 24

24.4: Fuente: Cortesía de Tim Doyle

Capítulo 25

25.3: Adaptado de W. D. Russell-Hunter, *A Biology of Higher Invertebrates*. Macmillan, New York, 1969.

Capítulo 26

Poema, página 479: Reimpreso con permiso de Alpha Music Inc; **26.11:** Adaptado de S. J. Gould, *Wonderful Life*. W.W. Norton, New York, 1989; **26.16:** Adaptado de R. Zangerl and M. E. Williams, *Paleontology* 18:333-341, 1975.

Capítulo 27

27.3b: Adaptado de R. Conniff, *Audubon*, March 1991; **27.3c:** Adaptado de F. H. Pough et al., *Vertebrate life*. Macmillan, 1989; and D. Jensen, *Sci. Am.* 214(2):82-90, 1966; **27.3d:** Adaptado de D. Jensen, *Sci. Am.* 214(2):82-90, 1966; **27.22:** De Peter Castro and Michel E. Huber, *Marine Biology*; copyright © 1992 Mosby-Year Book. Reimpreso con permiso de Times Mirror Higher Education Group, Inc., Dubuque, Iowa. Todos los derechos reservados; **27.24:** De F. H. Pough, J. B. Heiser, and W. N. McFarland, *Vertebrate life*, 3d edition. Macmillan, 1989; **27.27:** Adaptado de A. N. Baker, F.W.E. Row, and H.E.S. Clark, A new class of Echinodermata from New Zealand, *Nature* 321:862-864, 1986; **27.28:** Adaptado de D. Webster and M. Webster *Comparative vertebrate morphology*. Academic Press, New York, 1968.

Capítulo 28

28.5: Adaptado de W.E. Duellman and L. Trueb, *Biology of Amphibians*. McGraw-Hill, New York, 1986; **28.19:** Adaptado de M. S. Gordon et al., *Animal function: Principles and adaptations*. Macmillan, New York, 1968.

Capítulo 29

29.11: Adaptado de R.M. Alexander, *The chordates*. Cambridge University Press, England, 1975.

Capítulo 30

Extracto, página 577: Tomado de L. Brown, *Eagles*. Arco Publishing, New York, 1970; **30.1:** De Peter H. Raven and George B. Johnson, *Understanding Biology*, 3d edition Copyright © 1996 Times Mirror Higher Education Group, Inc., Dubuque, Iowa. Reimpreso con permiso. Todos los derechos reservados; **30.7b:** Adaptado de P. Wellenhofer, Archaeopteryx, *Sci. Am.* 262:70-77, May 1990; **30.28:** Adaptado de S. R. Johnson and L. T. McCowan, Thermal adaptation es a factor affecting colonizing success of introduced Sturnidae (Aves) en North America, *Canadian Journal of Zoology* 52:1559-1576, 1974; **30.12b:** Adaptado de K. Schmidt-Nielsen, *Animal PhysiologyK*, 4th edition. Cambridge University Press, 1990.

Capítulo 31

31.1: Tomado de R. L. Carroll, *Vertebrate paleontology and evolution*. W. H. Freeman and Co., New York, 1988; **31.3:** Adaptado de J. Z. Young, *The life of Mammals*. Oxford University Press, Oxford, 1975; **31.8:** De Kent M. Van De Graaff and Stuart Ira Fox, *Concepts of Human Anatomy & Physiology*, 4th edition. Copyright © 1995 Times Mirror Higher Education Group, Inc., Dubuque, Iowa. Reimpreso con permiso. Todos los derechos reservados; **31.10:** Adaptado de E. Rogers, *Looking at vertebrates*. Longman Group, Essex, England, 1986; **31.17:** Adaptado de N. Suga, Biosonar and neural computation in bats, *Sci. Am.* 262:60-68, June 1990; **31.19:** Adaptado de J. A. Lilegraven et al., The origin of eutherian mammals, *Biol. Jour. Linn. Soc.* 32:281-336, 1987; **31.20:** Adaptado de C. R. Austin and R.V. Short, editors, *Reproduction in Mammals. Volume 4. Reproductive Patterns*. Cambridge University Press, New York, 1972.

Capítulo 32

32.1b: De Peter H. Raven and George B. Johnson, *Understanding Biology*, 3d edition Copyright © 1996 Times Mirror Higher Education Group, Inc., Dubuque, Iowa. Reimpreso con permiso. Todos los derechos reservados; **32.6, 32.7:** De Kent M. Van De Graaff and Stuart Ira Fox, *Concepts of Human Anatomy & Physiology*, 4th edition. Copyright © 1995 Times Mirror Higher Education Group, Inc., Dubuque, Iowa. Reimpreso con permiso. Todos los derechos reservados; **32.8:** Adaptado de A.

A. Biewener, Mammalian terrestrial locomotion and size, *BioScience* 39(11):776-783, 1989; and R.M. Alexander, How dinosaurs ran, *Sci. Am.* 264:130-136, April 1991; **32.10a:** Adaptado de M. A. Sleight, *The Biology of Cilia and Flagella*. Pergamon Press, Oxford, 1962; **32.10b:** Adaptado de M. A. Sleight and D. I. Barlow, Metachronism and control of locomotion in animals with many propulsive structures, *Aspects of animal movement*, ed. by H. Y. Elder and E.R. Trueman, Cambridge University Press, 1980; **32.14:** De Peter H. Raven and George B. Johnson, *Understanding Biology*, 3d edition Copyright © 1996 Times Mirror Higher Education Group, Inc., Dubuque, Iowa. Reimpreso con permiso. Todos los derechos reservados; **32.17:** Adaptado de R. Eckert, D. Randall, and G. Augustine, *Animal physiology*, 3d ed. W.H. Freeman and Company, New York, 1988.

Capítulo 33

33.3: Adaptado de D. Webster and M. Webster *Comparative vertebrate morphology*. Academic Press, New York, 1974; **33.4:** Adaptado de D. Webster and M. Webster *Comparative vertebrate morphology*. Academic Press, New York, 1974; **33.13:** Adaptado de R. F. Pitts, *Physiology of the kidney and body fluids*, 3d ed. Mosby-Year Book, St Louis, 1974; **33.15 a:** Adaptado de H. Wirz, B. Hargitay, and W. Kuhn, *Helv. Physiol. Acta* 9:196-207, 1951; **33.15b:** Adaptado de K. J. Ullrich and K. H. Jarausch, *Pflugers Archiv* 262:537-550, 1956; **33.20:** Adaptado de R. C. Lasiewski, *Physiol. Zool.* 36:122-140, 1963.

Capítulo 34

34.8 a: De Peter H. Raven and George B. Johnson, *Understanding Biology*, 3d edition Copyright © 1995 Times Mirror Higher Education Group, Inc., Dubuque, Iowa. Reimpreso con permiso. Todos los derechos reservados; **34.8b:** De Peter H. Raven and George B. Johnson, *Biology*, 4th edition. Copyright © 1996 Times Mirror Higher Education Group, Inc., Dubuque, Iowa. Reimpreso con permiso. Todos los derechos reservados; **34.28:** Adaptado de M. S. Gordon et al., *Animal function: Principles and adaptations*. Macmillan, New York, 1968.

Capítulo 35

Extracto, página 699: Tomado de N. J. Berril, *You and the universe*, Dodd, Mead & Co., New York, 1958; **35.11:** De Peter H. Raven and George B. Johnson, *Biology*, 4th edition. Copyright © 1996 Times Mirror Higher Education Group, Inc., Dubuque, Iowa. Reimpreso con permiso. Todos los

derechos reservados; **35.15:** Adaptado de R. Eckert, D. Randall, and G. Augustine, *Animal physiology*, 2d ed. W. H. Freeman and Company, New York, 1983; **35.16:** Adaptado de M. Winick, *Malnutrition and brain development*, Oxford University Press, New York, 1976.

Capítulo 36

36.11: De Peter H. Raven and George B. Johnson, *Biology*, 3d edition. Copyright © 1992 Mosby-Year Book. Reimpreso con permiso de Times Mirror Higher Education Group, Inc., Dubuque, Iowa. Todos los Derechos Reservados; **36.14:** De Kent M. Van De Graaff and Stuart Ira Fox, *Concepts of Human Anatomy & Physiology*, 4th edition. Copyright © 1995 Times Mirror Higher Education Group, Inc., Dubuque, Iowa. Reimpreso con permiso. Todos los derechos reservados; **36.15:** De Peter H. Raven and George B. Johnson, *Understanding Biology*, 3d edition Copyright © 1995 Times Mirror Higher Education Group, Inc., Dubuque, Iowa. Reimpreso con permiso. Todos los derechos reservados; **36.18:** Adaptado de E.O. Wilson and W.H. Bossert, *Res. Prog. Horm. Res.* 19:673-716, 1963; **36.29:** Adaptado de F. Lenci and G. Colombetti, *Photoreception and sensory transduction in aneural organisms*. Plenum Press, New York, 1980; **36.31:** De Peter H. Raven and George B. Johnson, *Biology*, 4th edition. Copyright © 1996 Times Mirror Higher Education Group, Inc., Dubuque, Iowa. Reimpreso con permiso. Todos los derechos reservados; **36.36, 36.33:** De Peter H. Raven and George B. Johnson,

Understanding Biology, 2d edition Copyright © 1991 Mosby-Year Book. Reimpreso con permiso de Times Mirror Higher Education Group, Inc., Dubuque, Iowa. Todos los derechos reservados.

Capítulo 37

37.11: Adaptado de D.H. Coop, *J. Endocrinol.* 43:137-161; 1969; **37.9:** Adaptado de P.J. Bentley, *Comparative vertebrate endocrinology*, 2d ed. Cambridge University Press, 1982.

Capítulo 38

Extracto, página 771: Tomado de B. Nelson, *Galapagos: Islands of birds*. Longmans, Green & Company, London, 1968; **Extracto, página 771:** Tomado de Irvén DeVore, *The marvels of animal behavior*, National Geographic Society, Washington, DC, 1972; **38.2:** Adaptado de K. Lorenz and N. Tinbergen, *Zeit. Tierpsychol.* 2:1-29, 1938; **38.4:** De N. Tinbergen, *The study of instinct*, Oxford University Press, Cambridge, England, 1943; **38.5:** Adaptado de N. Rothenbuhler, Behavior genetics of nest cleaning honey bees. IV. Responses of F1 and backcross generations to disease-killed brood. *Am. Zool.* 4:111-123, 1964; **38.6:** Adaptado de W.C. Dilger, The behavior of lovebirds, *Sci. Am.* 206:89-98, January 1962; **38.10:** Adaptado de J. Alcock, *Animal behavior: An evolutionary approach*, 3d ed., Sinauer Associates, Sunderland, MA, 1984 de una fotografía de Masakazu Konishi; **38.16:** De C. Darwin, *Expression of the emotions in man and animals*. Appleton and Co., New York, 1872.

Capítulo 39

39.1: De Peter Castro and Michael e. Huber, *Marine Biology*. Copyright © 1992 Mosby-Year Book. Reimpreso con permiso de Times Mirror Higher Education Group, Inc., Dubuque, Iowa. Todos los derechos reservados; **39.2:** De W. M. Washington, Where's the heat?, *Natural History*. March 1990; **39.9, 39.10:** De Peter Castro and Michael e. Huber, *Marine Biology*. Copyright © 1992 Mosby-Year Book. Reimpreso con permiso de Times Mirror Higher Education Group, Inc., Dubuque, Iowa. Todos los derechos reservados; **39.11a:** Adaptado de W. H. Burt, *Zoogeography*, ed by C. L. Hubbs. AAAS Pub. No. 51, Washington, D.C., 1958; **39.11b:** Adaptado de W.F. Blair *Zoogeography*, ed by C.L. Hubbs. AAAS Pub. No. 51, Washington, D. C., 1958; **39.12:** Adaptado de J. Cracraft, *Ibis* 116:294-521, 1974; **39.14:** Dibujos de Marlene Hill Werner, Reimpreso por cortesía de Larry G. Marshall.

Capítulo 40

40.4 : Fuente: Datos de R. L. Smith, *Ecology and field biology*, 3d 3d edition, Harper and Row New York, 1980; and E. P. Odum, *Fundamentals of ecology*, 3d ed., W. B. Saunders, Philadelphia, 1971; **40.8:** Fuente: Mapa Cortesía de Agricultural Research Service; **40.9:** De Peter Castro and Michael e. Huber, *Marine Biology*. Copyright © 1992 Mosby-Year Book. Reimpreso con permiso de Times Mirror Higher Education Group, Inc., Dubuque, Iowa. Todos los derechos reservados; **40.10:** Fuente: Datos de D. Lack, *Darwin's finches*. Cambridge University Press, 1947.

ÍNDICE ANALÍTICO

NOTA: Todas las entradas en **negritas** se refieren a tablas, figuras o ilustraciones.

Abanico de mar, **273**
 Abdomen, 378
 Abeja,
 carpintera, 426
 clasificación de, 430
 colibrí, 575
 comportamiento de, 425, 769, 777-778
 como insectos beneficiosos, 427
 partes de la boca de, 416
 patas de, **413**
 percepción de la luz polarizada en, 840
 sistema traqueal de, 695
 visión del color en, 420
 Abel, J. J., 828
 Aberraciones cromosómicas, 138-139
 Abildgaard, P., 822
 Abomaso, 613
 Abortar, 97, 98
 Aborto espontáneo, 98
 Absceso, 685
 Absorción, en el aparato digestivo, 715
 Abulón, 3-29, 334, 336
 rojo, **334**
Acanthamoeba palestinensis, **217**
 Acantharea, 238
Acanthaster planci, 461
Acanthobdella, 370
Acanthobdellida, **370**
Acanthobothrium coronatum, **293**
 Acanthor, 319
Acanthostega, 534, **535**
 Acantocéfalos, 305, 317-318, 320
 Acantodios, 500, 505
Acari, 381-382
 Ácaro, 381-382
 araña, 382
 casero del polvo, 382
 rojo aterciopelado, **381**
 Acción potencial del impulso nervioso, 724
 Aceleración rotacional, 740
 Acelo, 285
 Acelomados,
 clasificación de, 283
 en la era Precámbrica, 324
 filogenia de, 300
 Gnatostomúlidos, 299-300
 Nemertinos, 296-299
 organización corporal de, **305**
 Platelmintos, 283-296
 radiación adaptativa de, 300-301

Acelularidad, 216
 Aceptor final de electrones, 69
 Acetil coenzima A, 70, 71, **73**, 75
 Acetilcolina, 648, 725-726, 732, 833
 Acetilcolinesterasa, 726
 Acícula, 360
 Ácido,
 carbónico, 854-855
 esteárico, 26, 75
 glutámico, **27**
 hidroclórico, 712, 854
 láctico, 830, 837
 linoleico, 26
 nítrico, 854
 nucleico, secuencia de, 140
 oleico, 26
 pirúvico, 70, **73**
 úrico, 76, 557-558, 658, 665
 Ácidos grasos, 26, 75, 716
 y estructura básica de la materia, 854-856
 grasos poliinsaturados, 717
 nucleicos, 29, 38, 140-143
 orgánicos, 855
Acineta, **233**
Acinetopsis, 237
Acipenser oxyrinchus, **517**
 Acontios, 270
 Acrania, 486
 Acron, **405**
 Acrosoma, 89, 841
 Acta de Especies en Peligro (1973), 845
 Acta Federal para el Bienestar de los Animales, 18
 Actina, 49, 644, 647
 Actinistia, **535**
 Actinomisina, 839
Actinophrys, 229
 Actinópodos, 220, 229-230, 238
 Actinopterigios, 516-518, 529
Actinosphaerium spp. **220**, 229
 Activación, y fecundación, 105-107
 Adanson, M., 822
 Adaptabilidad de insectos, 411
 Adaptación,
 a ambientes cálidos, 670
 frios, 670-671
 y teoría de la evolución de Darwin, 16, 170
 Addison, T., 814
 Adenilato ciclase, 748
 Adenina, 140
 Adenohipófisis, **752**
 ADP (adenosina difosfato), 67, 68, 650
Aeolis, 337
Aelosoma, 367
Aerosaurus, **556**
 Áfidos, 426, 430

Afloramientos,
 hidrotermales, 35-36, 438, 794, 806
 en los océanos, 794
 Aforismo,
 de Harvey, 821
 de Pasteur, 825
 de Virchow, 825
 África,
 especies de cíclicos en los lagos de, 167
 langostas en, 408
 registro fósil de anfípodos, 179
 Agachadiza, 598
 Agalla de las acacias, **816**
Agapornis sp., 769-770
 Agente acoplador de energía, 68
 Aglutinación, 685
 Agnatos, 485, 504, 505-510, 529, 835
 Agranulocitos, 678
 Agregaciones, y conducta social, 772
 Agresión, y conducta social, 774-775
 Agricultura,
 e ingeniería genética, 148
 e insectos, 427-429
 y bosques tropicales, 790-791
 y pájaros, 595
 y productividad de ecosistemas de cultivos, 806-807
 y ranas, 542
 de «tala y quema», 791
 Agua. Véase también
 Contaminación en la dieta, 716
 estructura molecular de, **854**
 y homeostasis, 655-659
 de mar, concentración de sal en, 657
 metabólica, 658
 y origen de la vida en la tierra, 22-24, 787
 reptiles y conservación de, 554, 558
 Agui, N., 749
 Águila, **585**, 597
 pescadora, **581**
 Aislamiento geográfico, especiación por, 172
 Ajolote, **165**, 541
 Alanina, 144-145
 Alantoides, 119
 Alas,
 de alta velocidad, 589
 de Aves, 588-589
 elípticas 589
 de Insectos, 411
 planeadoras, 589

Alaska, migraciones de mamíferos en, 614
 Albatros, 597
Albatross, y la Comisión Americana de Pesca, 827
 Albinismo, 173, 607
 Albúmina, 593, 678
 Alcatraz, **592**, 597, **776**, 780
 patiazul, 778
 Alce, 597, 791
 irlandés, 171
 Alcionarios, 268, 272-273, 275
 Alciópodos, 359
 Aldosterona, 665, 759
 Alelos, 129, 133, 134, 172, **173**
 múltiples, 134
 Aleta,
 anal, 512
 caudal, 512, **516**
 heterocerca, 510, 512
 dorsal, 512
 media, 508
 pectoral, 504, 512, 515
 pélvica, 504, 512, 515
 Alfa-fetoproteína, 86
 Algas. Véase también
 Cianobacterias
 y arrecifes de coral, 466
 clasificación de, 216
 coralinas, 274-275
 fitoflageladas, 224
 y mutualismo con anémonas de mar, 270-271
 y mutualismo con cnidarios, 257, 261
Tridacna gigas, **344**
 verde-azuladas. Véase también
 Cianobacterias
 verdes, 261
 Alimentación. Véase también
 Digestión; Nutrición
 de Asteroideos, 460-461
 de Aves, 584-585
 de bivalvos, 341, **342**
 de Crustáceos, 397
 de Ctenóforos, 277
 ejemplos del proceso de, 9
 evolución y especialización en, 704
 de Gasterópodos, 334
 de Hemicordados, 754
 de Hidrozoos, 262
 de Mamíferos, 610-613
 mecanismos de, 705-708
 de Nemertinos, 298
 de Peces, 524
 de ranas, 547
 regulación de la entrada de alimento, 716
 y requerimientos nutricionales, 716-718

- de Zoantarios. 270
 Alimentación,
 a base de partículas. 705-706
 eurífaga, 584
 saprozoica, 221-222, 416
 Alimento. *Véase también*
 Alimentación
 en masa, 706-708
Allantosoma, 237
 Allee, W. C., 849
Alligator mississippiensis, 570
Allopauroptus, 410
Allosaurus, 563
 Almeja, 338, 457, 461
 de agua dulce, 378, **341**, **342**
 gigante, 338
 del Pacífico, **325**
 Almidón, 25
 Alógrafa, 120
Alopias vulpinus, **511**
Aloouatta, 626
 Alpaca, 621
Alpheus, 397
 Alta capacidad elevadora, de las
 alas, 589
 Altman, Sidney, 846
 Altmann, R., 829
 Álula, 589
 Álvarez, L. W., 846
 Álvarez, Walter, 180, 846
 Alvéolos, 697-698
 Ámbar, 158
 Ambiente,
 acuático,
 biosfera, 792-794
 pirámide de biomasa de, **809**
 cálido, adaptaciones para, 670.
Véase también Desiertos;
 Regulación de la
 temperatura
 definición de, 805
 y ecología, 804
 de Esponjas, 245
 frío. *Véase también* Mamíferos
 árticos: regulación de la
 temperatura
 adaptaciones a, 670-671
 y hormonas tiroideas, 757
 e Insectos, 428
 y poblaciones de anfibios, 442
 poblaciones humanas como
 crisis global, 718
 de Protozoos, 216
 y mutaciones genéticas, 148
 y recursos hídricos, 24
 y selección natural, 175
 subniveo, 671
 terrestre, 788-792
Amblyrhynchus cristatus, **562**
 Ambulacro, 456
Ambystoma,
mexicanum, 541
trigrinum, 541
 Ameba, alimentación de, 9. *Véase*
también *Amoeba*
 Amebocitos, 680
Amia, 518, 522
 Amilasa, 710
 pancreática, 713
 Aminoácidos,
 alteración de la secuencia de,
 845
 código genético, **143**
 conjunto de, 75-76
 ordenación molecular en la
 proteína, 4, **5**
 química de la vida y, 27-28
 requerimientos en la dieta
 humana de, 717
 Aminopeptidasa, 713
Amiskwia, **159**
 Amitosis, 223
Ammocoetes, 497
 Amniocentesis, 139
 Amnios, 118
 Amniotas. *Véase también* Reptiles
 cladograma de, **556**
 y cladograma de Tetrápodos,
 536
 clasificación de, 571
 en la era Paleozoica, 543
 evolución de, 543, **555**
 y evolución de Mamíferos, 603
 y huevos amnióticos, 118
 representación del árbol
 filogenético de, **203**
Amoeba spp., **222**, **222**, **229**. *Véase*
también Ameba
 características de, 538-539
 cecílicos, 538-539
 cerebro de, 729
 clasificación de, 486, 573, 550
 disminución mundial en las
 poblaciones de, 543
 fósiles de, 835
 genes homeóticos de, 116-117
proteus, **221**, 227-228, 659
 pulmones de, 696
radiosa, 228
 regulación osmótica en, 657
 y Reptiles, 557-559
 sistema circulatorio de, 689
 endocrino de, 753
 transición evolutiva del agua a la
 tierra, 532-533, 543
verrucosa, 228
 visión del color en, 743
 Amontaco,
 y degradación de aminoácidos,
 76
 origen de la vida y, 34, 36
 y regulación osmótica, 659
 Amonioideos, 344, 348
 AMP cíclico, 748
 Ampelis bohemio, 584
Amphipholis, 464
Amphiporus, 297-299
Amphiprion perideraion, **271**
Amphisbaena alba, **566**
Amphitrite, 359, 361, **706**
 Amplexo, 549
 Ampolla, 221, 460, 740
 Anabiosis, 443
 Anabolismo, 67
 Anafase, de la división celular, 59
 Anafilaxis, 685
 Análisis del ecosistema, 805
 Analogía, concepto de, 824
 Anápsidos, 554, 559-561, 571, 603
 Ánade real, **3**, 587
Anarna, 237
Anarrhichthys ocellatus, **524**
 Anatomía,
 de Asteroideos, **457-458**
 de caracoles pulmonados, **335**
 de cohombres de mar, **468**
 desarrollo de la ciencia de, 821,
 822
 de lombrices de tierra, **363**
 Ancilostomas, 314-315
Ancylostoma duodenale, 314
 Andrews, C. F., 829
Androctonus, 381
 Andrógenos, 759. *Véase también*
 Hormonas esteroides;
 Testosterona
 Anélidos,
 alimentación de, **706**
 características de, 335-356
 clasificación de, 355, 371
 comparados con Artrópodos,
 375
 filogenia de, 370-371
 Hirudíneos, 367-368
 metamerismo en, 197, 370
 Oligoquetos, 361-366
 organización corporal de, 356
 Poliquetos, 356-361
 y protóstomos menores, 443-444
 radiación adaptativa de, 370-371
 Anemia,
 falciforme, 148, 700, 839
 pernicioso, 834
 Anémonas de mar,
 comensalismo en, 257
 como miembro de Cnidarios,
 256
 ejemplo de, **268**
 forma y función de, 269-271
 organización corporal del pólipo
 tipo, 258
 sistema nervioso de, 724
 tubo, 272
 Aneuploidía, 138
 Anfibios. *Véase también* Ranas;
 Salamandras; Tetrápodos
 Anfibrástula, 250
 Anfidos, 313
 Anfioxo, 484, 486, 493, 497, 835
 Anfipodos, 402, 405
 Anfisbénidos, 565, 571
 Angiotensina, 665
 Angstrom, 35n
 Anguila, 520, 522, 525-526, 695,
 834
Anguilla, 525
rostrata, 526
vulgaris, 526
 Angula(s) (anguilas), 525-526
 Anhinga, **585**
 Anillos, 355, 367
 de crecimiento, de las escamas
 de los peces, 637
 nerviosos, 294, 461
Anilocras, sp., **402**
 Animales,
 acuáticos, respiración de, 694-
 695
 bilaterales, **212**, 213, 448
 domésticos, 621
 estenohalinos, 655
 nocturnos, 670, 743
 poiquilothermos, 668
 radiados. *Véase también*
 Cnidarios; Ctenóforos
 de sangre caliente, 668
 fría, 668
 transgénicos, 148
 Anisogametos, 223
Anisogammarus sp., **402**
 Ano, 297, 470
Anolis carolinensis, 201
Anomalocaris canadensis, **159**
Anopheles, mosquito, 231, **232**,
 427
 Anopla, 299
 Anoplura, 430, **432**, 433
 Anostraca, 398, 404
 Anseriformes, 597
Antedon, **470**
 Antenas, 388, **412**, 441
 birráncas, 388
Antennapedia, **116**
 Antibióticos, 146, 835
 Anticodón, 145, **145**
 Anticonceptivos orales, 96
 Anticuerpos, 681, 683-684, 845
 humorales, 681
 monoclonales, 684, 845
 Antígenos, 680, 685-686
 Antílopes, 179, 623
 saiga, 622
 Antipatharia, 272
Antipathes, **272**
 Antozoos, 257, 268-275
 Antracosaurios, **536**, 537
 Antropoideos, 626
 Anuros, 297, 470. *Véase también*
 Ranas
 Aorta, 689
Apanteles, **416**
 Aparato,
 bucal chupador, 417
 picador, 417
 lamedor, 417
 fonador, 579
 reproductor masculino, 9
 urinario,
 humano, **663**
 de Insectos, 419
 urogenital, 92-94
 yuxtglomerular, 665
Apatosaurus, **643**
 Apéndices,
 articulados, 374-375
 de Crustáceos, 389-390
 pareados, 485, 496, 641
 de Peces, 641
 Ápice, 331
 Apicomplejos, 216, 230-232, 237-
 238
 Aplacóforos, 330
Aplysia, 332, 335, 337, 770-771
 Apodiformes, 598
 Ápodos, 537-539, 550
Apollo, nave espacial, 786
 Apóilos, 246
 Apoptosis, 61
 Apterigiformes, 597
 Apterigotas, 430, **432**, 433
 Arácnidos, 378-384
Araneae, 378-380
 Araña, 378-379, 383-384, 660-661,
 768
 acuática gigante, 376
 dorada de jardín, 379
 de mar, 377, **384**
 monje dorada, 378, 380
 pescadora, **279**
 saltadora, 378
 tejedora, 379, 429
 de tela en embudo, 380
 viuda negra, 378, 380
 Arbacia, 465
 Arber, W., 844

- Árbol,
 evolutivo. **11**, 13, 163-164, 201.
 Véase también
 Cladogramas; Filogenia
 filogenético, 202-203.
 Arborícola, vida y evolución de los
 primates, 623
Arceia, **223**, 228, **229**
Archaeopteryx lithographica, 575,
 576, **577**, 582, **583**
Architeuthis, 325, 344
 Arcilla, moléculas prebióticas y, 36
 Arco,
 aórtico, 363
 branquial, 123
 reflejo, 728-729
 Arcosaurios, 554, 557, 563, 571,
 573, 582
Areyria, **229**
Ardea herodias, 597
 Ardilla, 626, 743
 listada, **613**, 614
 de tierra,
 voladora, 615
 Área,
 ambulacral, 457
 de asociación, 731
 de inspección de mamíferos, 620
 de reabsorción, 621
Arenicola, 358, 361
 Arenques, **706**
 Arginina, fosfato de, 650
Argiope aurantia, **379**
Argonauta, 348
Ariolimax columbianus, **338**
 Aristóteles, 154, 200, 362, 821, 846
 Arkansas, ley del Creacionismo,
 11, 12
Armadillidium, 401
 Armadillo, 98, 627
Armillifer spp., **440**
 armillatus, 441
 Arquenteron, 111, 123
 Arqueobacterias, 39
 Arqueocitos, 248
 Arqueornites, 596
 Arquinefros, 661
 Arrecife. *Véase también* Corales
 de coral, 256
 cresta del, 275
 frente del, 275
 talud del, 275
 Arrhenius, S., 831
 Artemia, 398, 405
 Arteria renal, 662
 Arterias, 688, 691
 y venas pulmonares, de anfibios,
 533
 Arteriola, 688, 692
 aferente, 662
 eferente, 662
 Arteriosclerosis, 691
 Articulados, 451
 Artiodáctilos, 628
 Artiodáctilos, mamíferos, 628
 Artritis, 759
 reumatoide, 680, 759
 Artrópodos. *Véase también*
 Insectos
 características de, 374-375
 clasificación de, 874; 384-385
 y Crustáceos, 388
 diversidad y abundancia de, 375-
 376
 evolución de, 373
 exoesqueleto de, 639
 filogenia de, 383
 fósiles de, **159**
 metamería en, 197, 354
 órganos receptores de sonido de,
 737
 y protóstomos inferiores, 444
 Quelicerados, 376-383
 radiación adaptativa de, 383
 riñones de y homeostasis, 660-661
 sistema nervioso de, 737
 traqueal de, 695
 tegumento de, 635, **636**
 Trilobites, 376
 como vectores de enfermedades,
 828
 Asa de Henle, 662, 665-666
Ascapus, 542
Ascaris, **312**
 lumbricoides, 313-312
 megaloccephala, 314
 suini, 314
 Ascetospora, 239
 Ascidiáceos, 491
 Asconoides, 246
 Aselli, G., 821
 Asimetría bilateral, 334
 Asparagina, 270
 Aspidogastros, 289
Aspidosiphon, 437
Asplanchna, **306**
 Asquelmintos, 305, 320, **321**
 Aster, 58
 Ásteres, 26
Asterias, 457, **459**, 461
 rubens, **338**
 Asteroideos, **456**, 457-463, 472,
 473. *Véase también* Estrellas
 de mar
 características de, 454-457
 cladograma de, **473**
 clasificación de, 455, 472
 Concentricicloideos, 470-471
 y Cordados, 490-491
 Crinoideos, 469-470
 Equinoideos, 464-467
 y extinción masiva, 180, 563, 786,
 846
 filogenia de, 471-472
 fósiles de, **158-159**, 160
 Holoturoideos, 467-469
 Ofiuroideos, 463-464
 simetría bilateral, 194
 Aston, Francis, 833
 Astronomía, 31
Astrophyton, 464
 muricatum, **463**
Astropyga magnifica, **465**
Astrotomus vociferus, 598
 Aswan, Presa de (Egipto), y
 esquistosomiasis, 290
Ateles, 626
 Aterosclerosis, 717
 Atlas, 641
 Atmósfera,
 y biosfera, 787-788
 fotosíntesis y oxígeno en, 38
 origen de, 34
 Atmósfera oxidante, 34
 Átocas, 359
 Átolones, 274-275
 Átomos, y estructura básica de la
 materia, 851-856
 y células de grasa parda, 716
 en células eucarióticas, 49
 y ciclo de Krebs, 69-70, **73**
 y contracción muscular, 650, 838
 descubrimiento de, 835
 y fosforilación oxidativa, 72
 y fotosíntesis, 805
 y glicolisis anaerobia, 73-74
 e hidrólisis de triglicéridos, 75
 hipótesis de la formación por
 enganche quimiosmótico,
 843
 y locomoción de protozoos, 218
 y movimiento animal, 644
 y sistema del segundo
 mensajero, 748
 transporte activo en la
 membrana celular, 54, **55**
 transferencia de la energía
 química de, 64, 67-68
 ATP (adenosin trifosfato),
 Atracción sexual química, 777.
 Véase también Feromonas
 en polillas, 778. *Véase también*
 Feromonas
Atrax robustus, 380
 Atrio, del corazón, 124, 688-689
 izquierdo, 689
 Atrofia, del músculo, 648
 Atún azul, 519-520
 Audubon, John J., 847
 Aumento de la actividad muscular,
 671
Aurelia, 266-267
 Auricularia, 468
 Australia,
 arrecifes de coral y estrellas
 corona de espinas, 461
 Gran Barrera de Coral, 274-275
 y lechos fósiles, 158, 839
 y teoría de la deriva continental,
 798
 Australopithecinos, 829-830, 624-
 625, 828, 842
Australopithecus afarensis, 623
 afarensis, 624, 834, 842
 boisei, 842
 Auto reconomiento, 680
 Autogamia, 223, 235
 Autosomas, 134-135
 Autotomía, y regeneración de
 Asteroideos, 461-462
 Ave ratón, 598
 Avefrías, 59, 598
 Avery, O. T. C., 838
 Aves. *Véase también* Pájaros
 de América, Las (Audubon), 847
 ápteras, 579, 597
 características de, 579
 clasificación de, 486, 596-598
 ratites, 163-164, 579, 596, 796-
 797
 y Reptiles, 557
 Avestruces, 163, 597
 Avetoro, 597
 Avispa, **412**, 425, 430
 braconíida, 421
 icneumoníida, **414**, 421
 de mar, 268
 del papel, **431**
 Avoceta, **585**, 598
 Axis, 641
 Axocele, 462
 Axón, 193, 722
 nervioso, **123**
 Axonema, 218, **219**
 Axones gigantes, 364
 Axopodio, 220
Aysheia, **159**, 441, 832
 Azul de Tyndall, 637
Babesia bigemina, 230-231, 828
 Babosas, 351
 bananas, 338
 marinas, 337
 Babuino, 623, 776, 779
 Bacalao, 690, 816
Bacillus larvae, 769
Bacillus thuringiensis, 428
 Bacteria,
 y ciclo del nitrógeno, 811-812
 clasificación de, 39, 210
 digestión, 715
 evolución eucariótica y aerobia,
 215
 en transformación genética, 838
 ventilación hidrotermal y
 quimioautotrófica, 807
 Bacterias quimioautótrofas, 807
 Baikal, lago, 167, 793, 828
 Baja intensidad, 742
Balanoglossus, 478
Balantidium coli, 235, **236**
 Baldwin, J. M., 828
 Balfour, Francis, M., 826, 848
 Ballena,
 azul, 627
 cerebro de, 729
 clasificación de, 627
 comercio ballenero y
 conservación de la, 602, 622
 ecolocación en, 615
 Eufausiáceos como alimento de,
 402
 franca, 402, 627, 794
 jorobada, **627**, 705
 mecanismos de alimentación de,
 705, **706**
 migraciones de, 614
 Baltimore, D., 844
 Bancos de arrecifes, 274
 Bandicut, 625
Bankia, 343
 Banting, Frederick, 761, 833
 Barbas, 580
 Bárbulas, 580
 Barrera,
 de arrecifes, 274-275
 post-aparcamiento, 167
 pre-apareamiento, 167
 reproductora, 165
 Bartholin, Thomas, 822
Baseodiscus, **297**
 Basófilos, 678
 Bassi, Agostino, 823
 Bastones del ojo, 549, 742-743, 825
 Bates, H. W., 825
 Bateson, W., 476, 829
 Bauer, H., 836
 Bayliss, W. H., 746, **747** 829, 848
 Bdelloideos, 307-308
 Beadle, George W., 837
Beagle, viaje del, 155-158, 847
 Beaumont, William, 712, 847
 Becada, 588, 598
 Bell, C., 823
 Bellota de mar, 400

- Benda, C., 829
enfermedad por descompresión, 700
- Bentos, 792-795
- Berger, Hans, 835
- Bergström, S., 845
- Beriberi, 829, 832
- Bernard, Claude, 654, 676, 824
- Beroe, 278
- Berrill, N. J., 705
- Berson, S. A., 843
- Best, Charles, 761, 833
- Bethe, A., 835
- Bicarbonato de sodio, 855
- Bigaro, 336
- Bigotudo (camarón), 405
- Bilaterales acelomados, 196
- Bilateria, 194, 283
- Bilaterios eucelomados, 196-197
- Bilharz, Theodor, 290
- Bilharziasis, 290
- Biliari, 713
conductos, 585, 714
pigmentos, 714
sales, 714
- Bilirrubina, 678
- Bing Bang, modelo del origen del Universo, 33
- Biogénesis, 80
- Biogeografía, vicarianza, 797
- Biología,
celular, y genética, 19-20
desarrollo de la coherencia conceptual, 104
molecular, 148
orgánica, 805
partes del desarrollo de la, 821-846
de poblaciones, 805
subdivisiones de la, 6
y Zoología, 10
- Bioluminiscencia, 402, 425
- Biomás,
como ambientes acuáticos, 792-794
terrestres, 788-792
- Biomasa, 806, 809
- Biometría, 826
- Biomphalaria, 290
- Bioquímica,
comparativa, 203
fundación de la ciencia de la, 823
- Biosfera,
y ambientes acuáticos, 792-794
y ambientes terrestres, 788-792
y evolución de los organismos, 786
subdivisiones de, 787-788
- Bipinnaria, 462
- Bishop, J., 846
- Biso, 350
- Bisonte, 602, 614, 792
- Bispira brunnea, 357
- Biston betularia, 12
- Bivalente, y meiosis, 87
- Bivalvos,
branquias de, 706
cavidad del manto de, 350
clasificación de, 351
ejemplos de, 337-340
forma y función de, 338-344
músculos de, 646
- Bizcocho de mar, 472
- Blackman, F. F., 824
- Blarina brevicauda, 614
- Blastocele, 110
embrionario, 324
- Blastocito, 110, 118-120
- Blastómeros, 107
- Blastoporo, 111
- Blástula, 110
- Blastulación, 110-112
- Blepharisma, 221
- Blum, H. F., 849
- Boa constrictor, 567
- Boaedon fuliginosus, 568
- Bobolink, 591
- Bobos (pájaros), 597, 778
- Boca, 307, 515
- Bocina de mar, 232
- Bocio, 756, 757
- Bogavante, 397, 403, 405
- Bohadschia argus, 469
- Bolitoglossa, 541, 542
- Bolsa,
de Fabricio, 585
faringea, 485, 489-490
gástrica, 266
del tentáculo, 276
- Bolton, E. T., 844
- Bomba de sodio-potasio, 54, 55, 723-724
- Bombicol, 777, 843
- Bombyx mori, 777
- Bonasa americana, 594, 597
- Bonasa umbellus, 597
- Bonellia, 437
viridis, 437
- Bonnet, Charles, 822
- Boophilus annulatus, 382, 383, 828
- Borde del arrecife, 274-275
- Borra, 606, 670
- Borsook, H., 841
- Bosques,
aves, 595
boreales, 790
de coníferas, 790
deciduo, 792, 812
fragmentación y poblaciones de aves, 595
Isla, 790
perennes meridionales, 790
templados de hoja caduca, 790
templados del este de los Estados Unidos, 812
- tropicales,
como biomas, 791
de la cuenca amazónica, 791
disminución de las poblaciones de aves en los, 595-596
pirámide energética en, 000
- Botryllus, 491
- Boveri, Theodor, 830
- Bowfin, 522
- Bowman, William, 824
- Bozler, E., 834
- Brachet, J., 840
- Brachiosaurus, 563, 564
- Branchiostoma, 493
- Branquia dermal, 458
- Branquias,
de Anélidos, 356
de Artrópodos, 375
de Crustáceos, 388
dérmicas, 458
internas, 490, 695
laminares, 377
- de Moluscos, 325-326, 339
de peces óseos, 521-522
y respiración, 695
traqueales, 418
- Branquiobdélidos, 370, 371
- Branquiopodos, 398, 404
- Branquiuros, 399, 400, 405, 444
- Branta canadensis, 771
- Braquiolaria, 462
- Braquiopodos, 448, 451
- Brazos orales, 266
- Brehm, Alfred E., 848
- Brenner, Sydney, 311
- Bridges, Calvin B., 833
- Briggs, Robert, 115, 840
- Briozoos, 305, 320, 321 449-451
- Bristowe, W. S., 383
- Broen, Frank A., Jr., 837
- Bronn, Heinrich G., 848
- Bronquio, 696
- Bronquiolos, 696
- Brotos externos, 250
- Brown, Robert, 823
- Brown, L., 582
- Brown, M., 845
- Bruce, D., 828
- Brummer, Fred, 620
- Brugia malayi, 316
- Buccinum, 334
- Buche de ave, 362, 710
- Buchner, E., 828
- Bucey almizclero, 772
- Buffon, George Louis, 154, 847
- Bufo americanus, 543
- Bufonidae, 542
- Búho, 587-588, 598
nival, 595
- Buitres, 597
- Bulia, 334
- Bulinus, 290
- Burnet, F. MacFarlane, 842, 849
- Bursae, 456, 463, 464
- Busycyon, 336
caria, 332
contrarium, 332
- Butenandt, A., 835, 842
- Butler, Samuel, 185
- Bütschli, Otto, 848
- Caama, 179
- Caballos,
clasificación de, 628
dientes y alimentación de, 707
esqueleto de, 641, 644
registro fósil de, 153, 161
- Cabeza. Véase también Cefalización
- Cabeza-pie, 326-327
- Cabra, 628
- Cachalote, 615, 729
- Cadena,
alimentaria, 806-810
de detritos, 808
polipeptídica, 145
trófica de pastos, 807
- Caecidotea, 401
- Caenorhabditis elegans, 61, 311
- Caimanes, 570
- Caja torácica, 641
- Cajal, Santiago R., 826
- Cajalín, R., 833
- Calamar, 344-345, 351, 724
gigante, 344
- Calanus, 387, 399
- Calaos, 584, 598
- Calcarea, 245, 250-253
- Calcicordados, 472, 490-491
- Calcio, regulación hormonal del metabolismo del, 757, 758
- Calcisponjas, 251-252
- Calcitonina, 830, 641, 758
- Caldo primigenio, 33
- Cálice, 319, 470
- Caliza, 230
- Calliostoma annulata, 325
- Callispongia, 249
- Caloría, definición de, 23n
- Calvin, Melvin, 842
- Camaleón, 9, 562, 565
- Cámara,
externa, del ojo, 742
de gas, 345
nasal, 697
suprabranquial, 341
- Camarón, 395, 397, 402, 404
almeja, 398
fantasma, 398, 405
renacuajo, 398, 404
- Cambio perpetuo, en la teoría de la evolución, 14, 158, 160-162
- Cámbrico,
y cordados, 490
explosión de la vida en, 39, 41, 184, 435, 444
fósiles de, 159, 160
e insectos, 430
y trilobites, 376
- Camellos, 621, 668, 794
- Campana uterina, 318
- Campo,
geomagnético, 591
magnético, 591
- Camuflaje, en insectos, 424
- Canadá, registros fósiles en, 158, 159, 441, 496, 829, 932
- Canadia, 159
- Canal,
alimentario, 123, 123, 710-716
anal, 277
anular, 266, 460
auditivo, 738
branquial, 266
excretor, 294
ginecofórico, 290
incurrente, 246
lateral, 460
perihemal, 461
pétreo, 460
radial, 234, 246, 266, 460
semicircular, 738, 740
timpánico, 738
trófico de única dirección, 283
vestibular, 738
- Canalículos, 191 640
- Cáncer,
genética del, 149
de piel, 638
- Cangrejo,
araña, 402
japonés, 402
clasificación de, 404-405
decorador, 403
duela del pulmón en, 291-292
ermitaño, 257, 271, 402
esponja, 403
de herradura, 377, 384
homeostasis en, 655-656

- de río,
apéndices de, 390
desarrollo de, 394
duelas de pulmón y, 292
estructura externa de, 389
interna de, 392
glándulas antenales de, 393, 661
ritual agresivo en, 774
Rixocéfalos como parásitos de, 400
variedad de formas de, 403
violonista, 403, 774
Canguros, 617-618, 625
Cánidos, 627. *Véase también* Perro lobo; Dentadura canina, 610, 707
Cannon, Walter B., 654, 655, 709, 760, 830
Canthon pilularis, 425
Cañón, cálamio, 580
Capa,
membranosa, 394
de nácar, 329
principal, 394
prismática, 329
Capacidad del Ambiente, *La* (Henderson, 1913), 787, 848
Capacidad,
calorífica, del agua, 23
relativa, 175
Caparazón, 377, 388, 559
Capas germinales, 111, 120, 255, 826
Capilares, 688, 692-693, 822, 833
aéreos, 697
linfáticos, 693
Capitán FitzRoy, 155
Capítulo, 381
Caprella, 402
Caprimulgiformes, 598
Cápsula de Bowman, 824
Captáculo, 331
Captorinidos, 571
Capullo, 366, 367
Carabela portuguesa, 257, 259, 264-265
Caracol luna, 334, 336
Caracoles, 170, 178, 290, 351.
Véase también Gasterópodos pulmonados, 338
Carácter taxonómico, 201-203
Carapus, 469
Carbohidratos, 25, 650, 716, 834
Carbonato cálcico,
en arrecifes coralinos, 273-274
en la concha de los moluscos, 329
Carbonífero,
e Insectos, 430
y Tetrápodos, 534, 537-538
Carbono,
cubierta electrónica del átomo, 832
en moléculas orgánicas, 24
puentes covalentes en, 853-854
en ribosa y desoxirribosa, 140
Carbono, ciclo del, 811
Carboxihemoglobina, 701
Carboxipeptidasa, 713
Carcharodon, 511
Carcinoscorpius, 377
Cardenal, 585
Cargamento, de RNA, 144
Caribú, 614, 628, 792
Carlson, Anton J., 830
Carnívoros,
y cadena trófica, 807, 808
definición de, 705
como mamíferos, 610, 613-614
orígenes de, 41
como peces, 524-525
Carotenoide, 637
Carroñeros, 397, 524
Carson, Rachel, 596, 849
Cartilago, 188, 191, 639
hialino, 191, 639
Carybdea, 268
Casco, de ungulados artiodáctilos y perisodáctilos, 628
Caspersson T., 840
Cassiopeia, 266
Castanea dentata, 812
Castaño americano, y añublo del, 812
Castle, William E., 831
Castor canadensis, 607
Castores, 227, 607, 619, 667
Castóridos, 627
Casuariformes, 597
Casuario, 597
Catabolismo, 67
Catalizadores, enzimas como, 65
Catarrhini, 626
Catastrofismo, 155, 823
Caudata, 537, 539-541, 550
Caudofoveados, 330, 351
Caurí, 336
Causa,
proxima,
en la conducta animal, 766
en los sistemas biológicos, 13
última,
en la conducta animal, 766
en los sistemas biológicos, 13
Cavéola, 56
Cavidad,
atrial, 491
bucal, 710
corporal, 196
gastrovascular,
de anémona de mar, 270
de Cnidarios y Ctenóforos, 256-257
de hidra, 260
de planarias, 286
del manto, 328
nasal, 735
pleural, 698
Cavolina, 337
Caza,
y caribú, 614
en las Islas Galápagos, 773
y poblaciones de aves, 595
Ceboideos, 626
Cebra, 628, 772
Cebus, 626
Cecilidos, 537-539, 550
Cefalización, 194, 197, 283-284
Cefalocordados, 486, 493-494
Cefalocóridos, 398
Cefalomorfos, 486, 507-510, 529
Cefalópodos,
características de, 344
clasificación de, 351, 404
evolución de, 344
forma y función de, 345-346
y gasterópodos, 349
grupos mayores de, 344, 348
sistema nervioso de, 727
Cefalotórax, 378, 380, 388
Ceguera,
del color, 136
para los colores rojo y verde, 136
Celacanto, 505, 516, 518-519, 837
Celenterados. *Véase también* Cnidarios
Celoma,
de Artrópodos, 375
y cavidades corporales de animales bilaterales, 196
de Equinodermos, 459
formación de, 112-113, 197
de Lofóforados, 448, 452
de Moluscos, 324, 326
de Pseudocelomados, 305
trímero, 452
tripartito, 452
verdadero, 196
de Vertebrados, 495
Celomados, moluscos como, 325
Célula,
absorbente de sal, 523
adhesiva, 276
alfa, 760
ameboide, 219
antígeno-presente (APCs), 683
asesina natural (NK), 683
beta, 760
concepto de, 44-45
constancia numérica en pseudocelomados, 306
cornificada, 635-636
corporal, 56
descubrimiento de, 822
diana, 747
dirección del metabolismo, 76-77
y enzimas, 65-66
endotelial, 693
epitelial, 51, 135
ciliada, 5
epiteliomuscular, 259-260
esponjas y tipos de, 246-247
ganglionar, 742
germinal, 831
primigenia, 86
glandular, 261
hepática, micrografía electrónica de, 48
intersticial, 261
de los islotes, 760
en llama, 284, 286, 297, 660
madre, 121
membrana plasmática, 51-56, 836
de memoria, 683
metabolismo de lípidos, 74-75
metabolismo de proteínas, 75-76
mitosis y división de, 56-61
de la mucosa intestinal, 713
multinucleada, 58
nerviosa, 256, 261
neurosecretora, 364, 396, 749, 756, 833
niveles jerárquicos de la complejidad biológica, 6
nodriza, 315
nutritivo-muscular, 261
organización de, 46-51
osea, 504
parietal, 712
pigmentada, 545, 537. *Véase también* Cromatóforos
del plasma, 683
procariótica, 40
y proceso reproductor, 85-92
entre puentes protoplasmáticos, 825
y respiración celular, 68-75
secretora de moco, 5
de sal, 523
sensorial, 261
de Sertoli, 90
sexual, 56, 81
somática, 85
teoría de la, 44, 823
transferencia de energía química por ATP, 67-68
como unidad básica de los sistemas vivos, 5, 43
zimógena, 712
Celulasa, 711
Celulosa, 26, 613, 711
Cemento, 707
Cenénquima, 273
Cenosarco, 263
Cenozoico, radiación de mamíferos, 606
Centípedos, 385, 409
Centríolo, 50, 218
Centro,
del control cardíaco, 690
de origen, y distribución por dispersión, 796-797
Centrocercus urophasianus, 594
Centrómero, 58
Centrosoma, 50, 60
Centruiroides, 381
Cephalaspis, 498
Cephalodiscus, 480
graptolitoideis, 480
Cephalopholis fulvis, 402
Ceratium, 224-225
Cercaria, 288
Cercopitecoideos, 626
Cerdos, cestos en, 295
Cerebelo, 608, 587, 730
Cerebratulus, 297
Cerebro,
de animales pseudocelomados, 307
y columna vertebral, 728
de Cordados, 485
y evolución del sistema nervioso, 729-732
función del hemisferio de, 841
de Insectos, 422
localización de la patrones de impulso en, 839
y mensajes de dolor, 736
ondas del, 835
de pájaro, 587
de pez, 504
de rana, 547
de Vertebrados, 495
Ceriantarion, 272
Ceriantipatarios, 268, 272, 275
Certiolas hawaianas, 15
Cesta de Venus, 251
Cestodos, 284, 293-296
Cestum, 276, 278
Cetáceos, 627
Chaetogaster, 367
Chaetonotus, 309
Chaetopterus, 361

- Chaetura pelagia*, 598
Challenger expedición de 1872-1876, 480, 826
Chamaeleo chamaeleon, 565
 Chamberlain, T. C., 829
Chamydophrys, 229
 Chance B., 832
Chaos carolinense, 228
 Charadriiformes, 598
 Chargaff, Erwin, 840
Chelydra,
 mydas, 561
 serpentina, 560, 561
 Cheung, W. Y., 845
 Child, Charles M., 831
Chilomonas, 224
 Chimpancees, 207, 622, 626, 779, 844
 Chinchas, 424, 428
 clasificación de, 430
 uso del término, 422
Chironex fleckeri, 268
Chlamys, 241-242
 opercularis, 338
Chlorohydra, 261
Chordeiles minor, 598
 Chorlito dorado, 591
 Chotacabras, 598
Chromodoris sp., 325
 Cianobacterias, 34, 39, 41, 210
 Cicada, 422-425, 430
 Ciclidos, 167
 Ciclinas, 57
 Ciclióforos, 320
 Ciclo,
 de anclaje-tracción-liberación, 649
 celular, 56-58
 estral, 95, 616
 menstrual, 95, 96, 96-97, 616
 del nitrógeno, 811-812
 vital,
 Cicloneurales, 321
 Ciclos,
 biogeoquímicos, 810
 de nutrientes, 810-812
 reproductores, control hormonal de la coordinación de, 95
 Ciclosporina, 684
 Ciclostomos, 486, 529
 Ciconiformes, 205, 596n, 597
 Ciego, 585, 613
 intestinal, 460
 lateral, 298
 pilórico, 460, 525
 Ciempiés de jardín, 385
 Ciencia, principio de la, 11-14
 Ciervo, 708
 y bosques deciduos, 790
 clasificación de, 628
 cuerna de, 608
 dedos de, 628
 dentición de, 708
 enfermedad de Lyme y piojos de, 622
 entropía en, 63
 Cigala, 320
 Ciguatera, 225
 Ciguñías, 597
 Ciliados simbioses, 235
 Cilio, 50-51
 y motilidad en el canal alimentario, 709
 y movimiento, 644, 645
 de protozoos, 218
 Cilióforos, 216, 223, 232-237, 239
Cimex, 428
Cinerea, 334
 Cinética, 233
 Cinetocoro, 58-59
 Cinetosoma, 50, 218, 225
 Cinodontos, 603
 Cinturas, 439
 Cinturón de Venus, 278
Ciona sp., 491
 Ciprinidos, 290
 Circulación,
 abierta, 687
 cerrada, 687-688
 coronaria, 691
 doble, 533-534, 539, 689
 y sistema circulatorio,
 de acelomados, 283
 de Anélidos, 356, 359
 de Anfibios, 539, 547
 de Artrópodos, 375
 de Aves, 585-586
 de Crustáceos, 392-393
 desarrollo de, 124
 descubrimiento y primeras descripciones de, 822
 de fluidos internos, 686-694
 de Hemicordados, 479
 de Insectos, 417
 de lombrices, 363
 de Moluscos, 326, 329, 341, 346
 de Nemertinos, 298-299
 de Reptiles, 558
 de sanguijuelas, 369-370
 Cirripedos, 400, 405
 Cirro, 470
 Cisnes, 597
 Cistacanto, 319
Cisteína, 27
 Cisterna, 47
 Cisticerco, 295
 Cisticercosis, 295
 cerebral, 295
 Cistido, 449
 Cistoideos, 472
 Citocinesis, 58-59
 Citoesqueleto, 49, 50
 Citofaringe, 225, 233-234, 235
 Citología, 44, 827, 835
 Citología comparativa, 203, 622
 Citopigio, 222
 Citoprocto, 222, 234
 Citoquinas, 683, 747, 755
 Citosina, 140, 146
 Citosoma, 222, 234
 Cladística, 206-207
 Clado, 202
 Cladóceros, 398, 404. Véase también Árbol evolutivo
 de Acelomados, 282
 de Amniotas, 556
 de Anélidos, 370
 de Arqueosarios, 578
 de Artrópodos, 384
 de aves ratites, 787
 de Cordados, 488
 de Crustáceos, 405
 de Equinodermos, 473
 de Insectos, 432
 de Miriápodos e Insectos, 431
 de Moluscos, 350
 de Pecces, 507
 de Protóstomos inferiores, 444
 de Pseudocelomados, 321
 de Quetognatos y Hemicordados, 482
 de Sinápsidos, 605
 de Tetrápodos, 536
 Cladograma de área general, 798
 Clark, R. B., 369
 Clasificación. Véase también Organización; Filogenia; Taxonomía
 de Acelomados, 283
 de Anélidos, 355, 371
 de Anfibios, 533, 550
 de Artrópodos, 384-385
 de Aves, 575, 596-598
 de Bacterias, 39
 de Cnidarios, 256, 275
 de Cordados, 477
 de Crustáceos, 404-405
 de Ctenóforos, 256, 278
 y divisiones mayores de la vida, 210-212
 de Equinodermos, 472
 de especies, 207-210
 de Englena, 10
 de Hemicordados, 476, 478
 de Insectos, 429-430
 Linneo y el desarrollo del sistema para la, 200-201
 de Lofosforados, 448
 de Mamíferos, 300, 625-628
 de Mesozoos, 244
 de Metazoos, 242
 de Moluscos, 325, 351
 de Nematodos, 316
 de Nemertinos, 299
 objetivo de los sistemas de, 199
 de organismos procarióticos, 46
 de Osteictios, 517
 de Pecces, 504, 529
 de Plelmintos, 296
 de Poríferos, 252
 de Protóstomos inferiores, 436
 de Protozoos, 216-217, 238-239
 de Quetognatos, 477
 de Reptiles, 554, 557, 571
 de Rotíferos, 308
 y selección natural, 171
 y subdivisiones mayores en el Reino Animal, 212-213
Clathrina, 246
Clathruina, 229
Clatrina, 56
Claucomys sabrinus, 614
 Claude, A., 838
 Cleveland, L. R., 834
 Clever, Hans, 780
 Clima,
 biomas y variación global en, 789
 y crecimiento de la población, 819
 distribución de plantas y animales, 828
 efectos y cambios en invernadero, 788
 Clina, en variación evolutiva, 837
Clione, 337
 Clitelo, 366
 Clitoris, 95
 Cloaca, 93, 307, 367, 585-586
 Clones, en células, 82, 84, 147, 684
Clonorchis sinensis, 289-290
 Clorina, enlaces covalentes de, 853-854
 Clorocruorina, 700
 Clorofila, 830
 Cloroplastos, 215, 224-225
 Cloruro sódico (NaCl), 24, 855
 Cnidarios,
 de anémonas de mar, 270
 Antozoos, 268-275
 características de, 256-257
 clasificación de, 194, 256, 275
 comparados con Ctenóforos, 276
 y Ctenóforos, 275-276
 Cubozoos, 268
 Escifozoos, 265-267
 falsa efectividad de Cnidarios como depredadores, 255
 filogenia y radiación adaptativa de, 278-279
 forma y función de, 258-260
 de hidra, 261-262
 Hidrozoos, 260-265
 como predadores, 255
 Cnidoblasto, 258
 Cnidocilo, 258
 Cnidocito, 256, 258, 261
 Coagulación, de la sangre, 679
 Coanocitos, 246-247
 Cobb, N. A., 304
 Cobra, 568-569
 real, 569
 Coccidios, 231-232
 Coccidiosis, 231
 Cochinillas de la humedad, 401
 Cóclea, 587, 738
 Cocodrilo, 559, 570
 marino, 570
 del Nilo, 570
 Código,
 ADN, 141-143
 genético, 8, 143
 Codon, 142, 143
 Codorniz, 597
Codosiga, 222, 227
Coelophysis, 563, 564
Coeloplana, 278
 Coenzima A, 263
 Coenzimas, 65
 Cofactores, 65
 Cohen, Stanley, 840
 Cola,
 de aves, 579
 difícil, 518
 heterocerca, 517-518
 homocerca, 515, 518
 postanal, 485, 489-490
 Colágeno, 188, 248, 312
 Colémbolos, 429, 432
 Colenocitos, 248
 Coleoideos, 348
 Coleópteros, 430
 Colesistoquinina (CCK), 754, 761
 Colesterol, 27, 52, 759, 835, 845
 Colibri de garganta de rubí, 598
 Coliformes, 598
 Colimbo, 597
 Colín de Virginia, 597
Colinus virginianus, 597
 Colmillo(s), 378
 Coloblastos, 256, 276-277
Colobocentrotus atratus, 465
 Colon, 715
 Colonia,
 de Ectoproctos, 449

- de Hidrozoos, 262-263
de Protozoos, 217
de *Volvox globator*, 226
Colonización, de nuevos hábitat, 819
Color. *Véase también* Visión
y cambios en Cefalópodos, 347
del cuerpo de Crustáceos, 396
y defensa de Insectos, 424
de Equinodermos, 456
estructural, 637
iridiscente, 581, 637
de Mamíferos, 607
del ojo, genética del, 134, 136-137
de la piel de Vertebrados, 637
de plumas, 581
de ranas, 544
Coloración,
de advertencia, 424
protectora, 424
Colpoda, 224
Colúbridos, 568
Columbiformes, 597
Columela, 332, 548, 587
Columna vertebral, 503, 641
Comadreja, 607, 627
Combustible,
en las reacciones acopladas, 68
fósiles, impacto ambiental de la combustión de, 787-788
Comensalismo, 217, 245, 257, 455, 815
Cometas. *Véase también* Asteroides
y la atmósfera primigenia, 34
y extinción masiva, 180
Comparación con el grupo externo, 202
Compartimentos celómicos, 111
Compensación de la temperatura, 669
Competición, de poblaciones, 814-815
Complejo,
apical, 230
enzima-sustrato (Complejo ES), 65-66, 832
de excitación-contracción, 649, 650
principal de histocompatibilidad (MCH), 680, 843
sinaptonemal, 138
vitamínico B, 716
Complemento, inmunitario, 684
Comportamiento, animal. *Véase también* Conducta social
e interacción animal-hábitat, 804
de Artrópodos, 376
ciencia del, 766-767
control de, 768-769
de densidad única del agua, 23
de Ectodermos, 668
etiología clásica y descripción de, 767-768
impronta como tipo de, 831
innato, 768
de Insectos, 425-427
medida de la motivación en, 837
en Protozoos, 830
selectivo, de la membrana celular, 52
Compuesto, de elementos químicos, 851
Comunicación,
de cefalópodos, 347
y conducta social, 776-779
de Insectos, 425
de mecanismos neurológicos, 722
táctil, 425
Comunidad,
ecológica, 805-806, 812-813
reproductora, 207
Concentración de la orina, 665-666
Concentricicloideos, 471-472
Concepto,
de especies evolucionadas, 209-210
filogenéticas, 210
de preadaptación, 830
de segundo mensajero, 748
Concha,
apertura de la, 332
de bivalvos, 340, 345
de braquiópodos, 451
conoespinal, 333
dextrógira, 332
fósiles de, 349
de gasterópodos, 326, 328-329, 331-334
planoespinal, 333
sinistrorsa, 332
de tortugas, 560
Conchostráceos, 398, 404
Condensaciones termales, y origen de la vida, 36-37
Cóndilo occipital, 579, 603
Cóndor, 597
Condrictios, 486, 510-515, 529
Condrocitos, 639
Condróforos, 264
Condrósteos, 517
Conducción,
de alta velocidad, 724-725
a saltos, 725
Conducta,
agonística, 774
de destapar las celdillas, en abejas, 769
estereotipada, 767
social. *Véase también* Conducta animal; Etología
agresión y dominancia, 774
en Artrópodos, 374
en Aves, 592-595
y comunicación, 776-779
definición de, 772
en Insectos, 426-427, 727
y territorialidad, 775-776
ventajas de asociabilidad, 773-774
Conducto,
alveolar, 698
arquinefrico, 661
coclear, 738
colector, 662, 665-666
eyaculatorio, 290
de Müller, 86
neumático, 521
pancreático, 585
de Wolff, 86, 93
Conejos, 606, 621-623, 627, 689
Conexión, genética, 138
Conformistas osmóticos (osmoconformadores), 655
Congelación, del agua, 23
Conjugación, 224-225, 236, 828
Cono,
arterial, 547
de fecundación, 106
de ojo, 549, 742-743, 826
Conodontos, 499
Conotoxinas, 334-335
Conraua goliath, 542, 543
Consejo de Investigación Nacional, 18
Constitución, primera enmienda de la, 12
Consumidores, papel ecológico de, 805
Contaminación, del agua, 24. *Véase también* Contaminación aérea
y almejas de agua dulce, 338
y arrecifes de coral, 338
de los Grandes Lagos, 792-793
por pinturas, 447
y poblaciones de anfibios, 543
y ranas, 542
y salmón, 526
y torsión de la concha, 333
Contorno de las plumas, 580-581
Contracción, de músculos, 647-648
Contraceptivos, 96
Control,
en experimentos, 13
integrado de plagas, 429
de la natalidad, 95, 96, 97
neural sincrónico, 414-415
asincrónico, 415
Conus, 334-335
Cook, James, 822
Coordinación neuromuscular, en insectos, 420
Cope, Edward Drinker, 186
Copépodos, 399, 404-405
Copp, Harold, 844
Coprofagia, 613
Copulación,
en Aves, 593
en Cefalópodos, 348
en lombrices de tierra, 366-367
Coraciiformes, 598
Coral,
y arrecifes de coral,
y Cnidarios, 256-257
Diadema antillarum y Caribe, 466, 802
y esponjas, 248, 251-252
y estrella corona de espinas, 461
formación de arrecifes por, 273-275
pólipo como forma morfológica de, 258
y zooxantelas, 225
zoantarios, 271-272
copa, 271
córneo, 256, 273
espinoso, 272
de fuego, 264, 274
hermatípico, 274
negro, 272
pétreo, 225, 248, 256, 271
tubo de órgano, 273
Corazón,
accesorio, 346
de Aves, 579
branquial, 346
de cangrejo de río, 392
y circulación coronaria, 691
concentración iónica de, 828
contráctil, 375
desarrollo de, 124
y electrocardiograma, 830
excitación, 690-691
experimento de Stannius de, 828
ley de Starling de, 833
de Mamíferos, 603, 689
marcapasos de, 830
miogénico, 691
de Moluscos, 325, 341
neurogénico, 691
de peces cartilaginosos, 513
de rana, 547
de Reptiles, 557
tejido conductor especializado de, 828
tetracameral, 557, 579
tricameral, 533, 539
ventral, 485, 495
Cordados. *Véase también* Anfibios; Pájaros; Mamíferos; Reptiles
características de, 485-486, 489-490
Cefalocordados, 493-494
clasificación de, 485-489, 529
evolución de, 490-491
fósiles de, 159
hipótesis de las ascidias como ancestro, 835
metameria en, 197
posición taxonómica del filo, 826
Urocordados, 491-493
Vertebrados, 494-501
Cordón,
hipodérmico, 312
nervioso, 294, 313
dorsal, 478, 487
longitudinal, 287
tubular dorsal, 478
ventral, 364
umbilical, 121
Cori, Carl F. y Gertry, T., 838
Corion, 118
Cormack, A. M., 845
Cormoranes, 597
Cornamentas, 608
Córnea, 393, 741
Coroides, 741
Corona, 306
de Crinoideos, 469
Corpora,
allata, 422-423
cardíaca, 422
Corpúsculo,
de Barr, 135
de Pacini, 736
renal, 622
Correcaminos, 598
Correns, Karl E., 829
Corriente,
de agua, sistema de en esponjas, 242
del Perú, y zonas de afloramiento, 794
umbral, 729
Corrodentia, 429
Córtex, 114
adrenal, 758-759
cerebral, 587, 731
olfativo, 735-736
Corticosterona, 759
Cortisol, 759

- Cortisona, 836
Corymorpha, 263
 Cosmina, 519
 Cosmología, 31
 Costilla, 641
 Coxis, 641
 Craneados, 486, 494-501
 Cráneo, 598
 de Aves, 582
 cinético, 562
 de homínidos, 624
Craspedacusta sowerbyi, 263-264
 Crawford, A. C., 828
 Creacionismo, 11-12, 164
 Creatina fosfato, 649
 Creciente gris, 111, 114
 Crecimiento. Véase también
 Desarrollo
 y división celular, 60-61
 exponencial, 818
 y hormonas tiroideas, 756
 de Insectos, 421-423
 neoplástico, 149
 de Peces, 526-527, 529
 de poblaciones, 816-819
 Creighton, H., 835
 Cresta neural, 121, 122, 495
 Crestas, 49
 genitales, 85-86
 Cretácico,
 evolución de los mamíferos
 durante, 606
 y extinción, 180
 Cretinismo, 756
 Cricétidos, 627
 Crick, Francis, 8, 127, 141, 840, 849
 Criminología, test del DNA, 147
 Crinoideos, 469
 características de, 469
 clasificación, 472
 especies vivas de, 455-456
 filogenia de, 472
 forma y función de, 470
 fósiles de, 158
 Criptobiosis, 443
 Crisopas, 430
 Cristalino, de ojo, 741-742
 Cristalografía de rayos X, 44
Cristatella, 471
 Crocodilia, 557, 571, 575
Crocodylus,
 acutus, 570
 niloticus, 570
 porosus, 570
 Cromátidas, 58
 Cromatina, 40-41, 826
 Cromatóforos, 545, 557, 637
 Cromatografía, 45, 830
 de partición, 838
 Cromosoma(s),
 accesorio, 134
 descubrimiento de, 824
 y determinación del sexo, 842
 efectos cualitativamente
 diferentes en el desarrollo,
 830
 estructura de, 57, 58
 y eucariontes, 40-41
 fibras del huso y migración de,
 845
 grupo diploide de, 830
 homólogos, 87
 mapa de, 832
 y meiosis, 87-89
 número de, en humanos, 842
 salivales, 836
 sexuales, 134-136, 829
 y teoría de la herencia, 19-20
 X, 134-137
 Y, 87, 135-137
 Crossopterigios, 519
Crossater papposus, 456
 Crotalinos, 587
Crotalus horridus, 567
 Cruce,
 dihíbrido, 132, 133
 genético homocigótico, 137
 monohíbrido, 129
 de prueba, 130-131
 Crustáceos. Véase también
 Cangrejos: Cangrejo de río
 Braquiópodos, 398
 características de, 388
 Cefalocáridos, 398
 cladograma de, 405
 clasificación de, 404-405
 diversidad y abundancia de, 387
 filogenia de, 403-404
 forma y función de, 389-397
 Malacostráceos, 401-403
 Maxilópodos, 398-400
 muda de, 837
 órgano X en, 836
 radiación adaptativa de, 404
 Remipedios, 397-398
 y Unirrámeos, 388
 Cruzamiento,
 no al azar, 174
 selectivo positivo, 175
 trihíbrido, 133
 Ctenidios, 327, 335
 Ctenóforos, 275
 características de, 275-276
 clasificación de, 194, 255
 filogenia y radiación adaptativa
 de, 278-279
 Tentaculados, 276-277
Ctenoplanea, 278
 Cuadro de Punnett, 130, 132, 133
 Cubozoos, 257, 268, 275
 Cucaracha, 429, 710
 Cuco, 594, 598
Cuculus canorus, 598
Cucumaria, 467
 frondosa, 467
 miniata, 468
 Cuello, 95
 de aves, 579
 Cuénnot, L., 831
 Cuerdas vocales, 546
 Cuernos,
 de mamíferos, 608
 verdaderos, 608
 Cuerpo,
 aplanado dorsoventralmente,
 284
 basal, 50, 218
 calloso, 731
 estriado, 587
 lúteo, 97, 98
 de Tiedemann, 460
 Cuervo, 583, 584-585
 Cultura, y evolución de los
 homínidos, 624, 767. Véase
 también Conducta social
 Cunninghamman, O., 837
 Cúpula, 737, 740
Curculio proboscideus, 431
 Currucas (mosquiteros)
 arborícolas, 814
 Cutícula, 312, 375, 394, 395, 396,
 635
 Cuvier, Georges, 823, 847
Cyanea, 265
Cybister fimbriolatus, 416
Cyclops, 399
Cynocephalus, 626
Cynomys ludovicianus, 620
Cyphoma gibbosum, 334
Cryptocercus, 834
 Dactilozoides, 265
Dactylogyrus, 292
 Dale, Henry H., 831
 Dam, Carl P. H., 836
 Damalisco, 179
 Damanes, 627
 Dan, J. C., 841
Danaus plexippus, 415, 417
 Danielli, J. F., 836
 Danza circular, 778
 de las abejas, 777-778
Daphnia spp., 3, 262, 398
 Dart, Raymond, 834
 Darwin, Charles,
 y arrecifes de coral, 274
 y conducta animal, 765, 774
 en la evolución humana, 622
 influencia de, en el pensamiento
 científico, 154
 lombrices de tierra, fertilidad del
 suelo y, 362
 y el origen de la vida, 31
 teoría de la evolución, 14-16,
 158-172, 825, 847
 viaje de, en el *Beagle*, 155-158,
 847
Dasypeltis, 707
Dasypus novemcinctus, 627
 Datación,
 por potasio-argón, 160
 por radiocarbono, 838
Datana ministra, 428
 Dausset, J., 843
Davidaster, 470
 Davson, H., 836
 Del Castillo, J., 841
 De Chamisso, L. A., 825
 De Duve, C., 839
 De Graaf, R., 822
 De Hevesy, George, 834
 De Vries, Hugo, 829, 848
 Decápodos, 402-403, 405
 Dedos (del pie), 307
 Defecación, 715. Véase también
 Excreción
 Defensa,
 y color en los insectos, 424
 del huésped, 683-684
 Delaminación, 76
 Delfines, 627
 Demo, 804
Demodex, 373
folliculorum, 382
 Demosponjas,
 en arrecifes de coral, 252
 características de, 251
 como clase de Poríferos, 245
 clasificación de, 252
 esqueleto de, 249
 reproducción de, 250
Dendraster, 465
 Dendritas, 193, 722
 Dendrobátidos, 545
Dendrocystites, 471
Dendrosoma, 237
 Dentalios, 382
Dentalium, 331, 332
 Dentición,
 de leche, 611
 mamífera, 708. Véase también
 Diente
 Dentina, 707
 Deportes, genética, 169
 Depósitos,
 calcáreos, 230
 de esquistos de Burgess
 (Columbia Británica), 158,
 159, 441, 496
 Depredación y depredadores,
 y alimentos sólidos, 707
 Aves como, 589
 y Cnidarios, 255
 y conducta social, 772-773
 y Cordados, 485
 Crustáceos como, 397
 y esponjas, 245
 e Insectos, 416, 427
 Invertebrados como, 815
 y poblaciones, 814, 818
 y tamaño corporal, 186
 Derechos de los animales,
 controversia en, 18-19
 Deriva genética, 174-176, 835
Dermacentor, 383
 variabilis, 377
 Dermápteros, 429, 432, 433
Dermasterias, 270, 457
 imbricata, 456
Dermatitis esquistosómica, 290
Dermatophagoides farinae, 381-382
 Dermis. Véase también Epidermis;
 Piel
 de Mamíferos, 606
 de Ranas, 544
 de Reptiles, 557
 de Vertebrados, 495, 635-636
 Dermópteros, 625
Dero, 367
 Desarrollo. Véase también
 Embriología
 de Anélidos, 334
 de Asteroideos, 462-463
 de bivalvos, 343
 de Ctenóforos, 277
 de Demosponjas, 251
 determinado, 355
 directo, 108-109, 539
 de Equinodermos, 456-457
 externo, 527
 y fecundación, 105-107
 fraccionamiento y comienzo,
 107-113
 de Hemicordados, 480
 indirecto, 109
 de Insectos, 421-423
 de lombrices de tierra, 365
 mecanismos de, 113-118
 de Nemertinos, 299
 de Peces, 526-527
 de Poliquetos, 359
 preformación contra epigénesis,
 104-105
 como propiedad de los sistemas
 vivos, 8-9

- y regulación genética, 146
de salamandras, 539
de sistemas y órganos, 121-124
de Vertebrados, 118-121
- Desastres naturales, y control de la población, 819
- Descargas eléctricas, y origen de la vida, 35
- Descartes, René, 821, 847
- Descendiente común,
y clasificación de las especies, 207
en la teoría de la evolución de Darwin, 14, 162-165
- Descenso del punto de congelación, 53
- Descomponedores, papel ecológico de, 805, 807-808
- Desdentados, 627
- Desertización, expansión de, 792
- Desierto,
adaptaciones a ambientes cálidos, 670
balance hídrico de animales en, 658, 660
como bioma, 792
concentración de orina de mamíferos en, 668
del Sahara, expansión del, 792
- Desmognathus* sp., 540
- wrightii*, 540
- Desmosomas, 51
- Desmospongiae*, 249
- Desnutrición, en la población humana, 717
- Desorden estacional afectivo (SAD), 754
- Despolarización, del impulso nervioso, 724
- Detectores de ultrasonidos, 737
- Determinación del sexo, 86-87, 134-136, 842
- Determinantes morfológicos, 105
- Detritívoros, 706, 808
- Deuda de oxígeno, 74, 649
- Deuteróstomos,
cladograma de, 482
y Cordados, 485, 490
Equinodermos, 455
formación del celoma, 112-113
Lofóforados como, 448
y Quetognatos, 477, 481
segmentación radial, 110
- Devónico,
e Insectos, 430
y osteostracos, 498
y Tetrápodos, 533-534, 535
- DeVore, Irven, 780
- Diabetes mellitus, 664, 675, 760
- Diadas, 87
- Diadema*, 465
anullarum, 465, 466, 813
- Diafragma, 698
muscular, 603
- Diapausa, 423-424
embrional, 618
- Diapheromera femorata*, 414
- Diápsidos, 554, 561-562, 571, 603
- Diaptomus*, 399
- Diástole, 689
- Dicrostonyx*, sp., 620
- Dictyostelium discoideum*, 228
- Didelphis marsupialis*, 618
- Didinium*, 222, 233-234
- Didymozoida, 288
- Dientes,
y alimentación, 707
incisivos, 610, 707
de leche, 611
de mamíferos, 602-603, 610, 707
de peces, 504
- Diestros, 617
- Dieta, humana,
alimento en, 716
y cadena alimentaria, 808
deficiencias en la, 831
entrada de sal en, 664
regulación de la entrada del alimento en, 716
requerimientos nutricionales de, 716-718
yodo y bocio en, 756
- Diferenciación en castas, 426
- Diffugia*, 228, 229
- Difractometría de rayos X, 833
- Difusión,
facilitada, 53
en la membrana celular, 52-53
- Digenea*, 228-229
- Digestión,
y aparato digestivo, de Artrópodos, 375
de Aves, 584-585
y canal alimenticio, 710-716
de Ctenóforos, 277
de la duela del hígado, 289
de Equinodermos, 460-461
extracelular, 256, 286, 709
de Hemicordados, 479
de Hidrozoos, 262
hormonas de, 761
de Insectos, 415-416
intracelular, 249, 286, 708, 709
de Mamíferos, 612
de Nemertinos, 298-299
de Peces, 524
proceso de, 708-709
de ranas, 548
rayos X y observación de, 830
y requerimientos nutricionales, 716-718
de Turbellarios, 286
- 1,25 dihidroxivitamina D, 757
- Dileptus*, 233
- Dilger, W. C., 769-770
- Diloboderus abderus*, 414
- Dimorfismo, 258
sexual, 437
- Dineina, 645
- Dinoflagelados, 224-225
- Dinomischus*, 159
- Dinosaurios, 829
y Aves, 576-577
y evolución de los Mamíferos, 606
extinción masiva de, 180, 554
huesos de las patas de, 644
pico de pato, 563
y Reptiles, 554, 557
- Diodora*, 336
- Dióxido de carbono,
y efecto invernadero, 788
regulación de la respiración, 830
- Dipeptido, 27
- Diphyllbothrium*, 399
latum, 293, 295-296
- Diplópodos, 385, 404, 410, 431
- Dipluros, 429, 432
- Dipneustos, 536
- Dipteros, 430
- Dipylidium caninum*, 293
- Dique, y migración de peces, 526
- Dirección, de reacción química, 67
- Dirofilaria immitis*, 316
- Disacáridos, 25, 713
- Disco,
basal, 260
oral, 270
- Disenteria amebiana, 228
- Dismenorrea, 755
- Disminución de la conductividad, 670
- Dispersión, distribución por, 796-797
- Distancia individual, 775
- Distribución,
de animales y plantas, y biomas, 787-794
cosmopolita, 209
endémica, 209
disjunta, 795-796
de ranas, 543
y temperatura, 828
y zoogeografía, 794, 796-801, 825
- Divergencia gradual, especiación por, 165
- Diversificación ecológica, 168
- Divertículo, 711
bucal, 479
- División,
celular, y patrones de, 109-110.
Véase también Meiosis; Mitosis
y desarrollo temprano, 107-113
eferente, del sistema nervioso central, 732
del trabajo entre las células, en Protozoos, 216
- Divolvente, agua como, 24
- DNA (ácido desoxirribonucleico),
como ácido nucleico, 29
de anticuerpos, 681
código de, 141-142
componentes químicos de, 140-141, 840
composición de las bases de, 840, 846
definición de, 7-8
filogenia y secuencia de, 845
intrones y exones en, 846
ligasa, 143, 147
mecanismo de la duplicación de, 842
mitocondrial, 8, 846
nuclear, 8, 57
de procariontes, 39
recombinante, 147-148, 845
replicación y ciclo celular de, 56-57
y transducción genética, 845
- Doble hélice, del DNA, 8, 140
- Dobzhansky, Theodosius, 148, 208, 849
- Dodo, 595
- Doflein, F., 848
- Dohrn, Anton, 826
- Doisy, E. A., 835, 836
- Dólar de arena, 465, 466, 467, 472
- Doliolaria, 470
- Doliolum*, 492
- Dollo I., 828
- Dolomedes triton*, 380
- Dolor, sentido del, 736
- Dominancia,
y conducta social, 774
y ecología, 812
y genética, 129
incompleta, 131
- Dondiego de noche, 131
- Down, John Langdon, 139
- Dracunculus*, 399
- Dreissena polymorpha*, 342
- Driesch, Hans, 113, 828
- Dromidia antillensis*, 403
- Drosophila melanogaster*, 19, 136-137, 148, 415. Véase también Mosca de la fruta
- Du Vigneaud, V., 841
- Dubois, Eugene, 622, 828
- Duclas,
digenéticas, 296
del hígado, 289, 827
del pulmón, 291-292
- Dugesia*, 285
- Dujardin, Félix, 823
- Duodeno, 711, 713
- Duración evolutiva, 209
- Dutrochet, R., 823
- Dysonia* sp., 424
- Dytiscus*, 418
- Ecdisiotropina, 423
- Ecdisis, 375, 394-396, 397, 422
- Ecdisona, 423, 749, 750
- Echinarachnius*, 465
- Echiniscus*, 442-443
- Echinococcus granulosus*, 293, 296
multilocularis, 293
- Echinoderes*, 310
- Echiurus, 437
- Ecoclina, 789
- Ecología, 615, 838
- Ecología. Véase también Ambientes
ciclos de nutrientes, 810-812
y comunidades, 812-814
definición de, 9, 804-805
niveles tróficos de, 808-810
y poblaciones, 814-819
producción y cadena alimenticia, 806-808
radiación solar y fotosíntesis, 806, 807
teórica, 831
- Ecosistema,
biótico, componentes del, 804
componentes abióticos del, 804
definición de, 804
- Ectocotilo, 347
- Ectodermo, 111, 121-122, 194
- Ectohormona, 835
- Ectoparásitos, 815
- Ectoplasia ferox*, 252
- Ectoplasma, 644
en *Ameba proteus*, 228
aparición de en el citoplasma, 218
y movimiento ameboide, 219, 644
en *Paramecium*, 234
y pseudópodos, 220-221
- Ectoproctos,
y Briozoos, 305, 320, 321
características de, 448-449
forma y función de, 449-451

- fouling, daño en los barcos por, 447
 como Lofoforados, 448
 Ectotermia, 668
 Ecuación logística, para el crecimiento de las poblaciones, 816-817
 Edelman, Gerald M., 844
 Edema, 685
 Efecto,
 Bohr, 701
 invernadero, 788
 de saturación, 66
 Efectores, neurales, 722, 729
 Efémora, 418
 Efemerópteros, 432, **433**
 Efira, 267
 Efrogstoma, 359
 Eggleton, C. P. y P., 834
 Egipto, esquistosomiasis en, 290
 Ehrlich, Paul, 831
 Eijkman, Christian, 829
 Eimeria, **230**, 231
 tenella, 231
 Einthoven, W., 830
 Eje,
 anteroposterior, 111
 derecha-izquierda, 111
 dorsoventral, 111
 Ejercicio,
 y ambientes fríos, 671
 y rendimiento cardíaco, 689
 Eláfidos, 568
 Eland, 621, 670
Elaphe obsoleta obsoleta, **566**
 Elasmobranquios, 511-514, 529
Elassochirus gilli, **403**
 Eldonia, **159**
 Eldridge, Niles, 170, 845
Electra pilosa, **450**
 Electrocardiograma, 830
 Electroencefalografía, 835
 Electroforesis, 837
 en gel, **176**
 proteica, 176-177
 Electrones y estructura de la materia, 852
 Elefantes,
 como animales domésticos, 621
 clasificación de, 628
 colmillo de, **707**, **708**
 como herbívoros, 613
 número de jóvenes, 618
 ritmo cardíaco en, 689
 trompa de como músculo hidrostático, 638
 Elefantiasis, 316
 Elementos,
 y estructura del material, 851-852
 formas en la sangre, 677-678
 genéticos móviles, 839
 Eleocitos, 362
Elephas maximus, 628
 Eleuterozoos, 472
 Elion, Gertrude B., 840
 Elton, Charles, 807, 809-810, 833
 Embarazo. Véase también Embrión
 hormonas humanas, 97-98
 y toxoplasmosis, 231
 Embiópteros, 429, **432**, **433**
 Embolo, 691
 Embriogénesis somática, 250
 Embriología, 103, 821, 822, 833
 Embrión. Véase también Desarrollo
 arcs branquiales de, **165**
 determinación del sexo en, 136
 división celular y desarrollo de, 60-61
 inducción de, 115-116
 polaridad de, 111
 soporte materno de, 91-92
 Emergencia, como propiedad de los sistemas vivos, 6
 Emerson, A. E., 849
 Emigración,
 control de la población por, 819
 distribución de las especies por, 796
 Emlen, S., 592
 Empédocles, 154
 Emúes, 597
Enallagma sp., **421**
 Encefalinas, 754
 Encefalitis, 708
 Encefalización, 728
 Encéfalo,
 anterior (prosencefalo), 730-731
 medio (mesencefalo), 729
Enchytraeus, 367
Encope,
 grandis, **466**
 micropora, **466**
Endamoeba, 228
 blatae, 228
 Enders, J. F., 839
 Enditos, 389
 Endocitosis, 52, 55-56
 de fase gruesa, 56
 mediada por receptores, 55-56
 Endocrinología, 746
 Endocutícula, 375, 394
 Endodermo, 111, 123-124, **194**
 Endoesqueleto,
 de Anfibios, 545
 de Condrictios, 510
 de Cordados, 485
 dermal, 455
 de Equinodermos, 456, 459, **466**
 como esqueleto rígido, 639
 de Vertebrados, 494-495, 504
 Endogamia, 175
 Endognatos, 433
 Endometrio, 95-96, 119
 Endonucleasas de restricción, 746, 844
 Endoparásitos, 815
 Endoplasma,
 en *Amoeba proteus*, 228
 aparición de en el citoplasma, 218
 y movimiento amebode, **219**, 644
 en *Paramecium*, 234
 y pseudópodos, 220-221
 Endopodio, 389, **391**
 Endorfinas, 755
 Endosomas, 217-218
 Endostilo, 491
 Endotermia, 602, 668
 Energía. Véase también Energía solar
 de activación, 56
 y carbohidratos, 26
 cinética, 64
 elástica, almacenamiento de, 652
 de los enlaces químicos, 64, 67-68
 y entrada de alimentos, 716
 específica nerviosa, 824
 y fotosíntesis, 43
 y leyes de la termodinámica, 10, 63-64, 824
 libre, 34-35, 64
 y pirámides ecológicas, **809**, 810
 potencial, 64
 recursos naturales presentes, 35
 recursos de para el origen de la vida, 34-35
 solar, y ecología, 805-807
 tendones y almacenamiento de, 652
 valor de los alimentos, 827
 Enfermedad. Véase también Plaga
 bubónica
 de Chagas, 227, 428
 por descompresión (buzos), 700
 genética, 148
 ick, en peces, 235
 de Lyme, 383, 621
 de Navidad (hemofilia B), 679
 del sueño, 827
 africana, 428
 Enganche quimiosmótico, 71
 Enjambramiento, 359
 Enlace,
 de alta energía, 67
 covalente, 854-855
 disulfuro, 28
 de hidrógeno, 23, 841, 854
 intermembrana, 640
 iónico, 852-853
 peptídico, 27
 químico, y estructura de la materia, 852-854
 Enopla, 299
 Enoplea, 316
 Enquistamiento, 224
 Enrollamiento, de las conchas, 333
Ensatina spp., **209**
Entamoeba, 228
 coli, 228
 gingivalis, 228
 histolytica, 224, 228, 234
Enterobius vermicularis, **314**, 315
 Enterocelia, formación del celoma, 113, 267-268
 Enteropneustos, 478-479
Entodesma saxicola, **340**
Entodinium, **236**, 237
 Entomología, 411
 Entoproctos, 305, 319-320, **321**
 Entrecruzamiento, genético, 87, 89, 137, 147, 836
 Entropía, 10, 43, 63-64
 Envenenamiento por plomo, del agua, 595
 Envoltura nuclear, 47
 Enzimas,
 y digestión, 709
 evolución de, 37
 fisiología celular y papel de, 65-66
 fosforilación en la activación de, 840
 hidrolíticas, 709
 y hormonas, 838
 de membrana, 713-714
 y metabolismo, 76-77
 pancreáticas, 713-714
 como proteínas, 29
 de Protozoos, 216
 regulación genética, 145
 Eoceno, evolución de los Mamíferos durante, 161, 606
 Eocitos, 40
 Eosinófilos, 678
Epheletia, 237
 Epicutícula, 375, 394, 635
 Epidérmico, como síndrome infeccioso, 818
 Epidermis. Véase también Dermis; Piel
 de Hidrozoos, 260
 de Invertebrados, 635
 de Mamíferos, 606
 de Platelminios, 285
 de ranas, 544
 sincitial, 306-307
 de Vertebrados, 495, 635
 Epidídimo, 94
 Epigénesis, 104-105
 Epinefrina, 760, 828
 Epipodio, 389
 Epistasis, 134
 Epistoma, 448
Epistylis, **233**
 Epitelio, 178-188, **189**, **190**, 735
 columnar, **189**
 cúbico, **189**
 escamoso, **189**, **190**
 estratificado, **190**
 olfativo, 533
 simple, **189**
 de transición, **190**
 Epíteto específico, 201
 Epítoca, 359
Eptatretus stouti, 505
Eptesicus, 626
 Equidnas, 607, 625
 Equilibrio,
 genético, 173-176
 de Hardy-Weinberg, 173-175, 831
 hídrico, en insectos, 418-419
 de la naturaleza, 816
 puntuado, 170, 845
 sentido del, 740
 Equinodermos,
 radiación adaptativa de, 472
 Equinoideos, 464-467, 472. Véase también Erizos de mar
 Equiura, 436-437
 Equivalencia nuclear, en el desarrollo, 113-114
 Era,
 Mesozoica, y extinción de los dinosaurios, 554, 563
 Paleozoica, y Amniotas, 553
 Eretizóntidos, 627
 Eritroblastos, 678
 Eritroblastosis fetal, 686
 Eritrocitos, 586, 677-678
 Erizos, 607, 625
 acorazonados, 465, **466**, 467
 de mar. Véase también Equinoideos
 características de, 456, 464
 clasificación de, 472
 como especie clave, 813
 forma y función de, 464-467
 formación de especies en, **7**
 reproducción de, 105-106
 Erlanger, Joseph, 833

- Escalofópos, 331, **332**, **350**, 351
 Escalada, y musculatura de los
 Insectos, 634
 Escalofrios en condiciones frías, 61
 Escamas,
 anillos anuales en peces, 527,
 529, **637**
 cicloideas, 515, 518
 ctenoideas, 515, 518
 ganoideas, 515, 517
 de patas de aves, 579
 de peces óseos, 515, **516**, **517**,
 637
 placoideas, 510, 512, **517**
 de Reptiles, 557, 636
 Escamosos, 561-562, 565-569, 571
 Escarabajo, 430
 ajedrezado, **412**
 bombardeo, 424
 buceador, 416, 418
 japonés, **412**, **428**
 pelotero, 425
 rinoceronte gigante, **414**
 vedalia, 429
 Eschenmoser, A., 845
 Escifistoma, 267
 Escifozoos, 257, 259, 265-267, 275
 Esciúridos, 627
 Escleractinia, 271
 Escleritos, 411
 Esclerocitos, 248
 Esclerosis múltiple, 680
 Esclerosponjas, 245, 248, 251
 Esclerótica, 741
 Esclerotina, 635
 Esclerotización, 635
 Escorpión, 380-381, **384**
 acuático, 416
 Escualeno, 521
 Esculpinas, 167, 792
 Esfeniscidos, 204
 Esfenisciformes, 597
 Esfenodontos, 569, 571
 Esferas ováricas, 318
 Esfingomanómetro, 692
 Esfinter,
 cardíaco, 711
 pilórico, 713
 Esliques, 562
 Esófago, 585, 711
 Espacio,
 extracelular, 186
 intracelular, 186
 Espátulas, 597
 Especiación, 165, 178-179
 alopátrida, 166-167
 no alopátrida, 167-168
 diversificada, 165
 simpática, 167-168
 vicariante, 166
 Especialización,
 de artrópodos, 374
 hemisférica, del cerebro, 731
 intracelular, de protozoos, 216
 Especie,
 ancestrales, 178, 201
 biológicas, concepto de, 208-209
 bosques tropicales y diversidad
 de, 791
 clasificación de, 207-210
 clave, 812-813
 criterio para el reconocimiento
 de, 165
 descendientes, 178-179
 desarrollo del concepto de, 822
 y factores quimiotácticos, 105
 hermanas, 167, 208
 multiplicación de, en la teoría de
 la evolución de Darwin, 14,
 165-168
 y niveles jerárquicos de la
 complejidad biológica, **6**
 en peligro, de mamíferos, 602
 procesos reproductores de, 7
 registro fósil y formación contra
 extinción de, 162
 y subespecies, 200
 típicas, concepto de, 207-208
 tipo de, 208
 Especificidad de enzimas, 66
 Esperma, 56, 82, 105-106
 Espermátidas, 89-90
 Espermatocto,
 primario, 89
 secundario, 89
 Espermatóforo, 539
 Espermátogénesis, 89-90
 Espermátogonia, 89
 Espermatozoos, **19**, 82
 Espículas,
 copuladoras, 313
 de Equinodermos, 456
 de Esponjas, 244
 silíceas, **249**
 Espinas, 456, 458
 Espinosillo, 767-768
 Espinosillo de tres espinas, 767-768
 Espiráculos, 417, 441, 695
 Espiral, **321**
 Espongílicos, 251
 Espongina, 245, 248, **249**
 Espongocele, 246
 Espongocitos, 248
 Esponjas,
 de agua dulce, 251
 calcáreas, 248, **249**
 características de, 244-245
 clasificación de, 241
 coralinas, 251
 córneas, 250
 y corrientes de agua, 242
 desarrollo de, 226
 digestión intracelular de, 708
 filogenia y radiación adaptativa
 de, 253
 forma y función de, 246-250
 fósiles de, **159**
 masivas, 244
 multicelularidad de, 241
 organización tejido-celular de,
 185
 reorganización celular de, 830
 vacuolas contráctiles de, 659
 vitreas, 248, 251-252
 Espora, 230
 Esporocisto, 288
 Esporogonia, 82, 222, 231
 Esporozoitos, 231-232
 Esporozoos, 223, 231-232, 238
 Esqueleto,
 apendicular, 641
 de aves, 579, 582
 axial, **124**, 641
 carbonado, de aminoácidos, 76
 de cefalaspídomorfos, 507
 de Esponjas, 248
 hidrostático, 261, 356, 370, 638
 humano, 642
 de mixines, 505
 de osteofitos, 515
 rígido, 638-639, 644
 de Tetrápodos, 533
 de tortugas, **560**
 Esquimales, dieta de los, 717
 Esquistosomiasis, 290-291
 Esquizocele, 356
 Esquizocelomados, 113, 196-197,
 325
 Esquizogonia, 22, 231
 Estación Biológica de Nápoles, 826
 Estación Biológica de Woods Hole
 (Massachusetts), 827
 Estado terrestre rojo, 539, 540
 Estados derivados de un carácter,
 201
 Estandarte, vexilo de pluma, 580
 Estatoblastos, 451
 Estatocistos, 263, 276-277, 393, 740
 Estatolitos, 393, 740
 Estenólagos, 584
 Estereoma, 459
 Esternón, 389
 Esteroides,
 anabólicos, 760
 gonadales, 95-96
 Estetes, 330
Estigena pardalis, **424**
 Estilo cristalino, 342
 Estímulo,
 y órganos de los sentidos, 734
 por señales, 767
 Estivación, 423
 Estómago, **397**, 585, 711
 Estómago tetracameral, 613
 Estorninos, 595
 Estradiol, 835
 Estratificación, de la vida en los
 bosques tropicales, 791
 Estrato córneo, 636, 638
 Estrecho de Bering y distribución
 de las especies, 798
 Estrellas de mar, **338** 461, 472.
 Véase también Asteroideos
 branquias de, 695
 características de, 455, 457
 cesta, **463**, **464**, 472
 clasificación de, 472
 desarrollo temprano de, **109**
 ejemplos de, **456**
 como especie clave, 812-813
 forma y función de, 457-463
 gastrulación en, 111-112
 depredación en, 270
 Estrés, y superpoblación, 818
 Estresípteros, 430
 Estribo, 533, 738
 Estrigiformes, 598
 Estro, 95, 616
 Estrobilación, 267
 Estróbilo, 267, 293
 Estrógeno, 86, 95-97, 641, *Véase*
 también Hormonas
 esteroides
 Estroma, 186
 Estructura,
 alfa-hélice de proteínas, 28
 análoga, 490
 cuaternaria, de las proteínas, 28
 homóloga, 490
 primaria, de las proteínas, 27
 secundaria, de las proteínas, 28
 terciaria, de las proteínas, 28
 Estruturiformes, 597
 Estuario, 784
 Esturión, **517**
 Etología, 766-768, 840. *Véase*
 también Conducta animal
 Eubacteria, 39
 Eucariote, 10
 clasificación de, 216
 en comparación con las células
 procarióticas, **40**, **46**
 componentes y función de las
 células de, 46-50
 emergencia de, 215
 regulación genética en, 146
 vida y evolución en la era
 Precámbrico, 39-41
 Eucelomados, organización
 corporal de, **305**
Eucidaris tribuloides, **465**
Eudendrium, 263
 Eufausiáceos, 402, 405
Euglena, spp., **10**, **11**, **81**, 210, 221,
 223
 oxyuris, 225
 viridis, 225-226
Euglypha, 220, **223**
Eumenes, 425
 Eumicetozoos, 237-238
Eunice viridis, **361**
Eupentacta quinquevittata, **469**
Euplectella, 249, 251
 Euploidia, 138
Euplotes, **215**, 216
 Euriptéridos, 378, 384
Eurycea longicauda, **541**
Eusthenopteron, 534, **535**
 Enterios, 625
 Evaginaciones, respiratorias, 695
 Everest, 586
 Evolución. *Véase también*
 Selección natural; Variación
 y Anfibio, 484
 de Artrópodos, 373
 de aves, 575-579
 de la biosfera y de los
 organismos, 786
 cambio como característica de
 la, 153
 y celoma, 324
 en comparación con las ciencias
 fisiológicas, 13-14
 de Cordados, 490-491
 desarrollo histórico de la idea de
 la, 154-158, 822
 de Equinodermos, 455
 y especialización de alimentos y
 alimentación, 704
 de Gasterópodos, **333**, **334**
 hipótesis de la larva de cordados
 de Garstang, 496-497
 de humanos, 622-624, 825, 828,
 829, 836
 de insectos, 433
 irreversibilidad de la, 828
 macroevolución,
 de Mamíferos, 601-606
 de la metamería, 354, 370
 microevolución, 172-177
 de modelos experimentales, 435
 de Moluscos, 326, **341**
 y multicelularidad, 241
 orgánica. *Véase también*
 Evolución
 de la pata de tetrápodos, 535

- de peces, **505**
 de peces espinosos, 515-516
 y período Cámbrico, 39, 41
 como propiedad de la vida, 4
 química, y origen de la vida, 34-37
 y reproducción asexual, 85
 sexual, 80-85
 de reptiles, 554-557
 del riñón de vertebrados, 661
 y segunda ley de la termodinámica, 10
 del sistema nervioso, 727-734
 en la Teoría de Darwin, 158-172, 825, 847
 teoría de la mutación de la, 829
 transformacional, 155
 variacional, 155
 de vertebrados terrestres, 533-538
- Excitadores sinápticos, 726
- Exclusividad química como propiedad de los sistemas vivos, 4
- Excreción,
 de aclomados, 283
 de agua, 665-667
 de Artrópodos, 378-379
 de Aves, 685-587
 de Ctenóforos, 277
 de la duela del hígado, 289
 de Equinodermos, 459
 de Hemicordados, 479
 y homeostasis, 659-661
 de Insectos, 418-419
 de lombrices de tierra, 363
 de Nemertinos, 299
 de Poliquetos, 359
 de Protozoos, 221
 renal, 825
 de sanguijuelas, 369
 de Tuberlarios, 286
- Exhibición, comunicación por, 778-779
- Éxitos, 389
- Exocitosis, 56
- Exocutícula, 375, 394
- Exoesqueleto,
 de Artrópodos, 375
 cuticular, 374-375
 como esqueleto rígido, 639
 de Protozoos, 216
 de Reptiles, 558
- Exones, 143
- Exopodio, 389, **391**
- Experimentos,
 en ciencias fisiológicas, 13
 de nucleación retardada, 113-114
- Expiración, y mecanismo de la respiración, 698
- Expresión de las Emociones del Hombre y de los Animales*, La (Darwin, 1872), 765, 766
- Exquistamiento, 224
- Exterorreceptores, 734
- Extinción, de las especies. *Véase también* Extinciones
 de Ammonoideos, 348
 de las Aves, 595
 y dinosaurios de la era Mesozoica, 554, 563
 y distribución animal, 794
 masiva, 177, 180, 846. *Véase también* Asteroides; Extinciones
- pérmica, 180, 435
 en el Pérmico, 435
 y tiempo geológico, 179
- Extremidades anteriores, de aves, 579, 582
- Extremo 3', 140
- Extremo 5', 140
- Fabricius de Aquapendente, 846
- Facies carioidea, 388
- Factor,
 del crecimiento, 840
 de necrosis tumoral (TNF), 682-683
 quimitáctico, especie-específico, 105
 Rh, 686, 837
 tisular, 747
 de la transcripción, 146
- FAD (flavín adenín dinucleótido), 65, 71, 73
- Fagocitos, 586, 680
- fijadores, 680
- móviles, 680
- Fagocitosis, 55-56, 222, 228, 680, 827
- Fagosoma, 222
- Fagotrofos, 221
- Faisanes, 597, 817
- Falaropo, 598
- Falconiformes, 597
- Falsificación, de hipótesis, 13
- Faringe,
 en anémonas de mar, 270
 y aparato respiratorio de vertebrados, 495, 698
 en ascidias, 491
 en aves, 585
 y canal alimentario, 710
 perforada, 485
 en tiburones, 513
- Fascículo atrioventricular (o de His), 690, 828
- Fascículos, 645
- Fasciola hepatica*, 288
- Fasciolaria*, 334
- Fasciolopsis buski*, 292
- Fásmidos, 313
- Fecundación,
 desarrollo de, 104-107
 externa, 527
 fertilicina en, 832
 historia del concepto, 826
 interna, 554, 557-558
 y meiosis, 82
 y protozoos, **223**
- Félidos, 627
- Fenotipos, 129-130, **132**, 148
- Fermentación alcohólica, 74
- Feromonas,
 y conducta social en las abejas, 426
 control biológico de insectos por las, 429
 desarrollo del concepto de las, 835, 842
 en mariposas, 421, 777
 y quimiorrecepción, 734
 como señales químicas en los insectos, 425
- Fertilidad, potencial de, 171
- Feto, 21
- Fibras,
 cinetocóricas, 60
 gigantes, 836
 gruesas, 651
 lentas, 651
 de mielina, 725
 musculares, 285
 del músculo, 645-646
 preganglionares, 732
 de Purkinje, 690
- Fibrina, 678
- Fibrinógeno, 678
- Fibrosis, 685
- quística, 173
- Fiebre,
 del agua roja de Tejas, 302, **382**, 383, 828
 amarilla, 708
 de Las Rocosas, 383, 621
 tifoidea, 428, 621, 831
- Fijación del nitrógeno, 811
- Filamentos,
 gástricos, 266
 intermedios, 50
 septales, 270
- Filarias, 316
- Filo,
 límites arquitectónicos del arquetipo ancestral, 184
 subdivisiones mayores del Reino Animal, 212-213
- Filogenia,
 de acelomados, 300
 de Anélidos, 370-371
 de Artrópodos, 383
 caracteres taxonómicos y reconstrucción de, 201-202
 de Cnidarios y Ctenóforos, 278-279
 de Cordados, **487**
 de Crustáceos, 403
 definición de, 14
 y descendiente común, 162
 de Equinodermos, 471-472
 de Esponjas, 252-253
 de Hemicordados, 472
 homología y reconstrucción filogenética, 162-164
 de Insectos, 430, 433
 de Lofóforados, 452
 de Mesozoos, 244
 de Moluscos, 348-351
 ontogenia y recapitulación, 164-165
 de Protóstomos menores, 443-444
 de Protozoos, 237
 de Pseudocelomados, 320, **321**
 y secuencia del DNA, 845
- Filoplumas, **580**, 581
- Filopodio, 220, 398
- Filosea, 220, **229**, 238
- Filtración glomerular, 662
- Filtrado, y función renal, 662
- Filtradores, 338
- Filtros alimentarios ciliados, 319
- Findley, G. W. M., 836
- Fila de peines, 276, **277**
- Fischer, Emil, 828
- Fisher, Ronald A., 835, 849
- Fisiología, ciencia de la. *Véase también* Célula, fisiología de la comparada con las ciencias evolutivas, 13-14
 definición, 8
- de esponjas, 249
 de la metamorfosis de los insectos, 422-423
- Fisión,
 binaria, 82, 222, **223**, 235, **236**
 múltiple, 82, 222
 en Protozoos, 222-223
- Fiske, C. H., 834, 835
- Fitófagos, 415
- Fitoflagelados, 224-227, 237
- Fitomastigóforos, 224, 237-238
- Fitoplancton, 794
- Flabellina iodinea*, 337
- Flagelados coloniales, hipótesis de, 242
- Flamencos, 584, **585**, 597
- Flectonotus pygmaeus*, **538**
- Flegelo, 50-51, 218, 225, **645**
- Fleming, Alexander, 835
- Flemming, Walther, 826, 829
- Florey, H., 835
- Flotabilidad neutra, 521
- Fluido tisular, 188
- Fluidos,
 alimentos en, 708
 corporales, composición de, 677
 internos,
 circulación de, 686-694
 composición de, 676-678
 homeostasia y prevención de hemorragias, 678-679
 intercelulares, 676
 mecanismos de defensa del cuerpo, 679-686
- Flujo contracorriente, 696
- Focas, 614, 628
- Focha, 597
- Fol, Hermann, 826
- Folículo, 95
 ovárico, 822
- Folidotos, 627
- Fonoproducción, 425
- Fonorrecepción, 425
- Foraminíferos, 160, 228, 230
- Ford, C. E., 842
- Forma corporal polizoica, 293
- Formación del Humus Vegetal a través de la Acción de las Lombrices de Tierra*, La (Darwin), 362
- Formica*, 425
- Foronídeos, 448-449
- Fosa de las Filipinas, 455
- Foseta ciliada, 297
- Fosfágeno, 834
- Fosfatasa alcalina, 714
- Fosfatos, 856
- Fosfoanhídrido, 67
- Fosfocreatina, 834
- Fosfolípidos, 27, 51-52
- Fosforilación, 840
- Fosforilación oxidativa, 71-72
- Fósiles,
 de anfibios, 835
 de Artrópodos, 376
 de aves, 575-576, 579
 cambio y registro evolutivo de, 153
 de las conchas cercanas al lago Turkana, 170
 datación por radiocarbono, 838
 definición de, 158
 y distribución de especies, 794
 de la era Precámbrica, 39, 839

- y estratos geológicos, 822
y evolución de vertebrados, 501
de foraminíferos, 230
guía, 160, 480
de homínidos, 623
de la información filogenética, 203
de Insectos, 430
interpretación del registro de, 158, 160
y macroevolución, 177
de Moluscos, 326, 344, 349
de Onicóforos, 441, 444
en el período Cámbrico, **159**, 832
de primates, 62
de Pterobranquios, 480
de reptiles diápsidos, 561
y tendencias evolutivas, 160-162
y teoría de la deriva continental, 798
- Fotóforo, 402
Fotofructoquinasa, 77
Fotoperíodo, 754, 834
Fotorrecepción y visión, 741-743
Fotosíntesis, 842
y ciclos del carbono, 800-801
desarrollo del concepto de la, 822
y energía de los enlaces químicos, 43
y energía solar, 805, **806**
evolución bioquímica de la, 37
y evolución de los eucariontes, 215
como fuente de oxígeno, 34
e hidratos de carbono, 25
y primera ley de la termodinámica, 10
- Fototaxis, 235
Fotótrofos, 221, 705
Fóvea central, 587-588, 742
Fox, Sidney, 36-37
Fragmentación, proceso reproductor por, 83
Frailecillos, 598
Franklin, Rosalind, 141
Frecuencia alélica, 172
Frigáneas, 430
Fructosa, 25
Frugívoros, **610**
Fuentes hidrotermales, Fuerza,
de empuje, y natación de los peces, 520
lateral, 520
reactiva, 520
- Fuligo*, **229**
Fulmar(es), 597
Fumarel, 597
ártico, 590-591
Furca caudal, 384
- Galactosa, 25
Galambros, R., 838
Galeno, 675, 821
Galeocerdo, 511
Galeopithecus, 625
Galileo, 634, 642
Galliformes, 597
Gallínula, 598
Gallo de las praderas, **594**
Galvani, L., 823
Galvanotaxis, 235
- Gametogénesis, 89-90
Gametos, 81, 87-89, 232
Gammaglobulina, 681, 844
Gammarus, 402
Ganglio, 723
cerebral, 364
nervioso, 319, 492, 723
subesofágico, 393
supraesofágico, 393
Ganso, 593, 597, 767, 771
de cabeza barrada, 586
del Canadá, **771**
Garganta de Olduvai (Tanzania), 160, 832
Garrapata, 381-384, 622, 721
de los bosques, **381**
Garrod, Archibald E., 831, 848
Garstang, Walter, 496, 835
Garzas, 598
Gases nerviosos, 726
Gasser, H. S., 834
Gasterópodos, 331-337, 349, 351
Gástrico, molino, 397
Gastrina, 754, 761
Gastrocitos, 309-310
Gastrodermis, 260-261
Gastrolitos, 394
Gastrozooides, 263, 265
Gastrulación, 111-112
diploblástica, 112
triblástica, 112
- Gato, doméstico, 621, 627, 651
genética del color en, 135
montés, 621
variegado, 135
Gaviales, 570
Gaviiformes, 597
Gaviota, 597, 767, 773-774
argéntea, 767
reidora, **597**
- Gecos, 562
Gekko gecko, **562**
Gemación, 82
Gemas, 250
Gemelos, 99, **100**
dizigóticos, 99, **100**
humanos, 98-99
idénticos, 99, 100
monozigóticos, 99, **100**
siameses, 99
- Generación espontánea, doctrina de, 32-33, 825
- Género. Véase también Determinación de la expresión genética durante el desarrollo, 116-117
regulación de, 145-146
- Genes, 200
alélicos, 87
comunes, 172, 804
homeóticos, 116, 846
saltadores, 839
supresores del tumor, 149
- Genética, y ácidos nucleicos, 29
almacenamiento y paso de la información, 140-147
de la anemia falciforme, 700
de anticuerpos, 681
del cáncer, 149
caracteres ligados al sexo, 831
del comportamiento, 769-770
elementos móviles, 826
- experimentos de Mendel en, 128-133
del factor Rh, 686
historia de la ciencia de la, 222, 830
medida de la variación en las poblaciones, 176-177
de poblaciones, 172-177, 830
de la recepción del olor, 736
y teoría cromosómica de la herencia, 16-20
teoría genética, 139
variación fenotípica, 147
- Genotipos, 129-130
- Geología. Véase también Teoría de la Deriva Continental
y distribución de las especies, 794
especiación y extinción a través del tiempo geológico, 178-179
historia de los conceptos de, 822, 823
y registro fósil, 160
- Geómidos, 627
Geospiza fortis, 813-814
Geotaxis, 235
Germovitelario, 307
Gerris, 414
Gessemia, 273
Gestación, período de, 616-619
- Giardia lamblia*, 227
Gibones, **205** 615, 626
Gilbert, W., 845
Gilman, Alfred, 844
Gimnofiones, 537-539, 550
Ginnell, Joseph, 833
Giraffa camelopardalis, **774**
Girínidos, **24**, 411
- Glándulas, androgénicas, 396
antenales, 375, 393, 660
apocrina, 608
de la baba, 472, 505
bulbouretrales, 94
calcíferas, 362
coaxales, 375, 379
digestivas, 460
ecrinas, 608
endocrinas, 747, 750-753
exocrinas, 747
del gas, 521
gástricas, 307
lacrimalas, 533
mamarias, 602-603, 609
maxilares, 375, 393
de Mehlis, 290
del moco, 544
del olor, 608
paratiroides, 757
pedias, 307
pineal, 754, 842
pituitaria, 95, 396, 748, 750, 834, 841
protorácicas, 422
rectal, 513, 715
repugnatorias, 410
de la sal, 587, 659
salivales, 307, 710
sebáceas, 609
de la seda, 379
del seno, 395
serosa, 544
subneural, 492
- del sudor, 608
timo, 843
de la tinta, 347
tiroides, 831
verde, 393
vitelógena, 294
- Glicerol, 26
Glicina, **27**
Glicolisis, 70-71, 74
anaerobias, 73, 74, 650
Glicoproteína, 51-52
Globigerina, **229**, 230
Globina, 700
Globulinas, 678
Glóbulos rojos de la sangre, 677-678, **679**
Glomérulo, 478-479, 662
Glotis, 698
Glottidia, 451
Glucagón, 760-761
Glucocorticoides, 759-760
Glucógeno, 26, 649, 825
Gluconeogénesis, 759
Glucosa, 25, **26** 54, **73** 664
Glucosuria, 834
Glutación, 262, 270, 833
Gnatostomados, 283, 299-300, 824
Gnatostomúlidos, 301
Goldblatt, M., 836
Goldschmidt, Richard, **15**
Goldstein, J., 845
- Golgi, aparato de, 48, 827, 829
Camillo, 827, 829
Golondrinas, 590, 594
Gónadas, 82-83, 136
Gonadotropina, coriónica humana (HCG), 97
de la pituitaria, 96
- Gonangio, 263
Gondwana, 798, **799**
Goniobasis, 336
Gonionemus, **264**
Gonóforos, 265
Gonoporos, 389
Goodall, James, 844
Gopherus, **796**
Gordius, 317
Gorgas, William C., 830
Gorgojo, 430
de la castaña, **431**
Gorgonia ventalina, **273**
Gorgonocephalus, 464
eucnemis, **464**
Gorgonorrhynchus, 297
Gorilas, 297, **622**, 626. Véase también Primates
- Corrión, 772, 776
casero, 595
migrador de cabeza blanca, 591, 772
- Gould, Stephen Jay, 170, 177, 845, 846, 850
- Gradiente de concentración, 52
iónico, 54
Grado, de zona adaptativa, 204
- Gradualismo, fenotípico, 169
filético, 170
poblacional, 169
en la teoría de la evolución de Darwin, 14-15, 168-170
en la teoría del uniformitarismo de Lyell, 155

- Graham, Thomas, 825
 Gran Barrera de Arrecifes (Australia), 274-275
 Gran Intercambio Americano, 800, 801
 Gran tiburón blanco, 511
 Grandes lagos, contaminación de, 792-793 y lampreas, 509
 mejillones Zebra en, 342
 origen de en el Pleistoceno, 792
 Granos de paramilo, 225
 Grant, Peter y Rosemary, 814
 Granulocitos, 678
 Granuloreticulosa, 223, 229, 238
Grapsus grapsus, 403
 Grasa, 26-27, 75, 713
 insaturadas, 26
 marrón, 716
 neutra, 26
 saturada, 26
 Grassé, P. P., 849
 Griffin, D., 838
 Griffith, F., 835
 Grillos, 93, 425, 429, 768, 776
 Groenlandia, fósiles de anfibios en, 534
 Gruiformes, 598
 Grupos, distinguible, más pequeño, como especies, 207
 hermano, 207
 monofiléticos, 486
 parafiléticos, 206-207, 486, 557
 sanguíneos, 685-686, 818
 sanguíneos AB0, 685-686
 tróficos, 611
 Guanina, 140
 Guanosina trifosfato (GTP), 71
 Gudernatsch, J. F., 832
 Guepardo, 174-175, 650
 Guerra del Golfo Pérsico (1991), 275
 Guillermo de Occam, 822
 Guisante, de jardín, 128-129, 132, 137
 Gurdon, John, B., 849
 Gusana (Nereidos), 358, 361, 638, 760
 Gusano(s), 311-316, 427, 428
 árbol de navidad, 248, 357
 de los barcos, 326, 339, 343-344
 barbudos, 438
 cacahuete, 436
 de cerdas, 355
 del corazón, 316
 cuchara, 437
 escamosos, 360-361
 flecha, 477. Véase también Quetognatos
 de fuego, 360
 de las mazorca de maíz, 428
 marinos, 36-437
 nemertinos, 108, 111, 185
 pelo de caballo, 317
 pergamino, 361
 planos, 185, 196, 301, 659-660, 727. Véase también Platelminios
 plumero, 361, 706
 de seda, 412
 segmentados. Véase Anélidos
 vesiculosos, 295
 Gusto, sentido del, 734-736
- Gyrodactylus*, 292
- Hábitat. Véase también Ambiente de aves, 575
 de Cnidarios, 256
 definición de, 803
 y etología, 766
 lénticos, 792
 lónticos, 792
 de Moluscos, 335-336
 de peces óseos, 522
 de ranas, 543-544
 Habitación, 770-771
 Hadrosaurio, 160, 564
 Haeckel, Ernst, y conceptos de simetría, 229, 828
 definición de ecología, 804
 esquema del árbol de la vida de, 15
 hipótesis de los flagelados coloniales, 242
 y ley de la biogenética, 164
 y sistema de clasificación, 210, 825
Haemelia rubra, 275-276
Haementeria, 367
ghilianii, 368
 Halcones, 587-588, 597
 Haldane, John B. S., 33, 830, 836
 Hales, Stephen, 692, 822
Halichondrites, 159
Haliclona loosanoffi, 250
Haliotis, 334, 336
rufescens, 334
 Hall, Marshall, 823
Hallucigenia, 159
Halobates, 411, 414
 Halterios, 414
 Hamilton, W. D., 844
 Hanson, J., 841
 Hanström, B., 834, 836
 Haplodiploidia, 84, 316
Haplopharynx spp., 286
 Hardy, Godfrey H., 831
 Harris, G. W., 834
 Harrison, Ross G., 122, 830
 Hartridge, H., 838
 Hartsoeker, Niklass, 104
 Harvey, William, 80, 104, 675, 821, 847
 Hasler, A. D., 526
 Hatschek, B., 825
 Hawai, especiación de las moscas de la fruta en, 166
 Hayes, W., 838
 Hebra complementaria de DNA, 141
 Hebras antiparalelas de DNA, 14
 Heider, K., 848
 Heinroth, O., 831
 Heitz, E., 836
Helicobacter pylori, 712
 Helicoplacones, 473
Helicoplacus, 471
Heliothis zea, 428
 Heliozoos, 223, 228-230, 238
Helix aspersa, 176
Heloderma suspectum, 565
 Hemeritina, 700
 Hemicordados, características de, 478
 clasificación de, 476
 Enteropneustos, 478-480
- filogenia de, 481
 Pterobranquios, 480-481
 radiación adaptativa de, 481
 Hemipteros, 430, 432, 433
 Hemisferio, cerebral, 587
 derecho, del cerebro, 731
 izquierdo, 731
Hemissenda, 337
 Hemo, 700
 Hemocela, 390-391, 441, 687
 Hemocianina, 700
 Hemofilia, 136, 679
 Hemoglobina, 28, 700, 829
 Hemolinfa, 393, 687
 Hemorragia, 569
 Hemostasis, 678-679
 Hemozoína, 231
 Hench, P. S., 759, 836
 Henderson, Lawrence J., 848
 Hendidura, branquial, 478-479, 490, 522
 cefálica, 297
 sináptica, 648, 725
 Hennig, Willi, 206
 Herbicidas, 595
 Herencia. Véase también Genética de características adquiridas, 154-155
 concepto del núcleo como base de, 827
 control nuclear de la, 825
 cuantitativa, 134, 822
 intermedia, 131
 leyes de Mendel de la, 129-133
 ligada al sexo, 136-137, 679, 831
 Mendel y teoría de la, 16-20, 825, 830
 particular, 17
 poligénica, 134
 como propiedad de los sistemas vivos, 7-8, 127
 Hermafroditas secuenciales, 84
 Hermafroditismo, 84, 329
Hermodice carunculata, 360
Herrerasaurus, 563, 564
 Herrerillo, 584
 Hertwig, Oskar, 826, 848
 Hertwig, R., 828
 Herviboros, y cadena trófica, 807, 808
 definición de, 705
 Insectos como, 415
 Mamíferos como, 610, 613
 mecanismos de alimentación de, 707-708
 origen de, 41
 Peces como, 524
 Herzog, R. O., 833
Hesperonoea advenator, 360
 Hess, Walter R., 839
 Heterocronía, 165
 Heterodontos, 610
 Heterópteros, 430
 Heterosis, 526
 Heterostracos, 498
 Heterótrofos, y energía solar, 705
 eucariontes como, 41
 y orígenes de la vida, 37-38, 836
 papel de, en los ecosistemas, 805
 primarios, 37-38
 Protozoos como, 221
 Heterozigosis, 129, 174
- Hetrocentrotus mammillatus*, 465
 Hexacorales, 268, 275
Hexactinellida, 249 251-252
 Heymans, Corneille, 834, 835
 Hialosponjas, 251-252
 Hialuronidasa, 90, 838
 Hibernación, 423, 543-544, 671
 Hibridación, 166-167
 Hibridoma, 684, 845
 Híbridos, 166-167
 Hidra, 81, 260
 Hidrantes, 263
 Hidrocaule, 263
 Hidrocéfalo, 729
 Hidroceles, 462
 Hidrófidos, 568
 Hidroideos. Véase también Hidrozoos
 colonias de, 262-263
 ectoproctos e identificación de, 449
 como ejemplo de Cnidarios, 256
 gimnoblásticos, 263
 polimorfismo en, 258
 simbiosis en, 257
 Hidrolasas, 709
 Hidrólisis, 24, 67, 74-75, 709
 Hidroporo, 456
 Hidroriza, 263
 Hidrosfera, 787
 Hidróxido sódico, 855
 Hidrozoos, 257-265, 275, 279
 Hielo, enlaces de hidrógeno del, 23
 Hierba de tortugas, 275
 Hígado, de Aves, 585
 células del, 45
 desarrollo del, 123
 formación del glucógeno por el, 825
 de peces cartilaginosos, 513
 Hilabitados, 626
 Hílicos, 542
 Hill, A. V., 833
 Himen, 95
 Himenópteros, 426, 430
 Hiperlipemia, 664, 760, 834
 Hiperparasitismo, 416
 Hipersensibilidad, e inflamación, 685
 inmediata, 685
 retardada (DTH), 685
 Hipócrates, 821
 Hipodermis, 312, 635
 Hipófisis, 750
 Hipopótamos, 628
 Hiporraquis, 580
 Hipostoma, 260, 381
 Hipotálamo, 396, 730, 750, 753
 Hipotermia adaptativa, 671
 Hipótesis, científica, 12
 de los cilios sincitiales, 242
 de la evolución de la larva de cordados de Garstang, 496
 de la gástrica del ancestro de los metazoos, 826
 de un gen, una enzima, 139
 del gradiente axial, 831
 de los lugares de discriminación de los tonos, 739
 de Lyon, 135
 del microtúbulo móvil, 218
 de la onda viajera, del oído, 841

- de Roux-Weismann, 113-114
Hippospongia, 251
Hipsibius, 351
Hiraxes, 628
Hirudíneos, 367-369, **370**, 371
Hirudínidos, 370
Hirudo medicinalis, 368, **369**
His, Wilhelm, 828
Histamina, 736, 831
Histología, 187, 824
Histonas, 40, 143
Hitchings, George H., 840
Hjort, J., 831
Hofmeister, W., 824
Hogeboom, G. H., 839
Holley, Robert W., 842
Holocefálico, 515, 529
Holometábolo, **432**
Holoturoideos, 455-456, 467-469, 472, **473**
Holtfreter, J., 838
Holtz, P., 839
Homalozoos, 471, **473**
Homarus americanus, **397**, **403**
Hombre de Java, 622
Homeobox, 116-117
Homeodominio, 117
Homeostasis,
 agua y regulación osmótica, 655-659
 desarrollo del concepto de, 654, 825
 y estructuras excretoras en invertebrados, 659-661
 e hipotálamo, 730
 hormonas y regulación del calcio en, 758
 y migración, 574
 y regulación de la temperatura, 667-672
 y riñones de los artrópodos, 660-661
 de los vertebrados, 661-667
Homeotermia, 601, 602, 668, 671
Hominidos, evolución de, 623-624, 825, 829, 834, 842
Hominoideos, 626
Homo,
 erectus, 622, 624
 habilis, 623
 sapiens, 623, 626, 825
Homodontos, 610
Homología, 162-164, 201, 824
Homoplasia, 201
Homópteros, 430, **432**, 433
Homozigotos, 129
Hongos,
 y clasificación de Protozoos, 237
 evolución y características de, 10
 como insecticidas, 429
Hooke, Robert, 44, 822
Hopkins, Frederick, 830, 833
Hormigas, 425-427, 430, 734 **816**
 león, 430
 tejedoras, **427**
Hormona. Véase también Sistema endocrino
 y actividad enzimática, 838
 adrenocorticotropa (ACTH), 748-749, 751-752, 759, 836
 antidiurética, 665, 666-667, **752**, 753
 cerebral, 423, 749
 comunicación entre células y órganos, 722
 del crecimiento (GH), 751, **752**
 definición de, 747
 y ecdisis en Crustáceos, 395-396
 no endocrina, 754-755
 esteroidea, 27, 748, 751, 759.
 Véase también Estrógeno; Testosterona
 estimulante del tiroides (TSH), 751, **752**
 folículo-estimulante (FSH), 96, 751, **752**
 gastrointestinal (GI), 761
 de glándulas endocrinas de Vertebrados, 750-762
 gonadotropina-liberadora (GnRH), 96, 751, 754
 de Insectos, 423
 de Invertebrados, 749
 juvenil, 423, 749, **750**
 liberadora, 753
 de tiotropina (TSH), 756
 luteinizante (LH), 96, 751, **752**
 mecanismos de acción, 747-750
 melanóforo-estimulante (MSH), 752
 de la muda, 395, 423, 749, **751**
 muda-inhibitoria, 395
 paratiroidea (PTH), 641, 757
 peptídica, 748, 761
 de la reproducción de Vertebrados, 95-99
 tiroidea, 755-756, 757
 tiotropina-liberadora (TRH), 756
 trópica, 751
Hörstadius, S., 837
Hospedador,
 definitivo, 288
 final, 288
 intermediario, 389
Hounsfield, G. N., 845
Houssay, Bernardo A., 834
Hoyer, B. H., 844
Hubel, D. H., 844
Huesos,
 compacto, 640
 endocondrales o de reposición, 639-640
 esponjosos, 640
 hormonas y minerales en, 757
 neumatizados, 582, **584**
 pélvicos, 603
 como sistema de soporte, 639-640
 y tejido conjuntivo, **191**, 189
Huevo(s), 56, 105-107. Véase también Amnióticos;
 Oogénesis; Óvulo; Yema
 amiticos, 307
 diploides, 308
 amnióticos, 557-558, 579, 659
 con cáscara, 554, 557
 ectolecíticos, 284
 endolecitos, 284
 holoblásticos, 107-108
 isolecitos, 107
 meroblásticos, 109
 mesolecíticos, 108-109, 539
 míticos, 307
 haploides, 308
 telolectitos, 109
Humanos,
 alimentación de, 584
 almacenamiento de energía en los tendones de, **652**
 aparato reproductor femenino, 94-99, **100**
 masculino, 93
 bacterias en el colon de, 715
 y cadena trófica, 808-809
 cantidad de cromosomas de, 842
 cerebro de, 729, 731
 clasificación de, 598, 626
 composición sanguínea de, **677**
 comunicación con otras especies, 779
 copépodos como huéspedes para parásitos de, 399
 corazón de, **690**
 defectos genéticos y mutaciones, 138-139, 148
 desarrollo de, 118-120, **124**
 y desarrollo partenogenético espontáneo, 84
 desnutrición en, 717
 determinación sexual en, 134-136
 dientes de, **707**
 duelas del hígado en, 289-290
 esqueleto de, **642**
 evolución de, 622-623, **624**
 y exposición a la luz solar, 638
 glándulas adrenales de, **758**
 glándulas del olor de, 609
 glándula pituitaria de, **751**
 herencia poligénica en, 134
 infecciones por pentastómidos en, **440**
 influencia de en otros mamíferos, 602, 621-622
 e Insectos, 427-429
 nacimiento de, 594
 nematodos en, 313-314
 ojo de, **741**
 olfato como sentido, 735
 oreja de, **739**
 piel de, **636**
 población de como crisis global, 704, 718, 816-819
 regulación de la temperatura en, 671
 respiración en, **698**
 segmentación rotacional en, 110
 sensibilidad ultravioleta de la visión de, 588
 sistema linfático de, **694**
 nervioso autónomo de, **733**
 urinario de, **663**
 sociobiología y comportamiento de, 767
 taxonomía de, 204, **205**, 206
 temperaturas altas y regulación osmótica en, 658
 tenias en, 295
 tragar en, 711
 y venenos de serpientes, 598
 visión del color en, **743**
Humor,
 acuoso, 742
 vítreo, 742
Hunter, John, 822
Hurwitz, J., 843
Huxley, A. F. & H. E., 647, 841
Huxley, Julian, 837
Huxley, Thomas Henry, 207, 210, 576
Hyalophora cecropia, **431**
Hyla cinerea, **542**, **550**
Hydractinia milleri, **257**
Hylaella, 402
Hylobates, 626
Hyman, Libbie, 216, 454, 849
Hyphae, 10
Hypsurus caryi, 628
Hyracoidea, 628
Hyla versicolor, **547**
Ichthyomyzon, 509
Ichthyophthirius, **236**, 237
Ichtyostega, 534, **535**
Ictiosauria, 571
IgA, IgD, IgE, IgG, IgM, 681
Iguanas, 562, 668
 marinas, 562
Impala, **179**
Implantación retardada, de blastocitos, 617
Impronta, 771-772, 832
Impulso nervioso, 723-724
Inarticulados, 451
Incremento de la producción de calor, 670
Incubación, de huevos, 579, 594
Indicador, 598
Inducción,
 embrionaria, 105, 115-116
 primaria, 115
 secundaria, 115
Infarto de miocardio, 691
Inflamación, 685, 759
Infraciación, 233
Infundíbulo, 693, 750
Ingenhousz, J., 822
Ingeniería genética, 146-148, 760
Ingram, V. M., 842
Inmigración, distribución por, 796
Inmunidad,
 antígenos de los grupos sanguíneos, 685-686
 y citoquinas, 755
 desarrollo del concepto de, 816
 hipótesis de la regulación del antiidiopático de, 845
 e inflamación, 685
 innata, 679-680
 respuesta inmunitaria adquirida, 680-683
Inmunoglobulinas, 681
Inmunología, 121, 681, 684
Inmunosupresión, 680
Insecticidas, 428-429, 595, 726, 749
Insectívoros, 611-613, 615, 625
Insectos. Véase también Artrópodos; Unirrámeos
 alimentación de, 708
 aparato digestivo de, **710**
 árbol, **424**, **427**, 430
 audición en, 737
 beneficiosos, 427-429
 características de, 411
 cladograma de, **431**
 clasificación de, 385, 429-430
 comportamiento en, 424-427
 comunicación en, 425
 control biológico de, 428-429
 coordinación neuromuscular de, 420
 defensa en, 424
 diapausa en, 423-424

- distribución de, 411
 ectognatos, 433
 con escamas, 430
 estructura corporal de, 411-413
 excreción de, 418-419, 660-661
 filogenia y radiación adaptativa de, 430, 433
 hoja, 430
 inserciones musculares de, 634
 locomoción en, 414-415
 metamorfosis y desarrollo de, 421-423
 músculos del vuelo de, 646
 número de, 408
 nutrición de, 415-417
 ojo de, **741**
 órganos de los sentidos de, 419-420
 palo, 429
 perjudiciales, 427
 pupa y estado adulto del ciclo vital de los, **9**
 ranas y control de, 542
 respiración de, 695
 y salud pública, 427-429
 sistema circulatorio de, **688**
 endocrino de, 749
 nervioso de, 419, 726-727
 reproductor de, 93
 Inspiración, y respiración, 698
 Instintos, de Protozoos, 216. *Véase también* Comportamiento
 Insulina, 664, 747, 760-761, 833, 841
 Intensidad, del tono, 740
 Interacción,
 ambiental, como propiedad de los sistemas vivos, **9**
 génica, 134
 de poblaciones, 814
 Intercambio,
 capilar, 693
 gaseoso, en insectos, 417-418
 en pulmones y tejidos corporales, 699
 Interfase, de la división celular, 56
 Interferón, 143, 682, 836
 Interleuquinas, 682
 Intermuda, 422, **750**
 Interneuronas, 722
 Interorreceptores, 734
 Intestino. *Véase también* Intestino grueso; Intestino delgado
 delgado, 713-714
 grueso, 715
 de lombriz de tierra, 362
 de peces, 513
 y proceso digestivo, 712-716
 Intolerancia a la lactosa, 714
 Intrones, 139, 143
 Introvertido, 436
 Invaginaciones respiratorias, 111, 695
 Invertebrados,
 composición de la sangre en, 677-678
 como depredadores, 815
 esqueletos, hormonas y sistema endocrino en, 749
 estructuras excretoras y homeostasis en, 659-661
 músculos de, 646
 sales y equilibrio hídrico en marinos, 655-656
 sistemas reproductores de, 92
 tegumento de, 635
 Investigación,
 de anticonceptivos, 97
 y controversia con los derechos de los animales, 18
 dimensiones zoológicas, 3
 médica, uso de animales en la, 18
 ranas y biomedicina, 542
 Iones,
 bicarbonato, 677, 856
 cloro, 376
 magnesio, 677
 Iridióforos, 545, 637
 Iris, de ojo, 741
 Irritabilidad, como respuesta neuronal ante el estímulo ambiental, 9, 722
 Islas,
 de Cabo Verde, 157
 Comores, 519
 Galápagos,
 Darwin y el viaje del *Beagle*, 155-157
 iguana marina de, **562**
 población y caza de la tortuga gigante, 773
 radiación adaptativa de los pinzones de Darwin, 168, **169**, 813-814
 Reserva de los Recursos Marinos de, 512
 Pribilof (Alaska), 614
 Islotes de Langerhans, 760, 826
 Isogametos, 223
 Isópodos, 401-402, 405
 Isópteros, 426, 429, 433
Isospora, 231
 Isótopos,
 y estructura de la materia, 851-852
 radiactivos, 45, 833, 837, 852
 Istmos, y distribución de las especies, 798, **799**, 802
Isurus, 511
 Ivanov, A. V., 842
Ixodes, 383
 Jabalí, 707
 Jackson, D., 845
 Jacob, François, 146, 843
 Jacobs, P. A., 842
 Jalea real, 426
 Jamaica, arrecife de coral de, 466
 Jancke, W., 833
 Japón, y comercio ballenero, 602
 Jarra, 606, 669
 Jarvik, Erik, 534
Jaymoytus, 839
Jenneria pustulata, **336**
 Jennings, Herbert, S., 830
 Jerarquía,
 de las decisiones del desarrollo, 104-105
 del niño, 163-164, 202
 de organización como propiedad de los sistemas vivos, 4-6
 social de dominancia-subordinación, 833
 Jeringas de mar, 491
 Jerne, N. K., 842, 845
 Jirafa, 774, **816**
 Johannsen, W., 139, 831
 Johanson, Donald C., 622-623
 Joven precoz, 579, 594
 Jugo,
 gástrico, 712
 pancreático, 713
 Julio (J), 23n
Julus, 410
 Jurásico, y tectónica de placas, 798
 Jurine, C., 838
 Kala-azar, 827
 Kandel, E. R., 770-771
 Katz, Bernard, 841, 844
 Keeton, W. T., 592
 Keilin, D., 832
 Kendall, Edward C., 832, 836
 Kendrew, J. C., 842
 Kettlewell, H. B. D., 841
 Khorana, H. G., 844
 King, Thomas J., 114, 840
 Kinorrincos, 310
 Kiwi, 163, 597
 Koala, **38**, 625
 Köhler, G., 845
 Kölliker, Albrecht, 847
 Kolreuter, J. G., 822
 Koning, P., 837
 Kopec, S., 835
 Kornberg, Arthur, 841
 Korschelt, E., 848
 Kossel, Albrecht, 827
 Kovalevski, A., 825
 Kramer, Gustav, 591, **592**, 840
 Krebs, Hans, 69, 836
 ciclo de, 69-71, 73, 836
 Krill, 404, **706**, 794
 Krogh, August, 833
 Krumbach, T., 848
 Küchenmeister, G. F. H., 825
 Kühne, Willy, 826
 Kuenthal, W., 849
 Kunkel, H., 845
 Kwashiorkor, 718
 Laberinto, del oído, 393, 738, 740
 Laberintomorfos, 208
 Labio,
 mayor, 95
 menor, 95
 Lábridos, 84
 Laceración pedal, 271
 Lacertilias, 571
 Lack, David, 168, 813-814, 849
 Lactantes, 715
 Lactasa, 714
 Lactógeno placentario humano, 98
 Lactosa, 27, 714
 Lagartos,
 Anfisbénidos suborden de, 565
 clasificación de, 571
 cola de látigo, 85
 comportamiento y regulación de la temperatura en, **10**, 668
 de cristal, **565**
 fósiles de, 561
 Saurios suborden de, 562, 565
 tegumento de, **637**
 vermiforme, 561, 565
 Ladena, 548, 738
 Lago,
 Clearwater (Canadá), **119**
 Turkana, 170
 Lagomorfos, 627
 Laguna, 368
 Lamarck, Jean Baptiste de, 154-155, 162, 164, 823, 847
 Lamarckismo, 154-155
 Lamellae, 341, 522
Lamellisabella, **439**
 Lamela nerviosa, 317
Lampetra, 507
tridentatus, 509
 Lampreas,
 clasificación de, 486, 529
 ojo y visión de la, 549
 y organización corporal de los primeros vertebrados, 497-498, 835, 838
 Petromyzontes, grupo de, 507-510
 relaciones evolutivas de la, 504
Lampsilis ovata, **344**
 Lancetas. *Véase también* Anfioxo, 486, 493
 Landsteiner, Karl, 829, 837
 Langerhans, P., 826
 Langley, John N., 833
 Langosta, 408, 429, 707
 Langosta espinosa, **403**
 Lankester, R. R., 825
 Lapas, 336
 Laringe, 546, 698
Larus atricilla, **597**
 Larva. *Véase también* Metamorfosis
 ammocete de lamprea, 497-498
 de Cefalaspídomorfos, 507
 cidipode, 277
 cipris, 400
 de Equinodermos, **463**
 equinopluteus, 467
 gloquidio, 343, **344**
 kentrogon, 400
 migradora visceral, 314
 de mosquito, **422**
 pilidio, 297
 plánula, 257
 tornaria, 480
 trocófora, 325-326, 329
 velígera, 326, 329
 Larváceos, 491, 493
 Latencia, en insectos, 423-424.
Véase también Hibernación
 Laterita, 791
Latimeria, 518, 837
chalumnae, 519
Latrodectus mactans, 380
 Laurasia, 798, **799**
 Laveran, C. L. A., 827
 Lavoisier, Antoine, 822
 LD₅₀ (dosis letal media), 569
 Leaky, Mary D., 842
 Leche, digestión de la, 819
 Lecitina, 27
 Lederberg, J., 838, 841
 Ledidósteo, 518
Leidyopsis, **222**
Leishmania, 227
 Leishmaniasis, 227
 Lek, 594
 Lemingo, 620-621, 818
 de collar, **620**
 Lemnisco, 318

- Lémur, 622, 625
volador, 625
Lengua, 710, 735
Lenguaje,
y conducta social, 776
por señas americano, 779
León, **613, 616**
marino, 628, 775
de montaña, 612
Lepidópteros, 430
Lepidosauros, 554, 557, 571, **578**
Lepisosteus, 518
Lepospondilo, **536, 537**
Leptocéfalo, 525
Leptophis abaetulia, **566**
Leptosynapta, 467, **468**
Leptus americanus, 608
Lerner, A. B., 842
Leuckart, Rudolph, 827
Leucochloridium, 292
Leucocitos, 55, 219, 674-678
Leucocromía, 607
Leuconia, 249
Leuconoides, 247
Leucosolenia, 246, **247, 250**
Levan, A., 842
Levi-Montalcini, Rita, 840
Lewis, Edward B., 846
Lewis, G. Edward, 835
Lewontin, Richard C., 850
Ley,
biogenética, 164, 824
de Cope del aumento filético,
186
Leyes físicas, y vida, 8-10
Libby, Willard F., 838
Libellula pulchella, **423**
Libélula, 418, **423, 429**
Liberador, estímulo del
comportamiento, 767
Libinia, 403
Liebre,
de mar, 337, 770-771
nival, 607, 621, 627, 816
variable, 607, 621
Ligamento,
autosómico, 137-138
genético, 318
Ligandos, 56
Ligia, 401
Lillie, Frank R., 832
Limax, 220
Limenitis archippus, **424**
Limícolas, 589-590, 698
Limnoscelsis, **535**
Limulus, 377, 830
Lince, **621, 816**
Línea,
germinal de las células, 86
primitiva, 112
Z., 548
Lineus, 299
longissimus, 297
Linfa, 188, 692
Linfocitos, 682
B (células B), 682
T (Células T), 681-682
T citotóxicos (CTL's), 683
Linguatula, **440**
serrata, 440-441
Lingula, 451
Linneo, Carolus, 200-201, 622, 822,
847
Linterna de Aristóteles, 467
Lipasa pancreática, 713
Lípidos,
y bioquímica, 27
en la dieta, 716
y fisiología de la célula, 74-75
Lipmann, Fritz A., 838
Lipocromos, 581
Líquido,
interno extracelular, 676
intersticial, 186, 677
Lirios de mar, 470, 472
Lisanfibios, **536, 537**
Lisosomas, 49, 839
Lisozima, **5, 66**
Lissomyema, 438
Litosfera, 787
Littorina, 336
Llama, 621
Lobo, 627, **671**
de Tasmania, 625
Lobopodios, 219
Lobosos, **229, 238**
Lóbulo,
anterior, 751
intermedio, 751
óptico, 587
Localización citoplasmática, 105,
114
Locomoción. Véase también
Movimiento
de anémonas de mar, 270
de Cefalópodos, 345-346
de Cnidarios, 256
de Ctenofóros, 276
de Hidrozoos, 261-262
de Insectos, 414-415
de Nemertinos, 298
de paramecio, 234-235
de Peces, 519-521
de Pelecípodos, 340
de Plelmintos, 285
como propiedad de los sistemas
vivos, 8-9
de Protozoos, 216-221
de serpientes, 567
de *Volvox*, 226
Locus, 87
Loeb, Jacques, 829, 833
Loewi, Otto, 833
Lofocitos, 248
Lofoforados,
Braquiópodos, 451
características de, 448
clasificación de, 448
Ectoproctos, 449-451
Foronídeos, 448-449
radiación adaptativa y filogenia
de, 452
Lofóforo, 448, 451
Lohmann, K., 835
Loligo, 344
Lombrices de tierra, 197, 361-366,
638
Lophius piscatorius, 524
Lorenz, Konrad, 766-767, 733, 840
Lorenzini, órganos ampulares de,
512, **513**
Lorica, 307
Loricíferos, 310, 320
Loris, 622, 626
Loros, 585 598
Loxodonta africanus, 628
Loxosceles reclusa, 380
Loxosoma, 319
Loxosomella, 319
Lu, P., 845
Luciérnagas, 421, 425, **426, 430**
Lucy (primer homínido), **623**
Ludwig, C., 824, 826
Lumbricus terrestris, 362-365
Luminiscencia, de Ctenóforos, 278
Lungshgaard, E., 834
Luz,
(cavidad), 709
visible, 805
y radiación ultravioleta,
por daño genético, 143, 149
efectos nocivos de, 638
y origen de la vida, 33, 35
y poblaciones de anfibios, 543
y visión en las aves, 588
Lyell, Charles, 155, 168, 823, 847
Lygiusquilla, 397
Lyon, Mary, 135
Lytechinus, 465

Macaca, 626
MacArthur, Robert, 814, 844, 849
Maccabeus, 311
MacCullum, F. O., 836
Machrochaetus, 311
MacLeod, C. M., 839
MacLeod, J. J. R., 761, 833
Macracanthorhynchus
hirudinaceus, 318-319
Macrobionus, 442
hufelandii, **443**
Macrocheira, 374
Macrodadidos, **309**
Macroevolución, 172, 177-180
efecto de, 178
Macrogametos, 227, 231
Macrómeros, 250
Macromoléculas, complejo
organización estructural de, 4
Macronúcleo, 218, 232-234
Macroscélidos, 625
Macrotermes bellicosus, **427**
Madrepórito, 456, 458
Magendie, F., 823
Magnetita, 592
Malacosoma, 426
Malacostráceos, 388-389, 401-404,
405
Malaria, 231-232, 427, 708, 827,
829, 830
cerebral, 231
crecimiento poblacional y
epidémico de, 818
estructura celular y concepto de,
825
período de incubación de, 231
teoría germinal de, 823
Malatién, 719
Malófagos, 429, **432, 433**
Maipighi, Marcello, 692, 822
Maltasa, 713
Malthus, Thomas R., 157, 171, 847
Maltosa, 25-26, 710
Mamíferos,
alimento y alimentación de, 610-
612
aparato respiratorio de, 697-701
árticos, adaptación de, 607, 667-
668. Véase también
Regulación de la
temperatura
características de, 602-603
clasificación de, 489, 602, 625-
626
corazón de, 688-689
y extinción masiva en el
Cretácico, 180
fósiles, 669
gastrulación en, 112
hipotermia adaptativa en, 671
influencia humana en otros, 621-
622
masticación en, 707
migración de, 613-615
oído de, **739**
origen y evolución de, 602-606
óvulo de,
pelo y evolución de, 601
perisodáctilos, 628
placenta y desarrollo temprano
de, 118-121
placentarios, 618
poblaciones de, 619-621
regulación de la temperatura en,
669-671
reproducción de, 616-619
segmentación rotacional en, 110
sistema circulatorio en, **688**
digestivo de, **612**
tegumento, 606-609, 636
territorio y área de inspección
de, 619
visión del color de, 637, 743
vuelo y ecolocación de, 615-616
Manatí, 627
Mandibulados, 388, 404
Mandíbulas, 388, 441
Mandrill, 58-59, 312
Mangold, Hilde, 103, 115-116
Mantis religiosa, **413, 429**
Manto, 325-326, 328, 338, 491
Manubrio, 263
Mar,
de Azov, 279
de los Sargazos, 526
Negro, 278
de Tetis, 798
Marasmo, 717
Marcapasos del corazón, 124, **192,**
690, 830
Marea roja, 225
Mares polares, productividad de
los, 794
Margarita de mar, 471-472
Margulis, Lynn, 41-42, 51
Marinas externas, 697
Mariposas, 417, 424, 430
atracción sexual química en, 777
clasificación de, 430
cola de golondrina, **431**
comportamiento de, 737-738,
7676
control endocrino de la muda en,
750
y feromonas, 421, 777
gitana, 428
de mar, 337
melánica, **12**
monarca, **9, 415, 421, 424**
oído de, 737-738, 767
piezas bucales de, 417
selección natural y melanismo
en, 12-13, 153, 841
tigre, 421
virrey, **424**

- Marlin, 519
Marmota monax, 672
 Marmotas, 627, **672**, **708**
Marrella splendens, **159**
 Marsh, George P., 847
 Marsopa, 627, 729
 Marsupiales, 617-618, 625, 798.
 Véase también Canguro;
 Opossum
 Marsupio, 625
 Martillo (malleus), 738
 Martin, A. J. P., 838
 Martín pescador, 588, 594, 598
 de collar, 598
 Masa,
 atómica, 851
 celular interna, 110
 visceral, 328-329, 340
 Mast, S. O., 834
 Mástax, 307
 Masticación, 707
 Mastigóforos, 224-227, 237-238
 Mastocitos, 683
 Matriz, 188
 nuclear, 47
 Matthaei, J. H., 843
 Matthew, W. D., 848
 Maupas, E., 828
 Maury, Matthew F., 847
 Maxan, A., 845
 Maxilar, 388
 Maxilópodos, 398-400, 405
 Maxin H. S., 838
Mayomyzon, 839
 Mayr, Ernst, 14, 166, 169, 208, 849
 McCarthy, B. J., 844
 McClean, D., 838
 McClintock, Barbara, 835, 839
 McClung, Clarence E., 134, 829
 Mecanismo neural, de
 comunicación, 722
 Mecanismo de presión, de aves,
 584
 Mecanorrecepción, 419, 736-740
 Mecópteros, 430
 Medawar, P., 736
 Medicina,
 historia de la, 821
 veterinaria, investigación usando
 animales, 18
 Medida, unidades de, en el estudio
 microscópico, 35n
 Médula, 730, 759
 adrenal, 760-761, 826
 espinal, 504, 728
 Medusas, 256, 258-259, 265-267.
 Véase también Medusae
 de agua dulce, 263-264
 forma de, 258
 hábitat de, 256-257
Megaceryle alcyon, 598
Meganyciphanes, **402**
Megaptera novaeangliae, **627**
 Meiosis,
 aneuploidia, 138
 descripción de, 82
 división nuclear de las células
 germinales productoras de
 gametos, 87-88
 gamética, 223
 intermedia, 223
 y protozoos, 223
 y reparto independiente, 133
 y reproducción asexual, 56
 sobrecruzamiento durante, **138**,
 148
 zigótica, 223
 Mejillón cebra, 338, 342
 Mejillones, **338**
Melagrina, 326, 338
 Melanina, 545, 581, 637-638
 Melanóforos, 545
Melanoplus sp., **412**
 Melatonina, 754, 842
Melithaea, spp., **273**
Melongen, 334
 Membrana,
 basilar, 739
 corioalantoidea, 118
 extraembrionaria, 118
 de fecundación, 106
 fetal, 603
 nictitante, 594
 plasmática, 46-47, 51-56, 836
 tectorial, 548, 739
 timpánica, 533, 548, 738
 undulante, 233
 Membranelas, 233
Membranipora, 233
 Memoria, y cerebro, 731
 Mendel, Gregor, 16-19, 128-133,
 137, 171-172, 825, 847
 Meninges, 728
 Menopausia, 641
 Menstruación, 616, 755
 Mente inconsciente, 731
 Menten, M., 832
Meoma, **466**
 Mercaptanos, 735
 Merostomatos, 376-377, 392
 Merozoitos, 230-231
 Merriam, C. H., 828
 Meselson, M., 842
 Mesencéfalo, 729
 Mesénquima, 827
 Mesenterio, 270, 324, 356
 Mesocela, 448
 Mesodermo, 111, 124, **194**, **197**, 283
 Mesoglea, 261
 Mesohilo, 247
 Mesonefros, 661
 Mesosoma, 448
 Mesotocina, **752**
 Mesozoos, 242-244
 Metabolismo,
 aerobio, 69, 650
 anaerobio, 69
 aparato de Warburg, para el
 estudio del, 834
 dirección del, 76-77
 hormonas de, 755-756
 de lípidos, 74-75
 y origen de la vida, 37-38
 oxidativo, evolución bioquímica
 del, 38
 como propiedad de los sistemas
 vivos, 8
 de proteínas, 75-76
 regulación de la temperatura y
 ajustes en, 669
 Metacele, 448
 Metacercaria, 288
 Metaestro, 617
 Metafase, de la división celular, 60
 Metagénesis, 814
 Metamerismo, 197, 354-356, 369
 Metamorfosis,
 de Artrópodos, 375-376
 de Ascidias, **492**
 de Asteroideos, 462-463
 control hormonal de la, 749, **750**
 de Crustáceos, 394
 y desarrollo indirecto, 108
 de Equinodermos, 455
 hemimetabola, **422**, **423**
 holometabola, 422
 de Insectos, 421-423, 836
 de ranas, 542, 832
 Metanefridio, 660
 Metanefridios, 286, 326, 329, 363
 Metanefros, 661
 Metano,
 átomos de hidrógeno de, **854**
 origen de la vida, 34, 36
 Metasoma, 448
 Metaterios, 625
 Metazoos,
 en comparación con Protozoos,
 217
 complejidad estructural de, 186
 componentes extracelulares del
 cuerpo de, 186-187
 hipótesis de la gástrica como
 ancestro de, 826
 Mesozoos, 242-244
 orden de, 242
 Plazoos, 244
 Poríferos, 244-253
 Metchnikoff, Elie, 827
 Meteoritos, y atmósfera
 primigenia, 34. *Véase también*
 Asteroideos; Cometas
 Método,
 científico, 2, 12-13
 comparativo, en ciencias de la
 evolución, 14
 de cultivo de tejidos, 122, 820
 hipotético-deductivo, 12
 de los isótopos marcadores, 834
 radiométrico de datación, 160
 Mezcla o herencia cuantitativa, **17**,
 134
 Michaelis, Leonor, 66, 831
 Michel, H. V., 846
 Microdepredadores, 815
 Microevolución, 172-177
 Microfilaria, 316
 Microgametos, 227, 231
 Microhábitat, y regulación de la
 temperatura corporal, **10**
Microhydra ryderi, 264
 Micrómeros, 250
 Micrómetro (gm/m), 35n
 Miconema, 230
 Micronúcleo, 232-234
 Microorganismos, y cadena trófica,
 808
 Micropilo, 250
 Microscopio,
 electrónico, 44, **45**
 de barrido, 44
 y estudio de la célula, 44-46
 luminico, **45**
 Microspora, 239
Microstomum, 287
 Microtúbulos, 49-50, 59
 Microvellosidades, 47, 51, **189** 713
 Mielga, 512, **513**
 Mielina, 723
 Miembro. *Véase también*
 Apéndices, Patas
 de Anfibios, 539
 desarrollo de, 124
 pentadáctilo, 641
 de Reptiles, 556-557
 de Vertebrados como ejemplo
 de homología, 162
 Miescher, F., 826
 Migración,
 de Aves, 574-575, 590
 y bosques caducos, 790
 y equilibrio genético, 175-176
 de Mamíferos, 613-615
 de ranas y sapos, 550
 Miledi, R., 844
Millepora, **264**, 274
 Miller, J. F. A., 843, 845
 Miller, Stanley, 33, 35-36
 Milpiés, 385, 410
 Milstein, Cesar, 845
 Mimica,
 batesiana, **424**
 como defensa en los insectos,
 424, 825
 Minerales, en la dieta, 716
 Mineralocorticoides, 759
 Mínimos requerimientos, ley de
 los, 824
 Minkowski, O., 760, 828
 Minot, G. R., 834
 Mioceno, y evolución de los
 homínidos, 623
 Miocitos, 247
 Miofibrillas, 192, 647
 Miofilamentos, 647
 Miómeros, 520
 Miosina, 49, 644, 647
 Miracidio, 288
 Miriápodos, 385, 409, 430, **431**
 Mistacocáridos, 399, 405
 Mitchell, Peter, 433
 Mitochondria, 41, 49, 146, 839, 840
 Mitosis,
 y división celular, 56-61
 y número de cromosomas, 87
 en Protozoos, 222-223
 Mixines, 486, 505-507, **508**, 529
 Mixozoos, 239
Muemiopsis, spp., **276**, 278
 Moas, 579
 Modelo,
 de los filamentos deslizantes,
 647-648
 del mosaico fluido, de la
 membrana celular, 52, 845
 Mofeta, 735
 Molares, 610, 707
 Molde,
 de barro, 228, **229** 237
 de DNA, 149
 Moléculas
 definición de, 851
 geometría del agua, 7
 glucosa, **25**
 orgánicas, 25-29
 procesos reproductivos de, 7
 síntesis prebiótica de pequeños
 organismos, 35-36
 Molleja, 362, 585, 711
 Molusco(s),
 alimentación de, **706**
 ancestral hipotético, **327**, 349
 Bivalvos, 337-344
 características de, 325-326
 Caudofoveados, 330
 Cefalópodos, 344-348

- clasificación de. 325, 329-330, 351
 cromatóforos de. 637
 filogenia y radiación adaptativa de. 348-350
 Gasterópodos. 331-337
 Monoplacóforos. 330
 músculos de. 646
 Poliplacóforos. 330-331
 segmentación en. 109
 sistema nervioso de. 727
 Solenogastros. 330
 tegumento. 635
Monanchora unguifera. 252
 Monedero de sirena. 514
 Monera. 39
 Mono.
 araña. 626
 aullador. 626
 capuchino. 626
 macaco. 773
 rhesus. 626
 Monod, Jacques. 146, 830
 Monoestrico. 617
 Monofilia. 203-204
 Monogamia. 772
 estacional. 593
 Monogeneos. 284, 292, 296
 Monogonontos. 308
 Monoicos. 84, 250, 326
 Monoplacóforos. 330, 348-349, 351
 Monos. *Véase también* Primates
 aulladores rojos. 622
 clasificación de. 626
 y comunicación. 779
 evolución de. 623
 del Nuevo Mundo. 623, 626
 del Viejo Mundo. 623, 626
 Monosacáridos. 25
 Monotremas. 118, 617, 625
 Monóxido de carbono. 701
 Monstruo de gila. 565
 Montgomery, T. H., 829
Montrastrea.
 annularis. 248
 cavernosa. 271
Mopalia muscosa. 331
 Morenas. 3, 524
 Morfología.
 comparada. 203
 de los organismos, de las especies. 208
 Morgan, Thomas Hunt. 136-137, 831, 848
 Morris, S. Conway. 320
 Morsas. 628
Morus bassanus. 592
 Mosca.
 casera. 417, 427
 escorpión. 430
 fósil de. 158.
 de la fruta. 116, 117, 166, 415, 741. *Véase también*
 Drosophila melanogaster
 gasterófila. 429
 de mayo. 421, 429
 de la piedra. 418, 423, 429, 433
 tsé-tsé. 227, 428
 verdadera. 430
 Mosquitos.
 Culex. 232, 422
 enfermedades transmitidas por los. 231-232, 427, 708
 larvas de. 418, 422
 y malaria. 231-232, 427, 708
 como parásito. 708
 piezas bucales de. 416, 417, 708
 Motilidad, en el canal alimentario. 709
 Motivación, en la conducta animal. 837
 Movimiento.
 de acordeón. 567
 ameboide. 51, 644, 834
 de animales. *Véase también*
 Locomoción
 browniano. 823
 ciliar y flagelar. 544-645
 muscular. 645-652
 periódico, de las especies. 796
 rectilíneo. 567
 Muda. *Véase también* Ecdisis;
 Metamorfosis
 en Artrópodos. 375
 de Aves. 581
 estacional en mamíferos. 607
 de *Homarus americanus*. 397
 y hormonas de invertebrados. 749, 751
 Muerte negra. *Véase también* Plaga
 hubónica
 Muflón. 774
 Mulder, J., 824
 Muller, Herman. 835
 Müller, Johannes. 824, 847
 Mullis, Kary B., 846
 Multicelularidad, emergencia de. 241
 Multiplicación.
 contracorriente. 666
 de las especies, en la teoría de la evolución de Darwin. 15, 165-168
 Murciélagos. 615-616, 625, 737-738, 839
 de cola libre. 626
 brasileño. 615
 de la fruta. 625
 pardo. 625
 pequeño. 616, 625
 pelo plateado. 615
 peludo. 615
 rojo. 615
Murex. 336
 Múridos. 627
 Murphy, M. W. P., 834
 Murray, Joseph. 831, 843
 Musaraña(s). 613, 625, 689
 arborícolas. 625
 Musculatura. 709
 esquelética.
 complejo de excitación-contracción en vertebrados. 650
 estructura y función de. 192, 645
 estructura molecular de los miofilamentos gruesos y delgados de. 648
 organización de. 647
 somitos musculares del embrión humano. 124
 Músculo.
 blanco. 651
 del brazo. 312
 cardíaco. 192, 645-646, 689
 ciliados. 741-742
 directos del vuelo. 414
 estriado. 192, 375, 645-647
 extensores. 392
 fibrilar. 312, 646
 flexores. 392
 hidrostáticos. 638
 indirectos del vuelo. 414
 involuntario. 192
 liso. 192, 645
 longitudinales. 306, 317
 rojos. 651
 sarcoplásmico. 312
 segmentarios. 485
 y sistema muscular.
 ácido láctico y contracción del. 831
 de anémonas de mar. 270
 de Anfibios. 545-546
 de Artrópodos. 375
 ATP y contracción del. 837
 de Aves. 584
 de Crustáceos. 392
 desarrollo de. 124
 en la división celular. 60
 escala y poder relativo de. 634
 de Insectos. 420
 locomoción por la contracción del. 256
 modelo de contracción de filamentos deslizantes. 828
 y movimiento animal. 644-652
 de peces Teleosteos. 519
 de Plelmintos. 285
 de Pseudocelomados. 306
 como tejido conjuntivo. 189
 subepidérmicos. 307
 supracoracicoide. 582
 Mustélidos. 627
 Mutaciones, genéticas. 148, 829, 837, 842
 Mutaciones genéticas. 148
 Mutagénesis. 846
 Mutágenos químicos. 149
 Mutualismo. 217, 270, 805, 806
 simbiótico. 261, 834
Mycale laevis. 248
Myenia. 251
Myotis lucifugus. 616, 625
Myrmica. 424
Mytilus.
 californianus. 813
 edulis. 338
Myxine glutinosa. 505, 508
 Nandú. 597
 Nu. 179
 Nacimientos múltiples. 98-99
 NAD (nicotinamida adenina dinucleótido). 65, 70
 NADH. 70-72
Nais sp.. 367
Naja flava. 569
Nanalaricus mysticus. 310
Nannopterum harrisi. 579
 Nanómetro (nm). 35n
Narceus americanus. 410
 Narinas internas. 697
Nasalis. 626
 Násico. 626
 Natación, como locomoción. 519-521
 Nathans, D., 843
 Nativos americanos, y bisontes. 602
 Nauplius. 394
 Nautiloides. 348
Nautilus. 329, 344-346, 348
 Navaja (bivalvo). 339
 Navegación. *Véase también*
 Murciélagos: Migración
 de Aves. 690, 842
 de Peces. 526
 Neanderthal, hombre de. 622, 624, 825
Necator americanus. 314-315
Nectalia. 265
 Necton. 793
Nectonema. 317
Necturus maculosus. 541
 Neddham, John T., 32
 Nefridio. 660
 Nefridioporo. 363
 Nefridios. 355-356, 441
 Nefrona. 586, 662, 823
 Nefrostoma. 329, 363, 660
 Neher, Erwin. 845
 Nematocisto.
 como característico de
 Cnidarios. 256-257
Nematodinium. 741
 Nematodos. 196, 304, 311-316
 intestinales. 314, 315
 Nematomorfos. 317
 Nemertinos. 196, 301
 características de. 296-297
 clasificación de. 283
 forma y función de. 297-299
Neoceratodus forsteri. 518, 519
 Neocerebro. 603
 Neocórtex. 602, 731
 Neo-Darwinismo. 17, 172
 Neognato. 597
 Neón. 852
Neopilina. 330, 348
 Neopterigios. 517-518
 Neópteros. 432
 Neornites. 579, 596
 Neotenina. 423
Nephrops norvegicus. 320
Nereis. 358-360, 707
 diversicolor. 360
 virens. 357
 Nervio.
 acelerador. 690
 conectivo. 364
 craneal. 495, 557
 eferente. 722, 727-728
 radial. 458, 461
 vago. 690
 Neumatóforo. 264
 Neumostoma. 335
 Neuroglía. 193, 723
 Neurohipófisis. 752
 Neuromastos. 512, 737
 Neuronas. 193, 722-725
 aferentes. 722, 727-728
 intermedias. 742
 postsinápticas. 725-726
 presinápticas. 725
 Neuropéptidos. 754-755
 Neuropodio. 360
 Neurópteros. 430
Neurospora. 139
 Neurotoxinas. 569
 Neurotransmisores. 725
 Neutrófilos. 678
 Newport, G., 825

- Nicho,
ecológico, 803, 813-814, 833
fundamental, 813
reconocido, 813
- Nicolle, Charles, J. H., 831
- Nicolson, G. L., 845
- Nido, de aves, 593-595
- Ninfa. *Véase también* Larva:
Metamorfosis
acuática, 418, 422
- Nirenberg, Marshall W., 843
- Nivel,
de organización celular, **185**,
186, 242
tisular, **185**, 186, 255, 276
trófico, 808-809
- No direccionalismo, 155
- No disyunción, 139
- Noctiluca, 225
- Nódulo,
linfático, 694
de Ranvier, 725
del seno, 690
senoatrial, 124
- Nomenclatura binominal, 200
- Nomeus, 265
- Norepinefrina, 732, 760, 839
- Norteamérica, grandes biomas de,
789
- Notocorda, 476, 485, 489, 639
- Notopthalmus viridescens*,
540
- Notopodio, 360
- Notostráceos, 398, 404
- Nucleasas, 714
- Nucleido, 39
- Núcleo,
de átomo, 832
de célula, 306, 308-309
vesicular, 217
- Nucleolo, 47, 217-218
- Nucleoproteína, 826, 827
- Nucleótidos, 7, 29, 140
de pirimidina (NADP), 805
- Nuda, 278
- Nudibranchios, 270, **325**, 337
- Nueva Zelanda, tuátaras de, 569
- Nuez de mar, 193, 276
- Numbats, 625
- Número,
atómico, 851
diploide, 87
haploide, 87
monosómico de cromosomas,
139
- Nüsslein-Volhard, Christiane,
846
- Nutria de mar, 457, 622
- Nutrición. *Véase también* Aparato
digestivo; Alimentación
holozoica, 221-222
de Insectos, 415-417
de Oliguetos, 362
de Poliquetos, 359
de Protozoos, 216-217, 221-222
y requerimientos dietéticos, 716-
718
de sanguijuelas, 367-368
de Tuberlarios, 286
- Nutrientes esenciales, 717
- Nuttal, George H. F., 830
- Nyctiphructus*, **556**
- Nyctotherus*, 236
- Nymphon* sp., **377**, 378
- Obelia*, 260, **262**, 263
- Obesidad, 75, 716
- Obreras, en colonias de insectos,
426, **427**
- Oceanografía, 826
- Océanos. *Véase también* Orificios
hidrotermales
y biosfera, 793-794
y cadena trófica, 809
como fuente de oxígeno, 809
- Ocelo, 263, 287, 307, 741
- Ochoa, Severo, 841
- Ochotona princeps*, **626**
- Octocorales, 268, 272-273, 275
- Octópodos, 348
- Octopus dofleini*, **325**
- Odonatos, 429, **432**, 433
- Odontocetos, 627
- Odontóforo, 327
- Odontogriphus*, **159**
- Oenothera lamarckiana*, 829
- Ofiuras, 455, 463-464, 472
- Ofiuroideos, 455, 463-464, 472, **473**
- Oído,
de aves, 579, 587
interno, 587
medio, 587
de ranas, 548-549
y sentido del oído, 737-740, 839.
Véase también Oreja
- Ojo,
compuesto, 394, 420
de Crustáceos, 393-394
de Insectos, 420, **741**
de Maxilópodos, 398
de Moluscos, 325
de rana, 548-549
relajado, 549
en reposo, 549
simples, 379
de Vertebrados, 741
- Olfato, sentido del, 734-736
- Oliguetos, 361-367, **370**, 371
de agua dulce, 366, 367
- Olor, y navegación de los peces,
526
- Omaso, 613
- Ommatidios, 393, 741
- Omnívoros,
definición de, 795
mamíferos como, **610** 613
peces como, 524
- Omura congrua*, **421**
- Oncogenes, 149, 846
- Oncomelania*, 290
- Oncomiracidio, 292
- Oncorhynchus*, 526-528
- Oncosferas, 295
- Ondulación lateral en serpientes,
567
- Onicóforos, 383, 436, 441-442, 445
- Ontogenia, 164-165
- Oocineto, 231
- Oocito, 105
primario, 90
secundario, 90
- Oogénesis, 89-91, 105
- Oogonia, 90
- Ooquiste, 230-231
- Ootipo, 290
- Opabinia*, **159**
- Opalinasa, 238
- Oparin, Alexander I., 33, 836
- Opérculo, 258, 332, 515, 622
- Operón, modelo del, 146, 843
- Ophioderma*, 464
- Ophiotrix*, **464**
suensoni, **252**
- Ophisaurus* sp., **565**
- Ophiura*, 464
- lukeni*, **463**
- Opiliones*, 381
- Opistaptor, 292
- Opistobranquios, 336-337
- Opistognathus macrognathus*, **527**
- Opistosoma, 378, 439
- Opossum, 208, **618** 625, 798. *Véase*
también Marsupiales
- Opsina, 742
de los conos, 743
- Opsonización, 683-684
- Orangutanes, 207
- Orchestia*, 396, 402
- Oregonia*, 403
- Orejas, 603
- Organismos,
autótrofos, 37, 38, 41, 705, 805
definición de, 804
niveles jerárquicos de
complejidad biológica, 6
procesos reproductivos de, **7**
- Organización,
complejidad jerárquica como
propiedad de los sistemas
vivos, 4-6
componentes extracelulares del
cuerpo de los metazoos,
186-187
corporal hexámera, 268
octómera, 268
y estructura corporal, 193-197
jerarquía de la complejidad
animal, 185-186
órgano-sistema, **185**, 186, 283
protoplasmática, **185**, 186
tejido-órgano, 185, 186
de los tejidos celulares, **185**, 186
y tipos de tejidos, 187-193
- Organizador primario, 103, **116**
- Órgano. *Véase también* Corazón;
Riñón; Hígado
adhesivos de glándula doble,
285-286
de la cópula, 512
copulador, 593
de Corti, 738
de Cuvier, 469
desarrollo del, 121-123
de Jacobson, 566
de Moluscos, 325
y organización de la complejidad
animal, **185**, 186
de los sentidos y sistema
sensorial,
de Artrópodos, 376
de Aves, 587-588
de Cefalópodos, 347
de Cordados, 485
de Crustáceos, 393-394
de Ctenóforos, 277
de Hemicordados, 480
de Insectos, 419-420
de lombrices de tierra, 364
de Mamíferos, 602
y mecanorrecepción, 736-740
de Peces, 504
de Poliquetos, 359
y quimiorrecepción, 734-736
- de ranas, 548-549
receptores de, 734
de sanguijuelas, 369
de Tuberlarios, 287
y visión, 741-744
sensorial aboral, 276
sensorial especial par, 495
sexual
accesorio, 83, 92
primario, 83, 92
de Tomosvary, **431**
transplante de, 684, 830
X, 396, 836
Y, 395-396
- Orgánulos,
de células, 44-45, **47**
celulares, 44
de Protozoos, 216-218
- Orientación por el azimut del Sol,
592
- Orificios nasales, 512
internos, 533
- Origen de las Especies mediante la
Selección Natural, El (Darwin,
1859), 14, 157-158, 825, 847
- Origen del Hombre y Selección en
Relación con el sexo, El
(Darwin), 162-163, 622
- Origen,
polifilético, de los Metazoos, 242
Véase también Vida, origen de la
- Ornithorhynchus anatinus*, 615
- Ornithosquid*, 563, **564**, 571
- Ornitodelfos, 625
- Ornitorrinco, 617, 625
- Oropéndolas, 593
- Orthasterias koehleri*, **560**
- Ortogénesis, 171
- Ortonectidos, 243-244
- Ortopterodea, **430**
- Orlípteros, **413**, 429, **432**, 433
- Orugas, 426
cornudas, **416**
del nogal, **428**
- Osborn, Henry F., 829
- Ósculo, 246
- Osfradio, 331, 335
- Ósculos, 459, **468**, 603
calcáreos dermales, 456
- Osmorregulación,
de Protozoos, 221
de Tuberlarios, 286
- Ósmosis, en la membrana celular,
52-53
- Osmótrofos, 221
- Osos, 627, 671
grizzly, **627**
hormiguero, 627
espinoso, 607, 625
polar, **3**
- Osteictios, 515-519, 529, **706**. *Véase*
también Peces óseos
- Osteoblastos, 640, 757
- Osteocitos, **191**, 640
- Osteoclastos, 641, 757
- Osteona, 640
- Osteoporosis, 641
- Osteostracos, 498
- Ostia, 245
- Ostra, 334, 336, 338, **343**, 457
- Ostracodermos, 498-499
- Ostrácodos, 398-399, 405
- Ostrero, 598

- Otolitos, **529**
Ototoia, **159**
 Ovario, 82, 93-94, 290, 579
 Oveja, 169, 628, 816, **818**
 de patas cortas, 169
 Overton, Judge William R., 11-12
 Oviducto, 93-94, 290, 579
 Ovígeros, 377
Ovis canadensis, **775**
 Ovótida, 94
 Ovulación, 97, 616
 Óvulo, 83. Véase también Huevo
 Owen, Richard, 162, 563, 823, 824, 848
 Oxígeno,
 en la atmósfera primigenia, 34
 capa electrónica del, **852**
 descubrimiento del, 822
 enlaces covalentes, 853
 fotosíntesis y acumulación de en la atmósfera, 38
 Oxitocina, 98, **752**, 753
 Oxiuros, **314** 315-316
 Ozono,
 poblaciones de anfibios y reducciones de la capa, 543
 y orígenes de la vida, 33
 y radiación ultravioleta, 38
 P53 (Proteína 53-kilodalton), 149
 Pacedores, como mamíferos
 hervívoros, 613
 Painter, T. S., 836
 Pájaros. Véase también Aves; Aves
 ratites; Aves canoras
 alas de, 641
 alimentación de, 707
 canores,
 cerebro de, 731
 clasificación de, 598
 comportamiento territorial en, 772, 776
 disminución en poblaciones de, 595
 emigración y superpoblación de, 808
 migración de, 591
 nacimiento y cuidado de los pollos, 594-595
 carpintero, 584, 593, 598
 buche de, 710
 carinados, 579, 596
 clasificación de, 486, 575, 595-598
 conducta social y reproducción de, 592-593
 y dinosaurios, 563
 elefante, 579, **797**
 eficiencia pulmonar de, 696
 forma y función de, 579-590
 hipotermia adaptativa en, 671
 migración de, 574, 590-592
 navegación de, 841, 842
 poblaciones de, 595-596
 y queratina, 636
 radiación adaptativa y origen de, 575-579
 Reptiles y evolución de, 557, 563
 sistema circulatorio de, 689
 taxonomía evolutiva de, 204, **205**
 territorialidad en, 772, 776
 vaca, 594
 vagabundos, 819
 visión del color en, 743
 Paladar secundario, 602-603
 Palade, G. E., 839, 840
 Paleocórtex, 731
 Paleognatos, 596
 Paleontología, 822. Véase también Fósiles
 Paleópteros, **432**
 Palio, 327
 Palolo, 359
 Palomas, 586, 594, 598
 Panamá, istmo de, 798, **800**, 802
 Páncreas,
 desarrollo del, 123
 de peces, 513
 Pancreatotomía, 828
 Panda, 611
 Pander, C. H., 823
Pandion haliaetus, **579**
Pandorina, **220**
 Pangea, 798, **799**
 Pangolines, 626
Panope abrupta, **325**
Panthera leo, **613**, **616**
Panulirus argus, 403
 Papaño piernas-largas, 381
 Papamoscas, 593
Papilio kirshna, **431**
 Papila,
 oral, 441
 sensorial, 313
 Pápulas, 438
 dermales, 695
 Parabronquio, 586
 Paradigmas científicos, 13
 Parafilia, 203
Parafossarulus, 290
Paragonimus, 291-292
kellicotti, 292
westermani, 291-292
Paragordius, **317**
Paramecium, 221, 224, 234-235, **236**, 635, 837
 aurelia, **234**
 bursaria, **234**
 caudatum, 234
 multimicromicteatum, 234
 Parapodios, 355-356
 Parasitismo y parásitos,
 alimentación fluida de, 708
 y Copépodos, 399
 e Insectos, 416
 lampreas como, 509-510
 y Nematodos, 313-316
 y Peces, 524
 Pentastómidos como, 440
 y poblaciones, 815
 y Protozoos, 217
 Parásitos intermitentes, 815
Parastichopus, 467
 californicus, **468**, **469**
 Parazoos, 242
 Pardelas, 597
 Pared,
 celular, como característica de las plantas, 10, 44
 del cuerpo, 260, 277
 Parénquima, 186, 196, 283
 Parenquímula, 250
 Park, O., 849
 Park, T., 849
 Párpados, 533
 Partenogénesis, 84-85, 105, 822
 ameiótica, 83
 artificial, 457
 meiótica, 84
 Partículas subatómicas, 851
 Parto,
 hormonas de mamíferos, 755
 proceso de, en humanos, 98
Parus carolinensis, 201
 Paseriformes, 593, 598
 Paserinos, 588
 Pasteur, Louis, 32-33, 825, 826
 Pastinaca, 514
 Patas,
 no articuladas, 441
 marchadoras, 378
 Patch clamp, 845
Patella, 336
 Patos, 588, 594, 597
 Pauling, Linus, 839
 Paurópodos, 385, 410, **431**
Paupopus, 410
 Pavlov, Iván, 737, 831
 Pavos, 84, 597, 598
 australianos, 694
 Pececillo de plata, 421, 429
 Peces,
 adaptaciones estructurales y funcionales de, 519-528
 Agnatos, 505-510
 de agua dulce, 522
 de aletas, 506, 516-519, 529
 con radios, 505, 515-518, 529
 lobuladas, 519, 534
 anádromos, 509, 526
 ancestros y relacionados con los grupos mayores de, 641
 apéndices pares de, 641
 y arrecifes de coral, 275
 y cadena alimentaria, 809
 características, 504
 cartilaginosos, 505, 510-515, 529
 cerebro de, 729
 cladograma de, 507
 clasificación de, 504, 529
 y comensalismo con los pepinos de mar, 470
 concentración salina en los fluidos corporales, de, 659
 Condrictios, 510-515
 conducta territorial en, 774
 definición de, 503
 enfermedad de ick en, 235
 especiación de, en lagos, 167-168
 eurihialinos, 522, 655
 evolución de, 501, 505
 fósiles de, **158**
 larvas de almejas como parásitos en, **317**
 sin mandíbulas, 505-510
 mandibulados, 486, 504
 medidas de, 123, 695
 y *Mnemiopsis leidyi*, 278
 y mutualismo con *Physalia*, 264
 óseos. Véase también Osteóctios
 características de, 515
 clasificación de, 486, 529
 origen y evolución de, 505, 515
 peces de aletas carnosas, 518-519
 de aletas con radios, 517-518
 secreción tubular en, 665
 tegumento de, 637
 uso cladístico del término, 207
 visión del ojo de, 549, 743
 Osteóctios, 515-519
 payaso, **271**
 pelágicos, 524
 piloto, 815
 pulmonados,
 características de, 519
 clasificación de, 505, 516
 ejemplos de, **518**
 pulmones de, 519, 522, 696
 sistema circulatorio de, 689
 regulación osmótica en, 656-657
 de la temperatura corporal en, 668
 saco vitelino de, 118, **120**
 sistema circulatorio de, **688**
 de la línea lateral en, 737
 tegumento de, 637
 tenias en, 295-296
 uso del término cladístico, 207
 Pecten, 588
Pecten sp., **338** 342-343
 Pectinas, 380
 Pectoral, 582
 Pedalias, 266
 Pedalio, 268
 Pedicelario, 456, 458
 Pedicelo, 451
Pedicularia, **329**
 Pedipalpos, 378
 Pedomorfosis, 165, 496, 541
 Pedúnculos oculares, 396
 Peines, 256
 Pelágico, 606
 Pelecániformes, 597
 Pelecípodos, 337-344
 Pelicano, **585**, **592**, 597
 Pelicosaurios, 571, 603
 Película, 225, 228, 233
 Pelmatozoos, 472a
 Pelo,
 de foca, 614-615
 y mamíferos, 601, 603, 606-608, 636
 táctil, 390
 Pelvis renal, 662
 Penachos branquiales, 695
Penaeus, **395**
 Pene, 94
Penecalus onocrotalus, **592**
 Penfield, Wilder, **732**
 Penicilina, 835
 Pensamiento de mar, 273-274
Pentagonaster duebeni, **456**
 Pentastómidos, 436, 440-445
 Pepino de mar, 450-452, 467-469, 472
 Pepsina, 67, 712
Peranema, 224-225
 Perca,
 amarilla, **516**
 arcoiris, 527
 flavescens, **516**
 trepadora de la India, 622
 Percebes, **81**, 400, 405
 Perdiz nival, 597
 Perennibranchiados, 541
 Perezosos, 627
 Perforación, de pelecípodos, 343-344
 Perforador del maíz, **428**
 Período,
 embrionario, 121
 fetal, 120

- germinal, 120
de incubación de una enfermedad, 231
de lactancia, **617**
Período S., 56-57
Periostraco, 328
Peripatus, **441**
Periprocto, 465
Periquito, 598
cara de melocotón, 770
de Fischer, 770-771
inseparable, 769-770
Perisarco, 263
Perisodáctilos, 628
Peristalsis
Peristomio, 358
Peritoneo, 196, 302, 356
Perkinsidos, 238
Perla, sp., **423**
Perlas, 326, 340
Permeabilidad selectiva, 53
Permeasas, 54
Perros
ascáridos en, 314
clasificación de, 627
comportamiento agresivo en, **775**
domesticación de, 621
filarias en, 316
de las praderas, 620, 773
y púas de puercoespín, 608
sentido del olfato, 735
Perutz, Max F., 842
Pervidos, 438
Pesticidas. Véase también
Herbicidas; Insecticidas
Petaloides, 467
Petrorojo, 200, 768
Petrel, 597
buceador, **205**
Petromizontes, 507-510, 529
Petromyzon marinus, 507, 509
Pez
catádro, 525
damisela, 271
espada, 519
espátula, **518, 527**
payaso rosa, **271**
piloto, 519
rata, 515
Pfeffer, Wilhelm, 826
pH, y estructura básica de la materia, 855
Phaeodarea, 238
Phagocata, **288**
Phascolosoma, 487
Philips, J. C., 831
Philodina, 306-307
Phoenicopterus ruber, **597**
Pholas, 343
Phoneutria fera, 380
Phoronis architecta, 449
Phoronopsis, **448**
californica, 449
Photinus tanytoxus, **426**
Photuris versicolor, 425, **426**
Phronima, 402
Phyllobates, 545
bicolor, 538
Physa, 337
Physalia, 264-265
Physopsis, 290
Picamaderos pileado, 598
Pionogónidos, 377-378, 384
Pico, 579, 582, 584, **585**
Piel. Véase también Dermis;
Epidermis; Tegumento
de anfibios, 539
de mixinos, 505
de Reptiles, 554, 557
Piernas. Véase también Apéndices;
Miembros
de Insectos, 411
de Tetrápodos, 533, **535**
Pies, 307, 325-327
ambulacrales, 456-457
Piezas bucales, de insectos, 416-417
chupadoras, 416
Pigido, 356
Pigmentación, genética de la, 134
de la piel, genética de la, 134
Pigmentos respiratorios, 700
Pika, 627
Pikaia, **159**
Pinacocitos, 247
Pinacodermo, 247
Pinguinos, 204, **205**, 579, 597
Pinnípedos, 628
Pinnulas, 470
Pinocitosis, 56, 222
Pinturas antifouling, 447
Pinzón, **598**
de Darwin, 598, 813-814
de los Galápagos, 168, **169, 598**,
813-814
Piojo, 428-429, 831
chupador, 430
de las cortezas, 429
de los libros, 429
mordedor, 429
de los peces, **400**, 405
Piquituerto rojo, 791
Pirámides ecológicas, 806, 809-810
Pirimidinas, 148
Pirita de hierro, 36
Pirolápidos, 231
Pisaster, 457
ochraceus, 812-813
Pisciformes, 598
Piscívoros, **610**
Pithecanthropus erectus, 828
Pitones, 567
Pituitaria
anterior, 751-753
posterior, 396, 750, 753
Placa
en cresta, 276, **277**
epidermales, 495
metafásica, 60
neural, 121
Placenta
aparato reproductor humano,
94, 98-99
y desarrollo de mamíferos, 118-
121, 602-603
y reproducción vivípara en
peces, 513
Placer, sentido del, 736
Placodella, **368**
Placodermos, 500
Placozoos, 244
Plaga bubónica, 427, 622, 818-819
Plan corporal
de Equinodermos, 455, 472
de Hidrozoos, 260
de la larva amocetes de la
lamprea, 497-498
de Moluscos, **325**, 338
de organización bilateral, 283
tipos de, 193-197
de Vertebrados, 495
Planarias. Véase también
Turbelarios
estructura corporal de las, **285**,
287
hábitat de las, 284
Plancton
en ambientes de agua dulce, 793
y copépodos, 399
descubrimiento de la naturaleza
de los, 823
y eufausiáceos, 402
y mecanismos de alimentación,
705
y Protozoos, 216
Planctas, formación de los, 33, **34**.
Véase también Tierra
Plano
frontal, 194
sagital, 194
transversal, 194
Plantas
características distintivas de los
animales, 10
especiación simpátrida en las,
168
como fuente de proteínas en la
dieta, 717
ingeniería genética de las, 148
insectos y adaptaciones mutuas
en la floración, 427
murciélagos y quiropterófilos,
616
Plantas quiropterófilas, 616
Plaquetas, 676-677
Plasma, en la sangre
germinal, 86, 827
sanguíneo, 186, 676-678
Plásmidos, 146
Plasmodium, 228, 231-232. Véase
también Malaria
falciparum, 231-232
malariae, 231
ovale, 231
vivax, 231, **232**
Plasmodium, y reproducción de
Mesozoos, 244
Plástidos, 41, 47, 146
Plastrón, 559
Platelmintos, 622, 822, 824
características de los, 283-284
Cestodos, 292-296
filogenia de, 300
Monogeneos, 292
radiación adaptativa de los,
301
Trematodos, 287-289
Turbelarios, 284-287
Platija, **120**
Platirinos, 626
Platner, G., 829
Plecópteros, 429, **432**
Pleistoceno, y distribución de las
especies, 794-796
Plesiosaurios, 571
Pletodóntidos, 541
Pleura
parietal, 698
visceral, 698
Pleurobrachia, 276-277
Pleuroploca, 336
gigantea, 332
Plexo
nervioso epidérmico, 461
subepidérmico, 287
Plinio el Viejo, 771
Plioceno, y distribución de las
especies, 798
Plumas, 172, 575, 579-581, 637
de mar, **269**, 273
naranja, **269**
de vuelo, 581
Plumatella, **449**
repens, **450**
Plumón, **580**, 581
polvera, 581
Poblaciones
de aves, 595-596
denso-dependientes, 620, 816
denso-independientes, 620, 818
estabilidad de la naturaleza, 171
de humanos como crisis global,
704, 718, 817-819
de mamíferos, 620-621
como nivel ecológico de
organización, 804, 814-819
niveles jerárquicos de la
complejidad biológica, 6
reproductoras, 208
teoría logística del crecimiento,
824
Podicipediformes, 597
Podilymbus podiceps, 597
Podio, 457-458
Podophrya, **222**, 237
Pogonóforos, 436, 438-439, 443,
807, 847
gigantes, **807**
Polaridad
del carácter taxonómico, 201
y cefalización, 197
del embrión, 111
de la segmentación, 107
Poliandria, 593
Policistíneos, 238
Poliéstricos, 617
Polifilia, 203
Poligamia, 593
Poliginia, 594
Polilla
esfinge, **416**, 421
del tabaco,
Polímeros
evolución química y formación
de, 36-37
polisacáridos como, 25
Polimorfismo, 172, **177**, 256, 258
proteico, 176-177
Polinices, spp., 334, 336
Polinización, por insectos, 427
Polinoideos, 360-361
Poliomielitis, 838
Polipido, 449
Poliplacóforos, 326, 330-331, 349,
351
Poliploidía, 138, 168
Polipo, 257, 268
Poliquetos
alimentación de, **706**
características de, 356, 358
clasificación de, 371
ejemplos de, **357**, 360-361
forma y función de, 359-360
fósiles de, **759**
Polirribosoma, 144
Polisacáridos, 25

- Polisoma, 144
 Polispermia, 106
 Pollo,
 alimentación del, 584
 altricial, 579, 594
 conducta jerárquica del, 775
 desarrollo del corazón en, 124
 temprano del, **108**
 gastrulación en, **112**
 herencia intermedia, 131
 reproducción del, 593
 transcripción y maduración del gen de la ovoalbumina, **144**
 Polo,
 aboral, 277
 animal, 109
 dermal, 246
 vegetal, 109
 Polución aérea, **12**
Polyodon spathula, 517
Polyorchis penicillatus, **263**
Polypterus, 517-518, 522
 bichir, **517**
Polystoma, 293
 Póngidos, 204, **205**, 206
Popilla japonica, **428**
Porcellio, 401
 Poríferos, 244-253
 Poros branquiales, 479
 Porter, Keith R., 838
 Porter, R. R., 844
 Postabdomen, 380
 Postura vertical, y evolución de los homínidos, 623
 Potasio,
 en fluidos corporales, 677
 en la membrana celular, 54, **55**
 y sistema nervioso, 723-724
 Potencia,
 nuclear, 115
 cardíaca, 689
 Potencial,
 osmótico, 53
 receptor, 736
 de reposo, de las células nerviosas, 723-724
 Potencialidad nuclear, 828
Poterion, **249**
 Potocitosis, 55-56
 Potos, 626
 Pradera, como bioma, 791
 Prado,
 como bioma, 791
 pirámide de números en, **809**
 Preabdomen, 380
 Precámbrio,
 Acelomados, 324
 Artrópodos, 373
 fósiles del, 158, 160, 839
 vida en, 39-41
 Preformación, doctrina de la, 104-105
 Premolares, 610, 707
 Presión,
 hidrostática, 53, 529, 312, 693, 699
 negativa, 697
 osmótica, 53, 528, 693, 826
 coloidal, 693
 parcial, 699
 positiva, 697
 sanguínea, 5-6, 558, 692, 822
 Priapúlidos, 311
Priapulus caudatus, 311
 Priestley, John G., 822, 830
 Primates,
 clasificación de, 626
 radiación evolutiva de, 622-623
 retina de, **742**
 taxonomía de, 204-206
 visión del color en, 637
 Primer cuerpo polar, 90
 Principiante, y diversidad de la conducta, 770-771
 Principio,
 de la Ciencia, 11-14
 de competitividad exclusiva, 803, 813
 de *Geología* (Lyell, 1830-1833), 155, 847
 de Occam, 821
 de la transducción, 840
 de la Zoología, 2
 Probabilidad, leyes de la, 133
 Proboscide, 297, 377, 436, 478-479
 eversible, 297
 poro de la, 479
 receptáculo de la, 318
 Proboscídeos, 628
 Procarionte,
 células eucariontes comparadas con, 46
 evolución de, 39
 Procedimientos tóxico-cinéticos, 570
 Procelarifórmes, 597
 Procionidos, 627
 Procutícula, 375, 394, 635
 Producción,
 y cadena trófica, 806-808
 y recepción del sonido, en Insectos, 425
 Productividad bruta, de ecosistemas, 806-807
 Productores,
 papel ecológico de, 805
 primarios, 806
 Proestro, 617
 Profase, de la división celular, 58-59
 Progesterona, 95-97, 146, 835
 Proglótide, 293
 Programa genético, 7-8
 Prolactina, 98, 751, **752**
 Pronefros, 661
 Pronúcleo, 106-107
 Pro-opiomelanocortina, 753
 Propiedades emergentes, 6
 Propioceptores, 734
 Pröscholdt, Hilde. Véase también Mangold, Hilde
 Prosimios, 622, 625, 626
 Prosobranquios, 336
 Prosoma, 378
 Prosopilos, 246
 Prostaglandinas, 753-754, 836, 844
Prostoma rubrum, 297, 299
 Prostomio, 356, 358
 Prostóstomos,
 y Anélidos, 355
 formación del celoma, 112-113
 y Moluscos, 325
 segmentación espiral, 110
 Proteasas, 66, 712
 Protección, el tegumento como, 635-638
 Proteína dependiente de actina (ABP), 221
 Proteínas,
 ARNm y síntesis de, 116
 biosíntesis de, 840, 841
 y célula eucarionte, **49**
 de clase I, 680
 II MCH, 680
 contráctiles, 644
 control genético de la estructura, 839
 desarrollo del concepto en, 824, 828
 en la dieta, 716-718
 estructura de, 4, 5
 en los fluidos corporales, 677
 G, 844
 metabolismo de, 75-76
 como productos genéticos, 831
 y química de la vida, 27-29
 reconocedoras, 105-106
 variación genética de, 176-177
 Proteinoides, 36-37
 Protista. Véase también Protozoos
 clasificación de, 210-212, 238-239
 y clasificación de Protozoos, 216
 respiración de, 694
 Proto-artrópodos, 373
Protoavis texensis, 576
 Protocélulas, 38
 Protocooperación, 816
 Protocista, 216
 Protonefridio, 284, 286, 318, 660
 Proto-oncogenes, 149
 Protoplasma, 44, 824, 825
 Protopodio, 389, **391**
Protopterus sp., **518**, 519
 Protóstomos menores,
 características de, 436
 clasificación de, 436
 Equiúridos, 437-438
 filogenia de, 443-444
 Onicóforos, 441-442
 Pentastómidos, 440-441
 Pogonóforos, 438-440
 Sipuncúlidos, 432-433
 Tardígrados, 442-443
 uso del término, 435
 Prototerios, 625
 Protozoos,
 características de, 216-217
 clasificación de, 212, 216, 238-239, 824
 descubrimiento de, 822
 digestión intracelular en, 709
 evolución de, 215
 filogenia de, 237
 forma y función de, 217-224
 homeostasis en, 659
 manchas oculares de, 741
 y mutualismo, 816, 835
 organización de, 185-186
 papel de en la economía de la naturaleza, 216-217
 como patógenos, 827
 patrones de conducta en, 830
 radiación adaptativa de, 237
 sistema sensorial de, 727
 tipos representativos de, 224-237
 Protrombina, 679
 Proturos, 429, **432**
 Proventrículo, 585
Pseudobionus, **442**
 Pseudocle, 196, 305-307
 Pseudocelomados,
 Acantocéfalos, 317-319
 bilaterales, 196
 blastocle embrionario en, 324
 características de, 305-306
 clasificación de, 305
 Entoproctos, 319
 filogenia de, 320, **321**
 Gastrotricos, 309-310
 Kinorincos, 310
 Loricíferos, 310
 Nematodos, 311-316
 Nematomorfos, 317
 Priapulidos, 310-311
 radiación adaptativa de, 320
 Rotíferos, 306-309
Pseudoceratina crassa, **252**
 Pseudoplasmodio, 228
 Pseudópodos, 51, 218-219, 644
Pseudopterogorgia, spp., **273**
 Psicología comparada, 766
 Psitacíformes, 598
 Psócidos, 429
 Psocópteros, 429, **432**, 433
Psolus chitonoides, **468**
Psyllophryne didactyla, 542-543
 Ptashne, M., 844
Pteraster tessellatus, **456**
 Pterobranquios, 480-481
 Pterópodos, 337
Pteropus, 626
 Pterosaurios, 571
Ptilosarcus spp., **268**, 273
 Puente cerebral, 730
 Puentes terrestres, y distribución de las especies, 798, **800**, 801
 Puerco, 628. Véase también Cerdo
 Puercoespín, 607
Pulex irritans, **416**
 Pulgas, **416**, 420, 427, 430
 acuáticas, **262**, 398, 404
 Pulmonados, 337
 Pulmones,
 de Anfibios, 533
 y aparato respiratorio, 696
 desarrollo de, 123
 intercambio gaseoso en, 699
 en libro, 375
 de Moluscos, 325-326, 335
 de Reptiles, 558
 Pulpo, **325**, 343, 348, 351
 Punnett, Reginald C., 820
 Pupila, de ojo, 742
 Purinas, 140
 Purkinje, 44, 824
Pycnogonum, 377, **378**, 383
Pycnopodia, 460
 helianthoides, **459**, **460**
 Quelicerados,
 acuáticos, 384
 Arácnidos, 378-383
 clasificación de, 384
 filogenia de, 383
 Merostomas, 376-377
 Picnogómidos, 377-378
 Quelíceros, 378
 Quelonios, 559-560
 Queratina, 544, 606, 635-636
 Queratinización, 636
 Quetelet, Lambert A., 826
 Quetognatos, **321**, 477, **482**
 Quiasmas, 88, 89
 Quilópodos, 385, 409, **431**
 Quimeras, 486, 515, 529

- Química de la vida,
y agua, 23-24
DNA y RNA, 140-141
moléculas orgánicas, 24-29
y visión, 743
Quimiorrepción, 419-420, 734-736
Quimiotaxis, 235, 734
Quimioterapia, 831
Quimiotrofos, 705
Quimo, 713
Quimotripsina, 713
Quinasas, 58
ciclo-dependientes (ckd's), 57
Quiromónidos, 415
Quirópteros, 625
Quiste, 223
hidatídico, 296
Quitina, 373, 374-375
Quitones, 325, 330-331, 351
- Rabidite, 284-285
Rabditidos, 316
Rabl, Karl, 827
Radiación,
adaptativa,
de acelomados, 300-301
de Anélidos, 371
de Artrópodos, 383
de Cnidarios y Ctenóforos, 279
concepto del desarrollo de, 829
de Crustáceos, 404
de Equinodermos, 472
y especialización, 168
de Esponjas, 253
de Hemicordados, 481
de Insectos, 430, 433
de Lofóforados, 452
de Moluscos, 348-351
de Protozoos, 237
de pseudocelomados, 320
de Reptiles, 554-557
ionizante, 149
Radiados, 194
Radioinmunoensayo, 843
Radiolarios, 229-230
Radiolas, 361
Radios de aletas, 515
Rádula, 325-327
Raleigh, Sir Walter, 703
Rall, T. W., 842
Ramapithecus brevirostris, 835
Ramoncadores, como mamíferos
hervíboros, 611
Rana,
arborícola, 542, 550
catesbeiana, 542, 543, 546
clamitans, 543
corazón de, 689
desarrollo temprano de, 108
evolución de, 537
gastrulación en, 111-112
homeobox, 118
y hormonas tiroideas, 756
leopardo, 543, 551
palustris, 543
pipiens, 543, 546
proceso reproductor de, 81, 538
regulación osmótica en, 657
respiración de, 695, 697
sistema nervioso de, 725
sylvatica, 543
toro, 542-544, 546
de uñas africana, 544
Ranatra fusca, 416
Rancho La Brea (Los Ángeles), 158
Rangifer tarandus, 614, 628
Rango geográfico, 209
taxonómico, 200
Ránidos, 542
Ranura alar, 588-589
Rape, 524
Raquis, de pluma, 580
Raquitismo, 757
Ras, 149
Rascones, 598
Rasgo genético recesivo, 129, 137, 173-174
Rata, 621, 627
canguro, 658, 660
australiana, 667
parda, 621
Ratón,
de campo, 818
consumo de alimentos y tasa
metabólica de, 613
desarrollo temprano del, 108
emigración y superpoblación de, 819
homeobox, 116, 117
ritmo cardíaco de, 690
tasa de reproducción y
mortalidad de, 618, 816
Ratonero, 597
Rattus norvegicus, 621
Ray, John, 200, 822
Rayas, 511-514, 529, 658
Rápidos, 514
Rayiformes, 514
Rayos eléctricos, 514
Raza pura, 16
Reabsorción,
en el riñón de Vertebrados, 622
tubular, 663-665
Reacción,
acoplada, 67-68
anabólica, 67
en cadena de la polimerasa
(PCR), 147-148, 846
catabólica, 67
de condensación, 24, 36
cortical, 106
endergónica, 64
enzima-catalizada, 67
exergónicas, 64
de huida, 235
de oxidación-reducción, 68, 857
redox, 68, 853
Recapitulación, en filogenia, 164
Recepción,
auditiva de insectos, 419
visual, de insectos, 422
Receptáculo seminal, 290
Receptor LDL, 845
Receptores,
de hormonas, 747
químicos a distancia, 734
de contacto, 734
de membrana celular, 748
de neuronas, 722, 728, 734
nucleares, de hormonas, 748
Reck, H., 832
Reclutamiento, y contracción
muscular, 648
Reconocimiento de lo extraño, 680
Recursos naturales, limitaciones
de, 171. Véase también
Ambientes: Contaminación
Red,
admirable, 521
nerviosa, 185, 257-260, 727, 834
de productividad primaria, de
ecosistemas, 806-807
trabecular, 251
trófica, 807
Redi, Francesco, 32
Redias, 288
Reflejos,
en Asteroideos, 461-462
desarrollo del concepto de, 821, 823, 831
en Esponjas, 250
en Nemertinos, 299
en los pepinos de mar, 469
de Protozoos, 216
rotular, 728
en Turbelarios, 287
Refrigeración evaporativa, 670
Refugio Nacional Artico para la
Vida Salvaje, 614
Refugios, poblaciones y
competición por los, 818
Regeneración,
Región,
anterior, de pogonóforos, 438
constante de los anticuerpos, 681
corporal anterior, 194
lateral, 194
media, 194
pélvica, 194
posterior, 194
proximal, 194
del cuerpo pectoral, 194
distal del cuerpo, 194
dorsal del cuerpo, 194
variable, 81
ventral del cuerpo, 194
Regla del producto, 133
Regulación,
de la expresión genética, 145-146
hiperosmótica, 522, 656
osmótica, 622-623, 655-659
de la temperatura, y
homeostasis, 667-672. Véase
también Mamíferos árticos;
Temperatura corporal;
Ambientes fríos: Desierto;
Ambientes cálidos
Reguladores hipoosmóticos, 523, 657
Reiformes, 597
Reighardia sternae, 440
Reina, y conducta social en
insectos, 426, 427
Relación de tipo bajo de las alas, 589
alto de las alas, 589
Relajación, 97
Relámpago,
y ciclo del nitrógeno, 811
como fuente de energía, 35
Religión y ciencia, 11-12
Remane, A., 837
Remipedios, 389, 397-398, 404
Remoras, 815
Renacuajo, 542
Renilla spp., 273-274
Renina,
enzima de los rumiantes, 712
del riñón, 665
Reno, 614, 621, 628. Véase también
Caribu
Reorganización genética, 146
Reotaxis, 235
Reperto (división) por escisión, 143
Replicación, DNA, 141, 142
Represores, genéticos, 844
Reproducción, 83, 326, 329, 527
asexual,
definición de, 56, 81-82
de Esponjas, 249-250
de Hidrozoos, 262
proceso de, 82
de Protozoos, 216-217, 223
de Turbelarios, 287
ventajas evolutivas de, 85
de *Volvox*, 226, 227
de Zoantarios, 271
bisexual, 83. Véase también
Reproducción sexual
ovípara, 91, 513, 569, 625
ovovivípara, 91-92, 513, 527
y proceso reproductor,
de Anuros, 538
de arañas, 39
de Asteroideos, 461-462
de Aves, 574, 592-595
de Bivalvos, 342
de Cefalópodos, 347
de Cladóceros, 398
de *Clonorchis sinensis*, 290
de Crustáceos, 403
Ctenóforos, 276-277
de Esponjas, 250
y formación de las células
reproductoras, 85-92
fotoperíodo y hormonas de, 754
de Gasterópodos, 426-427
de Hemicordados, 480
de Hidrozoos, 262
hormonas de Vertebrados y, 95-99
de Insectos, 421
de lombriz de tierra, 365, 367
de Mamíferos, 616-619
de Mesozoos, 243
de mixinos, 506
de Moluscos, 329
naturaleza de, 81-85
de Nemertinos, 299
de paramecio, 235
de Peces, 627
plan de, 93-96
de Poliquetos, 359
como propiedad de los
sistemas vivos, 6-7
de Protozoos, 222-224
de ranas y sapos, 549-550
de Rotíferos, 307-308
de salamandras, 539
de sanguijuelas, 369
y selección natural, 171
y sociabilidad, 773
de Turbelarios, 287
protándrica, 271
sexual,
avances evolutivos de, 80, 81, 85
definición de, 56, 81
de Esponjas, 250
proceso de, 82-84

- de Protozoos, 216-217, 223-224
y variación fenotípica, 148
de *Volvox*, 226, 227
vivípara, 91-92, 250, 513, 527
Reptil, mandíbula de, 554, 558
Reptiles,
Anápsidos, 559-561
características de, 557
cáscara del huevo y evolución de, 553
clasificación de, 554, 571
determinación del sexo dependiendo de la temperatura en, 87
Diápsidos, 561-562, 565-570
origen y radiación adaptativa de, 554-557
queratina y escamas epidérmicas de, 636
uso cladístico del término, 207
Resilina, 420
Resonancia nuclear (NMR) espectroscópica, 44
Respiración,
en animales acuáticos, 694-695
mecanismos de, 698
en ranas, 547
y regulación del dióxido de carbono, 830
y aparato respiratorio, de Anfibios, 546
de Aves, 586
de Cefalópodos, 346
celular, 68-75
de Crustáceos, 392
de Ctenóforos, 277
demostración de Lavoisier, 822
de Equinodermos, 459
de Insectos, 417-418
de Nemertinos, 299
de Mamíferos, 697-701
de Moluscos, 325, 341
de Oligoquetos, 363
órganos de, 695-696
de Peces, 522
de poliquetos, 359
de plantas y productividad de la cadena trófica, 806
procesos de, 694
reflejos carótidos y aórticos en, 835
respiración acuática y aérea, 694-695
de salamandras, 539-541
de sanguijuelas, 367
de Tuberlarios, 287
de Vertebrados, 495
celular, 68-75, 694
cutánea, 695
externa, 694
por superficie corporal, 375
Respiratorio. Véase también Respiración en animales acuáticos, 694-695
Respuesta,
a antígenos, 683
inmune celular, 680
inmunitaria
adquirida, 680-688
humoral, 683-684
secundaria, 683
de «lucha o huye», 734, 760
mediada por células, 684
Reteporella grafferi, 450
Reticulitermes flavipes, 427
Reticulo, 611
endoplasmático (RE), 47-48, 838
liso, 48
rugoso, 48
sarcoplásmico, 649
Reticulopodios, 220, 228
Retina, 549, 587-588, 741-744, 826, 836
Retinal, 743
Retraso mental, 139, 231
Revolución, científica, 13
industrial, y población humana, 816
Rey, y conducta social en los insectos, 426
Rhabdopleura, 480, 481
Rhecostica hentzi, 380
Rhincodon typus, 511
Rhineura florida, 565
Rhinoderma darwini, 538
Rhizostoma, 266
Rhodnius, 428
Rhopalura, 244
Rhynchocinetes rigens, 403
Ribosoma, 47, 144, 841
Richards, A. N., 833
Riftia pachyptila, 539
Rincocefalia, 571
Rincocelos. Véase Nemertinos
Rinocéfalo, 731
Ringer, S., 827
Rinoceronte, 608, 628, 814
Rinóforos, 336
Riñón,
filtrado glomerular del, 833
homeostasis y artrópodos, 661
y vertebrados, 661-667
mesonéfrico, 505, 508, 513, 523
metanéfrico, 557
microtúbulos en las células del, 50
nefrona del, 824
pronefrico, 505
pareado, 495
Río,
Columbia, 527
Nilo, y esquistosomiasis, 290
Serpiente, 626
Ripidistios, 519, 536
Ritmos circadianos, 754
Ritualización, de la conducta demostrativa, 778
Rizocéfalos, 400
Rizópodos, 227-228, 238
RNA (ácido ribonucleico),
y ácidos nucleicos, 29
actividad catalítica de, 37, 846
componentes químicos de, 140-141
y síntesis de DNA, 844
mensajero (RNAm), 57, 116, 143-144, 145, 146, 843
polimerasa, 143
ribosomal, (RNAr), 144
transferente (RNAt), 144-145, 842
Robbins, F. C., 839
Roberts, Richard, 846
Rodar el huevo, comportamiento de, 767
Rodbell, Martin, 844
Rodopsina, 743
Rocedores, 621, 626-627. Véase también Mamíferos; Ratones; Ratas
Roentgen, W., 828
Rombencéfalo, 729
Rombozoos, 243
Romer, Alfred, 534
Ropalia, 266
Roptrias, 230
Ross, Ronald, 827, 829
Rostelo, 295
Rostro, 381, 388, 512
Rothenbuhler, W. C., 769
Rothschildia jacobaea, 431
Rotíferos, 306-309
Roux, Wilhelm, 827
Rowan, William, 834
Rowlands, I. M., 838
Rubner, Max, 827
Ruiseñores, 590, 814
Rumen, 613
Rumiantes, 608, 613, 711
Rutas, de aves migratorias, 590
Rutheford, Ernest, 832
Ruzicka, L., 835
Sabanas, y primeros homínidos, 623
Sabella, 361
Sacarasa, 25, 714
Saccoglossus, 478, 479, 480
Sacculina, 400, 401
Saco,
adhesivo, 450
aéreo, 418, 579, 586, 697
amniótico, 99, 118
ciego, 393
del estilo, 341-342
ligamentario, 318
Sacro, 641
Sactosomátidos, 437
Sáculo, 393, 548, 738, 740
Sagitta, 477
Sakmann, Bert, 845
Salamandra, 166, 209, 537, 539-541, 550
moteada, 540
Sales. Véase también Homeostasis; Regulación osmótica
agua como disolvente para, 24
de calcio, 375
entrada por la dieta de, 664
estructura básica de la materia, 854-855
inorgánicas, 716
Saliente, 537, 541-550
Saliva anticoagulante, 708
Salmón, 526-527, 528
atlántico, 526
del Pacífico, 526-527, 528
Salpa, 492
Saltamontes, 412, 413, 416, 424, 429, 634
Samuelsson, B., 844
Sanfelice, F., 835
Sanger, Frederick, 841, 845
Sangre. Véase también Plasma sanguíneo; Presión sanguínea; Circulación y Sistema circulatorio
coagulación de, 678
composición de, 637-638
hemostasia y prevención de la pérdida de, 678-679
pH de mamíferos, 855
y tejido conjuntivo, 188
tipos de, 172, 173, 685-686
transporte gaseoso en, 700, 826
Sanguijuela, 367-369, 371
medicinal, 367-368, 369
Sapos, 541-550, 756
Sarcodinos, 218, 227-230, 237-238
Sarcolema, 647
Sarcomastigóforos, 216, 224-230, 236
Sarcómero, 647
Sarcopterigios, 516-519, 529
Sarcoptes scabiei, 382
Sarna del nadador, 291
Sars, Michael, 832
Satúrnido, 431
Sauer, E., 591
Saurios, 562, 565, 571
Saurisquios, 563, 564, 571
Sauropodomorfos, 571
Saurópodos, 563
Sauropterigios, 554, 571
Säve-Söderberg, Gunnar, 534
Sawyer, Roy K., 368
Scandentia, 626
Scharrer, B. & E., 833
Schistosoma, 290-291
haematobium, 290-291
japonicum, 290-291
mansonii, 290-291
Schjelderup-Ebbe, T., 833
Schmidt, Johann, 525, 834
Schmidt, K. P., 849
Schneider, W. C., 839
Schoenheimer, R., 837
Schrödinger, Erwin, 849
Schultze, Max, 826
Schwann, Theodor, 44, 823, 847
Sciurus carolinensis, 626
Sclater, P. L., 825
Sclerodactyla, 468
briareus, 467
Scolopendra, 409
Scutigera, 409
Scutigera, 410, 411
Sebo, 609
Secreción,
en el riñón de vertebrados, 662
tubular, 665
Secretina, 762, 829
Secuencia molecular, 39
Seda quitinosa, 356
Sedimentos de alta mar, 230
Segador, 381, 384
Segmentación, 195, 355, 376, 709
discoidal, 110
espiral, 109-110, 326, 355
en mosaico, 109
radial, 109-110
reguladora, 109, 837
rotacional, 110
totipotente, 115, 828
Segregación,
independiente, 131-133
ley de la, 129-130
Seisonídeos, 308
Selasphorus platycercus, 594
Selección,
catastrófica de las especies, 180

- clonal en inmunología hipótesis de, 842
 direccional, 177, **178**
 disruptiva, 177, **178**
 de especies, 179
 estabilizada, 177, **178**
 natural,
 y frecuencias alélicas y genotípicas en la población, 175-176
 hipótesis de, 12-13
 y limitaciones en las líneas puras, 831
 melanismo en la mariposas como demostración de la, 841
 y sistemas de auto-replicación primitivos, 37
 teoría de Darwin de, 15-16, 130
 de la prole, 844
 sexual, 175, **176**
 Selye, Hans, 839
 Seno,
 carotídeo, 834
 externo, 392
 pericárdico, 392
 perihemal, 456
 venoso, 124, 688
 Sensibilización, y comportamiento, 770-771
 Sensilas, 419
 Sentidos especiales, 602
 Señales,
 químicas, 425. *Véase también* Feromonas
 visuales, de insectos, 425
 Sepia, **346, 347, 348**
 Sepiodes, 348
Sepiotheuthis lessoniana, 346
 Septo, 354, 356
 emparejado, 268
 incompleto, 270
 pareado, 268
 primario, 270
 Serie homóloga, 390
 Serpiente, 565-571
 adaptaciones tróficas de, 707
 agresión ritualizada en venosas, 774
 cascabel, **567-568**
 clasificación de, 571
 evolución y especialización de la forma de, 561
 forma y función de, 565-570
 loro, 567
 de mar, 568-569
 ojo y visión de, 549
 pentastómidos en el pulmón de, **440**
 rata negra, **565**
 venenosas, 567-569
 Seta, 355
 sensorial, 379
 Sharp, Phillip, 846
 Sherrington, Charles, 729, 823, 829
 Shull, George H., 833
 Siconoides, 247
 SIDA (Síndrome de inmunodeficiencia adquirida), y apoptosis, 61
 infecciones por *Isopora*, 231
 por *Toxoplasma*, 231
 investigación de, 18
 modelos animales en la,
 y respuesta inmunitaria, 684
Sidenya, **159**
 Sifínculo, 345
 Sifón,
 excurrente, 500
 incurrente, 491
 Sifonápteros, 430
 Sifones, de bivalvos, **340**
 Sifonóforos, 264
 Sifonoglifo, 270
 Silúrico e Insectos, 430
 Simbiosis,
 en Cnidarios, 257
 en Protozoos, 215
 y parásitos, 815
 Simetría,
 bilateral, 194, **195** 282, 284, 467
 primaria, 283
 birradial, 193, **195**, 256, 257, 276
 del cuerpo, 193, 194, 828
 esférica, 193, **195**
 pentámera, 456
 pentarradial, **473**
 radial,
 en Cnidarios, 256, 257
 en Ctenóforos, 256
 definición de, 193
 ejemplo de, **195**
 en Equinodermos, 455-456
 y tipo de vida sedentaria, 282
 Simios, 622. *Véase también* Monos;
 Primates
 Simplesiomorfía, 202
 Simpson, George Gaylord, 161,
 204, **205**, 209-210, 626n, 805,
 849
 Sinapomorfía, 202
 Sinápsidos, 554, 571, **603, 604, 605**
 Sinapsis, 193
 eléctricas, 725
 inhibitorias, 726
 neural, 87, 725-726
 químicas, 725
 Sincitio, 58
 Síndrome,
 de autoinmunidad, 680
 de Down, 139
 de estrés, 839
 Sinfilos, 385, 411, **431**
 Singamia, 223
 Singer, S. J., 845
 Sipuncúlidos, 436-437
Sipunculus, **436, 437**
 Sirenios, 628
 Sírpidos, **412** 418
 Siringe, 579
 Sistema,
 aboral, 461
 actomiosina, 644
 alimentario, 709
 de aparcamiento, en aves, 593
 biológicos, causas inmediatas en los, 13
 branquial, 479
 de canal, tipos de, 246-247
 ectoneural, 461
 endocrino,
 de Crustáceos, 394-396
 de Invertebrados, 749
 mecanismos de la acción hormonal, 747-749
 de Vertebrados, 495, 750-762
 de Havers, 640
 hemal, de Equinodermos, 455-456, 461, **462**
 hidro-vascular, de equinodermos, 455-456, 459-460, **466**
 hiponeural, 461
 inmunitario. *Véase también* Inmunidad
 de intercambio calorífico periférico, 671
 Internacional de Unidades (Sistema SI), 23n
 jerárquico, de clasificación, 200
 lagunar, 318
 límbico, 731
 de la línea lateral, 512
 linfático, 688, 694
 nervioso,
 de Anélidos, 355
 de Artrópodos, 375
 de Asteroideos, 461
 autónomo, 495, 732, **733**, 833
 de Aves, 587-588
 de Cefalópodos, 347
 central, 732
 central, división aferente del, 732
 y arco reflejo, 728
 y Cnidarios, 259
 división celular en, 60
 de Vertebrados, 728
 de Crustáceos, 393
 de Ctenóforos, 277
 desarrollo de, 121-123
 de la duela del hígado, 289
 escalariforme, 283
 de Escifozoos, 267
 evolución de, 727-737
 de Hemicordados, 479-480
 de Insectos, 419
 de lombriz de tierra, 364
 modelo escalariforme de, 283
 de Moluscos, 329
 de Nemertinos, 299
 neuronas como unidad funcional de, 722-725
 periférico, 727, 732-734
 de Plelmintos, 284
 de Poliquetos, 359
 de rana, 547-548
 de Reptiles, 559
 de sanguijuelas, 369
 y sinapsis, 725-727
 y sistema endocrino, 747
 de Turbelarios, 287
 de Vertebrados, 496
 bilateral, 727
 neuromuscular, 259-260
 reticuloendotelial (Sistema RE), 680
 de retroalimentación negativa, de hormonas, 748
 sociales, y selección de especies, 178-179
 solar, orígenes del, 33, **34**
 T, 649
 de transporte mediado, en la membrana celular, 52-54
 traqueal,
 de Insectos, 417
 de Onicóforos, 441
 y respiración, 695
 «tubo dentro de un tubo», 306
 vascular sanguíneo, **297**
 vasomotor, 824
 Sistemática filogenética, 205-206
Sitta carolinensis, 201
 Skinner, B. F., 837
 Skidas, 598
 Smith, H. P., 844
 Smith, Michael, 846
 Smith, Theobald, 828
 Smith, William, 822
 Snell, G., 843
 Sociedad de Protozoólogos, 216
 Sociobiología, 766-767, 844
 Sodio,
 estructura atómica de, 852-853
 transporte activo de, 54
 Sol. *Véase también* Energía solar;
 Radiación ultravioleta
 efectos perjudiciales de la exposición al, 638
 como fuente de energía, 35, 63, 805, **806**
 orientación de las aves por los cambios posicionales del, 840
 Soldados, en colonias de insectos, 426, **427**
 Solenia, 273
 Solenocitos, 309
 Solenogastros, 330, 351
 Soluciones coloidales, 825
 Somatocele, 462
 Somatomedina, 751
 Somatotropina, 751, **752**
 Somitos, 197, 374
 Somormujo, 597
 de cuello rojo, 594
 Sonneborn, T. M., 837, 838
 Soporte, sistema esquelético como, 638-644
 Sörensen, S. P. L., 830
Spadella, 477
 Spallanzani, Lazzaro, 32
 Spemann, Hans, 103, 113-116, 833, 849
 Sperry, R. W., 841
Sphaerophrya, 237
Sphenodon, 554, 569
Sphingophorus sp., **424**
Sphyrna, 512
Spirobolus, 410
Spirobranchus giganteus, **248, 256**
Spirotrichonympha, **227**
Spongilla, 251
 Sprigg, R. C., 839
 Spriggina, 839
Squalorophrya, 237
Squalus acanthias, **512, 513**
Squatinella, **306**
 St. George, V., 829
 St. Martin, Alexis, 712
 Stahl, F. W., 842
 Stanley, Wendell M., 836
 Stannius, H. F., 824
 Starling, Ernest H., 746, 829, 833
 Steenstrup, Johann, 824
Stegosaurus, 563, **564**
Stenostomum, 287
 Stensiö, Erik, 499, 835
Stentor, 233, **234**, 237
Stephanoceros, 306
 Stern, C. H., 835
 Stevens, A., 843
Stomphia, 270
 Strasburger, Eduard, 826

- Strell, M., 843
Strombus, 332
Strongylocentrotus, 459-465
 franciscanus, 460
 purpuratus, 465
Struthio camelus, 596
Sturnus vulgaris, h595
Sturtevant, A. H., 832
Stylaria, 367
 roseus, 264
Subbarow, Y., 834, 835
Subdivisión.
 parasimpática, del sistema nervioso autónomo, 732, 733-734
 simpática, del sistema nervioso autónomo, 732, 733, 734
Subespecies, 200, 209
Succínico deshidrogenasa, 66
Suceso fundador, 166, 168, 170
Suectores, 237
Suínos, 628
Sulfanilamida, 831
Sulfuro de hidrógeno, 38
Sumner, James B., 834
Sula nebulosa, 779
Superficies, de la célula 50-51
Supersaurus 563
Supervivencia,
 diferencial, 171
 del mejor adaptado, 171
Surco,
 ambulacral, 457, 470
 de división, 60
 oral, 234
Suspensivos, 397, 524, 705
Sustancia del suelo, 188
Sustrato, 65
Sutherland, Earl W., 842
Sutton, W. S., 830
Svedberg, Theodor, 837
Swammerdam, Jan, 822
Swingle, W. W., 832
Sycon, 247, 250
Symons, R., 845
Synge, R. L. M., 838
Systema Naturae (Linneo), 200
Szent-Gyorgyi, Albert, 838, 839

Tábano, 417
TAC, tomografía axial computarizada, 845
Tachyglossus, 621
Tachyplesus, 377
Tacto, sentido del, 736
Tadarida, 626
Taenia psisiformis, 295
 solium, 293, 295
Taeniarhynchus saginatus, 293-295
Tagelus, 334
 plebius, 339
Tagmatos, 374-375
Tagmosis, 374
Taiga, 790
Tálamo, 730
Taliáceos, 491-493
Tálpidos, 796
Talud de arrecife, 275
Tamaño corporal,
 y organización de los metazoos, 186, 187
 tasa metabólica y consumo de alimentos, 584, 613
 y tensión ósea, 642-643
Tamias stratus, 613
Tampones, de pH, 855
Tantulocáridos, 399, 400, 405
Tantulus, 399
Tapires, 628
Tardígrados, 383, 436, 442-444
Tarseros, 622, 626
Tarsius syrichta carbonarius, 622
Tasa,
 cardíaca, 690
 intrínseca de crecimiento, 816
 de mortalidad, y tasa de reproducción, 618
 de secreción, de hormonas, 748-749
Tashiro, Shiro, 832
Tasmania, población ovina en, 816
Tatum, E. L., 837, 838
Taxia, como respuesta de movimiento, 235
Taxón, definición de, 200
Taxones plesiomórficos, 202
Taxonomía. Véase también
 Clasificación de Aves, 596n
 bioquímica, 596n
 caracteres taxonómicos y reconstrucción filogenética, 201-203
 definición de, 200
 desarrollo de los conceptos de, 822, 825
 evolutiva, 204, 206
 fenética, 205
 morfológica, 596n
 teorías de, 203-207
Tealia piscivora, 268
Techo mesencefálico, 587, 730
Tecodontos, 570-571
Tectónica de placas, 798
Tectum (techo), 381, 730
Tegmen, 470
Tegumento, 284-288, 495, 544, 557, 606-608, 635-638
 clasificación del, 635
 sincitial, 288
Tejido,
 adiposo, 75, 716
 cloragógeno, 362
 conjuntivo, 188, 189, 189
 areolar, 191
 denso, 188, 191
 epitelial, 187-188
 incipiente, 242
 intersticiales, 93, 96
 laxo, 188, 191
 nervioso, 192-193
 y organización de la complejidad animal, 184-185
 tipos de, 187-192
Teleósteos, 520
Telofase, en la división celular, 59
Telson, 377, 388
Temblor diario, 671
Temin, H. M., 844
Temnospóndilos, 536, 537
Temperatura corporal, lagartijas y regulación de, 10. Véase también Ambientes fríos; Ambientes cálidos; Regulación de la temperatura
Tendón, 191, 652
 de Aquiles, 652
Tenrees, 625
Tensión,
 ósea, 642-643
 superficial, del agua, 23-24
Tentaculados, 276-278
Tentáculos, 256, 276-277
Teoría,
 definición de, 13
 de la deriva continental, 797-781, 832
 de la disociación, 831
 de la excreción renal de Ludwig-Cushny, 833
 genética, 139, 831
 de la herencia cromosómica, 16-17, 19
 del mosaico del desarrollo, 827
 sintética, 172
Terápsidos, 571, 603
Tercer Mundo, poblaciones humanas en, 818
Terciopelo, en las astas de ciervo, 608
Terebratella, 451
Teredo, 343-344
Tergo, 389
Terios, 625
Termitas, 425-426, 429, 816, 834
Termodinámica,
 leyes de la, 10, 43, 63-64
 primera ley de, 10, 64
 segunda ley de, 10, 43, 63-64
Termogénesis,
 inducida por la dieta, 716
 no tiritante, 671, 716
Termogenina, 716
Termotaxis, 235
Terópodos, 471
Terrapene carolina, 561
Territorio, y comportamiento animal, 619, 775
Test de citotoxicidad, 569
Testículos, 83, 93, 290, 593
Testosterona, 86, 96, 759, 835
Testudines, 559-561, 571
Tétrada, 87
Tetrahymena, 233
 thermophila, 218
Tetranígidos, 382
Tetrápodos. Véase también
 Radiación de los Anfibios en el Carbonífero, 534, 537-538
 cladograma de, 536
 esqueleto de, 641
 y evolución de los peces modernos, 501
 origen Devónico de, 533-534, 535
Thais lamellosa, 336
Thaumatoscyphus hexaradiatus, 266
Themiste, 463
Theory of Island Biogeography (MacArthur and Wilson, 1967), 844
Thomas, A. P., 826
Thomas, E. Donnell, 843
Thompson, J. V., 823
Thresher shark, 511
Tibicen pruinosus, 422
Tiburón, 511-514, 529, 549, 569
 ballena, 511
 marrajo, 511
 martillo (pez martillo), 511
tigre, 512
Tiempo, especies en el, 209. Véase también Tiempo geológico biológico, reloj del, 40
Tierra,
 y biosfera, 786
 distribución de la vida en la, 787-794
 edad de la, 31
 formación de, 33, 34
 como medio para la vida, 787
 orígenes de la atmósfera de, 34
Tifosol, 362, 713
Tifus exantemático asiático, 382
Tigmotaxis, 235
Tijeretas, 429
Tijo, J. H., 842
Tilópodos, 628
Timbre, de sonido, 740
Timina, 140
Tímpano, 587
Tinamiformes, 597
Tinamú, 597
Tinbergen, Niko, 766-768, 843, 849
Tirotopina, 751
Tiroxina, 755-756, 832
Tisanópteros, 430, 432, 433
Tisanuros, 429, 432, 433
Tiselius, A., 836
Titanosaurus, 564
Tolerancia ecológica, 832
Tonegawa, Susumu, 845
Tonicella lineata, 325
Topi, 772
Topos, 625, 796
Torácicos, 400
Tormentas, como fuente de energía, 35
Torpedo, 514
Torsión,
 de la concha, 333
 de gasterópodos, 331-332
Tórtolas pasajeras, 596
Tortuga, 559-561, 571
 acuática, 599
 caimán, 561
 caja, 561
 gigante. Véase también Tortuga de las Galápagos, 560, 561, 773
 marinas, 560-561
 mordedora, 560, 561
 terrestre, 559, 561, 773
 verde marina, 561
Toxicistas, 234
Toxina, de ranas. Véase también Veneno
Toxocara, 314
Toxoplasma gondii, 231
Toxoplasmosis, 231
Tracto ciliado, 326
Trambley, Abraham, 261
Transaminación, 76
Transcripción, genética, 57, 143, 146
Transmisión sináptica, 726
Transplante,
 nuclear, 114-115
 de órganos, 684
Transporte,
 activo, 54, 656, 663, 715
 capacidad de, 816-818
 electrónico, y energía de los enlaces químicos, 68, 71

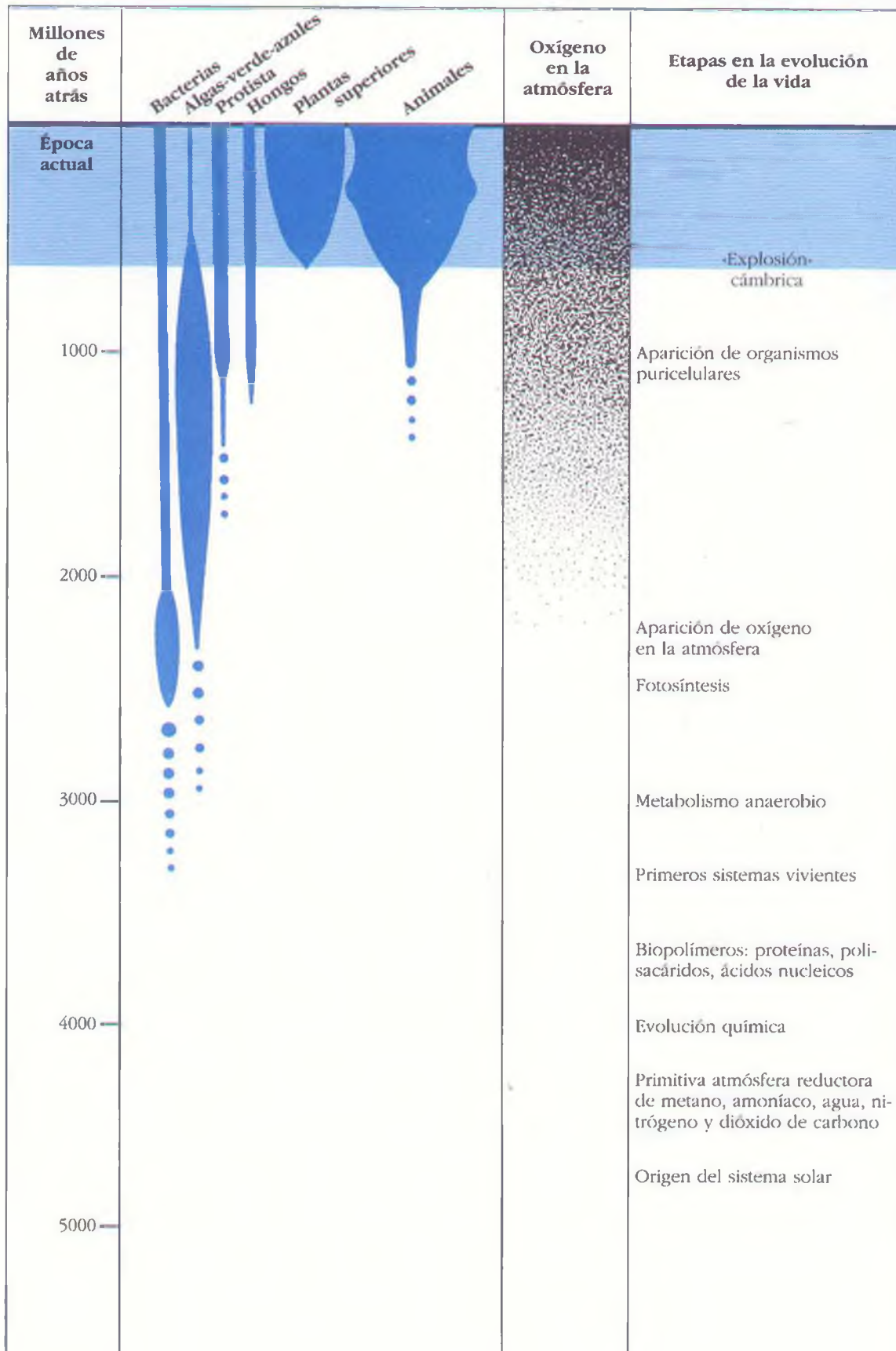
- máximo, 664
 Tráquea, 374-375, 418, 695-698
 Traqueolas, 418, 695
 Traquilinos, 279
 Traslación genética, 144, 146
 Trematodos, 284, 287-292, 296
 Trepang, 457
 Triásico, y primeros mamíferos, 603, 606
 Tribástico, 257, 276, 283
 Tributilina, (TBT), 447
Triceratops, 563, **564**
Trichinella, 000
 spiralis, **314**, 315
Trichomonas, 227
 hominis, 227
 vaginalis, 227
Trichonympha, **227**
Trichophrya, 237
Trichuris trichiura, **314**
 Tricládidos, 285
 Tricocisto, 233-234
 Tricópteros, 430
 Tricuro, **314**
Tridacna, 337
 Triglicéridos, 26, 74-75
 Trigueros, 594
 Trilobites, **159**, 376, 384
Tripedalia cystophora, 268
Triphyllozoon sp., **450**
 Trips, 430
 Tripsina, **66**, 713
 Triptófano, 27
 Triquina, **314** 315, 622
 Trisoma, 139
 Tritón. *Véase también* Salamandras
 Triyodotironina, 755-756
 Trocozoos, 443
 Trofalaxia, 426
 Trofi, 307
 Trofoblasto, 110, 118-119
 Trofosoma, 439
 Trofozoito, 231
 Trogones, 598
 Trogoniformes, 598
Trombicula, **381** 382
Trombidium sp., **381**
 Trombo, 691
 Trombocitos, 677-678
 Tromboplastina, 678
 Trompa,
 de Eustaquio, 738
 de Falopio, 95
 Tronco,
 de Crinoidea, 469
 de prostóstomos inferiores, 436, 438
 respiratorio, 436, 468
 Tropomiosina, 647
 Troponina, 647
 Trucha de lago, 510
Trypanosoma, **223**, 227, 828
 brucei, 227
 brucei brucei, 227
 brucei rhodesiense, 227
 cruzi, 227
 Tsweett, M., 830
 Tuátara, 554, 569
Tubastrea, 271
 Tubérculos, 441
Tubifera, **229**
Tubifex, 367
Tubiluchus, 311
 Tubo digestivo, 123-124, 221
 neural, 121, **122**
Tubularia crocea, **259**
 Tubulidentados, 628
 Tubulina, 49, 60, 645
 Túbulo,
 contorneado distal, 662
 proximal, 662
 excretor, 393
 de Malpighi, 375, 378-379, 418-419, 660-661
 protonefridiales, 307
 renal, 662
 seminífero, **89**, 93
 Tucanes, 584, 598
 Tularemia, 621
 Tundra, 792. *Véase también* Mamíferos árticos
 Tunicados, 491
 Tunicata, 491-493, 825
 Turbelarios, 284-287, 296
Turdus migratorius, 200-201
Tyrannosaurus, 563

Uca, 403
 Úlcera,
 de estómago, 712
 de piel, 685
 Ultracentrifugación, **45**, 837
 Umbo, 338
 Undulipodios, 51, 218
 Ungulados, 628
 Unicelularidad, de protozoos, 217
 Unidad motora, 648
 Uniformitarianismo, 155, 168
 Unión,
 Americana de los Derechos Civiles, 11-12
 basal, 389
 coxal, 389
 Internacional para la Conservación de la Naturaleza y los Recursos Naturales (IUCN), 602
 mioncual, 648-649
 Ornitológica Americana, 596n
 Uniones estrechas, 51
 Uniones gap, 51, 725
 Unirrámeos. *Véase también* Insectos
 características de, 409
 clasificación de, 385
 y Crustáceos, 388
 Diplópodos, 410
 Insectos, 411-427
 mandíbulas de, 404
 y protóstomos inferiores, 444
 Quilópodos, 409
 Sínfilos, 411
 Univalvos, 331
 Universo,
 edad de, 31
 modelo de big-bang del origen de, 33
Upogebia, 397
 Uracilo, 140
 Urea, 76, 658, 823
 Ureasa, 834
Urechis, 438
 Uréter, 93, 661-662
 Uretra, 94
 Urey, Harold, 33, 841
Urnatella, 319
 Urodelos, 537-539, 550
 Urogallo, 594, 597
 Urópodos, 388
Urosalpinx, 326, 336
 Urostilo, 545
 Úrsidos, 627
Ursus horribilis, **627**
 Ussher, James, 154
 Útero, 94-96, 119
 Utrículo, 548

 Vaca marina, 628
 de Steller, 627
 Vacunas, animales como modelos en la investigación médica, 18
 Vacuno. *Véase también* Fiebre del agua roja de Texas
 alimentación de, 707
 clasificación de, 628
 tenias en, 294-295
 Vacuola,
 alimenticia, 222
 contráctil, 221, 225, 234, 659
 Vagina, 95
 Vaina faríngea, 286
 Valvas, de la concha, 338
 Válvula,
 bicúspide, 689
 espiral, 510
 Vampiro tropical, 617
Vampirolepis nana, 293
 Vampiromorfos, 348
 Van Beneden, E., 828
 Van Helmont, Jean Baptiste, 32
 Van Leeuwenhoek, A., 44, 822
 Vane, J., 844
 Vaporización, del agua, 23
 Variación,
 del análisis estadístico, 835
 en clima, 837
 cuantitativa, 177
 fenotípica, 148
 como propiedad de los sistemas vivos, 7
 y selección natural, 171
 Varmus, Harold E., 845
 Vaso,
 deferente, 94, 290, 593
 dorsal, 363
 eferente, 94, 290
 ventral, 363
 Vasopresina, 666-667, **752**
 Vasotocina, **752**, 753
 Vectores DNA, 147
 Vejiga, 393
 natatoria, 515, 518, 521
 urinaria, 662
 Velario, 268
Velella, 257
 Velloidades, 713
 coriónica, 119
 Velo, 263, 471
 Velocidad,
 de insectos voladores, 415
 de Peces, 519
 Venas, 688, 693
 Vencejo, 598
 de las chimeneas, 598
 Veneno. *Véase también* Toxina
 de araña, 380
 de escorpión, 381
 del monstruo de gila, **565**
 de serpiente, 568-569
 Ventana oval, 738
 redonda, 738
 Ventosa,
 oral, 289
 y podio en Ateroides, 460
 ventral, 289
 Ventriculo, 688
 izquierdo, 689
 Vénulas, 688
 Verhulst, P. F., 824
 Vermiformes, 243
 Verperilionidae, 615-616
 Vértebra,
 caudal, 641
 cervical, 589, 603, 641
 de Ofiuroideos, 463
 sacra, 641
 torácica, 641
 Vertebrados, 118, 494, 501
 aparato digestivo en, **710**
 reproductor en, 92-99
 características de, 495
 composición sanguínea en, 677-678
 desarrollo de, 118-121
 esqueleto de, 639-644
 evolución de, 494-496, 501
 del sistema nervioso en, 727-734
 temprana en terrestres, 533-538, 553
 grupo ancestral de, 496-497
 hipótesis del origen en el agua dulce de, 829
 larva anmocetes de lamprea como modelo primitivo de, 497-498
 mandibulados, evolución de, 499-500
 músculos de, 645-646
 primeros mandibulados, 499-501
 respuesta inmunitaria adquirida en, 680-685
 riñón y homeostasia en, 66-1667
 sistema circulatorio en, 688-694
 endocrino de, 750-751
 Tegumento, 635-638
 terrestres,
 equilibrio salino e hídrico en, 658-659
 evolución temprana de, 533-538
 y transición del medio acuático al terrestre, 532-533, 553
 y yema, 109
Vertebralima striata, **228**
 Vesalius, Andreas, 821, 846
 Vesícula,
 biliar, 585, 714
 celómica, 111
 en el citoplasma, 48-49
 de expulsión de agua, 221
 germinal, 105
 de Poli, 460
 seminal, 94, 290, 593
 sináptica, 648
 tapizadas por clatrina, 56
 Vestimentíferos, 438
Viaje del Beagle, El (Darwin, 1839), 157, 847
 Víboras, 567
 de la foseta, 567-568
 Vibras, 607
 Vicariancia, distribución por, 796-798

- Vida. Véase también Química de la vida
y agua, 22-24
cambio perpetuo como característica de, 153
célula como unidad básica de, 43
distribución de, en la Tierra, 787-794
divisiones mayores de, 210-212
y leyes físicas, 9-10
origen de,
de anguilas, **525**
de *Clonorchis sinensis*, 290
especulaciones sobre, 31-32
y evolución química, 34-37
hipótesis de los heterótrofos de, 836
de Insectos hemimetábolos, **423**
de Moluscos, 329
de ostra, **343**
panorama histórico de la, 32-33
de rana leopardo, **551**
de *Sacculina*, **401**
y sistemas vivos, 37-39
y la tierra primitiva, 33-34
período Precámbrico, 39-41
primeras evidencias para, 215
propiedades fundamentales de, 3-4
generales de los sistemas vivos, 4-9
- Vieira, **338**, 342-343, 646
- VIH (virus de la inmunodeficiencia humana), 684
- Virchow, Rudolf, 825, 847
- Virus,
aislamiento de, 836
cultivo de, 839
como insecticidas, 429
del mosaico del tabaco, 836
- Visión. Véase también Órganos de los sentidos y sistemas sensoriales
de Aves, 588
y color, 388, 637, 736, 812
estereoscópica, 844
y fotorrecepción, 741-744
de Insectos, 420
de primates, 637
- de ranas, 548-549
- Vitaminas, 716, 758, 832, 834, 836, 845. Véase también Complejo vitamínico B
hidrosolubles, **717**
liposolubles, **717**
- Vitelarios, 290
- Viviparus*, 336
- Vocalización, de anfibios, 546
- Volcanes, y origen de la vida, 35, 37
- Volumen bombeado, 689
- Volvox globator*, **5**, **11**, **185**, 226-227
- Von Baer, Karl E., 164-165, 823, 847
- Von Békésy, Georg, 841
- Von Euler, U. S., 836, 839
- Von Frisch, Karl, 766-767, 777, 839, 840
- Von Haller, Albrecht, 847
- Von Helmholtz, H., 824
- Von Kolliker, Albrecht, 824
- Von Liebig, Justus, 824
- Von Mayer, J. R., 824
- Von Mering, J., 828
- Von Mohl, Huevo, 823
- Von Seysenegg, Erick Tschermak, 829
- Von Siebold, Carl T. E., 824
- Von Uexküll, Jakob, 721
- Vorticella*, **233**, 234
- Voy, Robert, 760
- Vrba, Elisabeth, 846
- Vuelo,
de Aves, 575, 579, 588-590
batido, 589
de Insectos, 414-415
de Mamíferos, 615-616
- Vueltas, de la concha, 331
- Vuelvepiedras, 598
- Walcott, Charles D., 832
- Wald, George, 836
- Wallace, Alfred Russel, **14**, 154, 157, 824, 825
- Waller, A. V., 824
- Warburg, Otto, 834
- Washoe Chimpancé, 779
- Watson, James, **8**, 127, 141, 840, 849
- Way of an Investigator (Cannon), 654
- Wegener, Alfred, 798, 832
- Weiland, H., 835
- Weinberg, W., 830
- Weismann, August, 173, 827
- Weiss, S., 843
- Weller, T. H., 839
- Wells, P. H., 777
- Wennel, Adrian, 777
- White, E. L., 839
- Whittaker, R. H., 210-211
- Wiener, A. S., 837
- Wieschaus, Eric, 846
- Wiesel, T. N., 844
- Wigglesworth, V. B., 836
- Wilkins, Maurice H. F., 141, 840
- Williams, George C., 849
- Williamson, Peter, 170
- Wilson, E. O., 766-767, 844, 850
- Windaus, A., 835
- Wiwaxia, **159**
- Woese, Carl, 38-39, 293
- Wohler, F., 823
- Wolff, Kaaspar Friedrich, 104, 822, 847
- Wombats, 62
- Woodward, R. B., 843, 845
- Wright, Sewall, 836
- Wuchereria bancrofti*, 316
- Xantóforos, 637
- Xenófancs, 154
- Xenopus laevis*, 544
- Xianguangia*, 159
- Xiloplax* spp., **471**
- Xiphosurida*, 377
- Yalow, Rosalyn, 843
- Yema, **81**, 82, 90-91, 107-108, 118, 120, 222, 260, 263
gustativa (botón gustativo), 735
- Yemas internas, 25
- Yodo, 755-756
- Yohoia*, **159**
- Yoldia*, **340**
- Young, J. Z., 836
- Young, Thomas, 743, 823
- Youngina*, 556
- Yunque (incus), 738
- Zalophus californianus*, **627**
- Zamecnik, P. C., 841
- Zángano, 426
- Zeleny, C., 837
- Zigoto,
y equivalencia nuclear, 113-114
y ley de la segregación de Mendel, 129
mitosis y división celular, 56
pronúcleo y activación del óvulo, 106-107
y reproducción sexual, 81, 105
- Zimasa, 828
- Zinder, N., 840
- Zoantarios, 275
- Zoecio, 449
- Zona,
abisopelágica, 794
adaptativa, 204
batipelágica, 794
epipelágica, 794, **795**
fótica, 793
germinativa, 105
hadopelágica, 794
intermarcal, 793
litoral, 793
mesopelágica, 794, **795**
nerítica, 794
pelágica, 793-794, **795**
submarcal, 794
- Zonas vitales de Norteamérica, 828
- Zonotrichia leucophrys*, **772**
- Zoofitos, 447
- Zooflagelados, 227, 237
- Zoogeografía, 794-800, 825
- Zooides, 226, 449, **450**
- Zoología,
definición de, 3, 11
historia de la ciencia de, 821
libros y publicaciones que influyeron en el desarrollo de la, 846-850
objetivos de la clasificación, 199
como parte de la biología, 10
principios de, 2
- Zooplankton, 398-399
- Zoothamnium*, **233**
- Zooxantelas, 225, 226, 274
- Zorápteros, 429, **432**, 433
- Zorro, **708**
volador, 626
- Zorzal, 584

EL ORIGEN DE LA VIDA Y EL TIEMPO GEOLOÓGICO



Era	Período	Época	Acontecimientos biológicos	Años antes del presente (A. P.)	Acontecimientos geológicos (Referidos especialmente a Norteamérica, sin reflejar cambios a nivel mundial)
CENOZOICO	Cuaternario	Reciente	Hombre moderno	11 mil	Glaciaciones; luego templado
		Pleistoceno	Hombre primitivo	1,7 millones	
	Terciario	Plioceno	Grandes carnívoros	5 millones	Elevación de los continentes; frío
		Mioceno	Mamíferos herbívoros abundantes	23 millones	Llanuras y praderas; moderado
		Oligocenos	Primates, ballenas	38 millones	Erosión de las montañas; templado
		Eoceno	Radiación de los placentados	54 millones	Erosión de las montañas; lluvioso y templado
		Paleoceno	Primeros mamíferos placentados	65 millones	Levantamiento montañoso; subtropical
MESOZOICO	Cretácico		Apogeo de grandes reptiles terrestres y marinos, seguido de extinción; plantas con flores; decadencia de las ginospermas	135 millones	Aparición de mares inferiores y levantamiento de los Andes Himalaya y Rocosas; templado a frío
	Jurásico		Primeras aves; primeros mamíferos; apogeo de los dinosaurios	192 millones	Continentes con mares extensos; formación de las montañas de Sierra Nevada (EE.UU); frío, luego templado
	Triásico		Primeros dinosaurios; reptiles semejantes a mamíferos; dominan las coníferas	230 millones	Elevación de los continentes; extensos desiertos; frío y seco
PALEOZOICO	Pérmico		Radiación de los reptiles; desplazamiento de los anfibios; extinción de muchos invertebrados marinos	280 millones	Elevación de los continentes; formación de los Apalaches; frío y seco
	Carbonífero	Pensilvánico	Primeros reptiles; insectos gigantes; grandes bosques de coníferas	320 millones	Mares interiores poco profundos; grandes depósitos de carbón; templado y húmedo
		Mississípico	Radiación de los anfibios; abundancia de condictios	345 millones	Mares internos; templado a cálido; pantanos
	Devónico		Primeros anfibios; abundantes peces de agua dulce; briozoos y corales	405 millones	Mares interiores; primeros bosques; templado
	Silúrico		Primeros peces mandibulados	430 millones	Mares continentales y arrecifes; templado
	Ordovícico		Ostracodermos (primeros vertebrados); abundantes invertebrados marinos; primeras plantas terrestres	500 millones	Hundimiento de tierras; templado
	Cámbrico		Origen de muchos filos y clases de invertebrados; predominio de los trilobites; algas marinas	570-600 millones	Tres períodos de hundimiento de tierras; templado
	Precámbrico		Algas fósiles; otros fósiles extremadamente raros; evidencia de esponjas y excavaciones de animales vermiformes		Actividad volcánica; levantamiento montañoso; glaciaciones; clima variado

LA EVOLUCIÓN DE UN CLÁSICO

McGraw-Hill/Interamericana de España se enorgullece de presentar la 10.^a edición de *Zoología: principios integrales*. Desde su primera impresión, esta obra se ha convertido en el modelo por el que se juzgan los demás libros de zoología. Una y otra vez, *Zoología: principios integrales* ha sido la opción elegida por cientos de profesores y sus más de 500 000 estudiantes. Una evolución sólida y constante, tanto en contenido como en diseño, ha asistido a cada sucesiva edición. Con la nueva 10.^a edición de este texto tan respetado, le ofrecemos la revisión más exhaustiva y actualizada hasta la fecha.

OTROS TÍTULOS DE INTERÉS

AZCÓN: Fisiología y bioquímica vegetal

BARNES: Zoología de los invertebrados, 6.^a ed.

DE LA FUENTE: Zoología de artrópodos

RANDALL: Eckert. Fisiología animal, 4.^a ed.

IZCO: Botánica

JESSOP: Teoría y problemas de zoología de invertebrados

JESSOP: Teoría y problemas de zoología de vertebrados

KARP: Biología celular y molecular

MATHEWS: Bioquímica, 2.^a ed.

PANIAGUA: Citología e histología vegetal y animal, 2.^a ed.

SUZUKI: Genética, 5.^a ed.

VILLEÉ/SOLOMON: Biología de Villeé, 4.^a ed.



McGraw-Hill Interamericana
de España, S. A. U.

A Subsidiary of The McGraw-Hill Companies



ISBN: 84-486-0205-